ОСНОВЫ ЦЕСТОДОЛОГИИ

I

А. А. СПАССКИЙ

АНОПЛОЦЕФАЛЯТЫ


АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБОРАТОРИЯ

ОСНОВЫ ЦЕСТОДОЛОГИИ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ
академика
К. И. СКРЯБИНА

ТОМ ПЕРВЫЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва 1951

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОСНОВЫ ЦЕСТОДОЛОГИИ. Том I

А. А. СПАССКИЙ
доктор биологических наук

АНОПЛОЦЕФАЛЯТЫ — ЛЕНТОЧНЫЕ ГЕЛЬМИНТЫ ДОМАШНИХ И ДИКИХ ЖИВОТНЫХ

*

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва 1951

ПРЕДИСЛОВИЕ

Монография д-ра биологических наук А. А. Спасского «Аноплоцефаляты — ленточные гельминты домашних и диких животных» по своей исчерпывающей полноте, по глубине проработки, по оригинальности теоретических обобщений и по своей актуальности представляет большой интерес и является серьезным вкладом в советскую и мировую гельминтологическую литературу.

Автор подверг детальному изучению большой оригинальный материал по аноплоцефалятам, собрал и проанализировал огромную литературу, в результате чего получил возможность произвести тщательную ревизию почти всех представителей данной группы гельминтов, паразитирующих у разнообразных сухопутных животных всех зоогеографических зон земного шара. Располагая таким богатым материалом, автор сумел детально разобраться в морфологической структуре, биологических свойствах, экологических особенностях аноплоцефалят, что позволило ему совершенно по-новому построить систему этих гельминтов, выявить их филогенетические взаимосвязи и установить интересные закономерности в их географическом распространении.

В книге приводится характеристика представителей аноплоцефалят, распределенных в строгом систематическом порядке, на основе филогенетических концепций автора. Каждое перемещение какого-либо вида в другой род или дробление крупных таксономических единиц на более мелкие категории обосновывается соответствующими аргументами.

Работа насыщена большим количеством определительных таблиц, что позволяет читателю пользоваться ею как справочным изданием для постановки точного гельминтологического диагноза.

Поскольку многие аноплоцефаляты являются вреднейшими паразитами наших сельскохозяйственных животных, могущими вызывать целые эпизоотии (мониезиозы, тизаниезиоз, авителлинозы и др.), которые нередко сопровождаются значительным отходом молодняка, то в книгу д-ра Спасского включена глава, освещающая ветеринарное значение аноплоцефалятозных инвазий.

Монография по аноплоцефалятам рассчитана на довольно широкий и притом многообразный круг читателей.

Ее главы, посвященные таким вопросам, как цикл развития, филогения, зоогеография, представляют большой интерес для биолога широкого профиля. Систематический раздел книги позволит каждому натуралисту научно точно определить любую из аноплоцефалят до вида, что имеет огромное значение, так как постановка правильного гельминтологического диагноза является обязательным условием для всякого рода дальнейших научных исследований и практических мероприятий.

Особенно большую пользу окажет эта книга ветеринарным специалистам, которым ознакомление с циклом развития аноплоцефалят поможет ориентироваться в разработке и применении специфических профилактических мероприятий для оздоровления наших животноводческих хозяйств.

Настоящей работой Гельминтологическая лаборатория Академии Наук СССР открывает новую серию изданий под общим титулом «Основы цестодологии», которые будут выходить под моей редакцией.

Цестодология является наименее разработанным разделом гельминтологической науки, что находится в прямой зависимости от отсутствия в гельминтологической литературе крупных монографических сводок.

Книга Спасского и последующие цестодологические работы, находящиеся уже в производстве, заполняют образовавшуюся брешь, в результате чего широкие круги научной молодежи будут иметь возможность приобщиться к делу дальнейшего развития учения о цестодах, а это, в свою очередь, приблизит время для постановки кардинального вопроса о девастации в нашей стране наиболее патогенных ленточных гельминтов человека, а также домашних и промысловых животных.

Директор Гельминтологической
лаборатории АН СССР
академик К. И. Скрябин

5 августа 1950 г.

ВВЕДЕНИЕ

Подотряд *Anoplocephalata* объединяет обширную группу ленточных гельминтов, среди которых можно видеть возбудителей таких серьезных заболеваний домашних животных, как мониезиоз и тизаниезиоз рогатого скота, аноплоцефалидоз и параноплоцефалидоз лошадей. Больше того, все известные ныне виды цестод, способные паразитировать в кишечнике овец, коров, коз, лошадей, верблюдов, яков, а также северных оленей и диких копытных, относятся к подотряду *Anoplocephalata*. Поэтому едва ли можно назвать другую группу цепней, представители которой причиняют больший ущерб животноводству нашей страны, чем цестоды названного подотряда.

Аноплоцефаляты привлекают внимание исследователя также необычайным разнообразием форм и общебиологических особенностей.

а) В пределах упомянутой группы цепней можно видеть более значительное разнообразие типов строения полового аппарата, в частности — матки, чем у всех остальных цестод отряда *Cyclophyllidea*. То же самое можно сказать в отношении экскреторной системы, а также в отношении внешней морфологии и размеров стробилы.

б) По разнообразию окончательных хозяев с ними не может соперничать никакой другой подотряд цепней: список хозяев аноплоцефалят включает представителей всех классов наземных позвоночных группы *Amniota*, от рептилий до млекопитающих и человека включительно.

в) Следует отметить широкое географическое распространение аноплоцефалят. Так, например, многие паразиты домашних животных распространены практически повсеместно. Паразиты диких животных также встречаются в различных климатических зонах. Они инвазируют позвоночных тропического пояса и в то же время вызывают массовые эпизоотии у северных оленей за Полярным кругом; они встречаются у песчанок полуострова Мангышлак, лежащего, как и все побережье Каспийского моря, ниже уровня океана; другие виды аноплоцефалид инвазируют обитателей альпийской зоны (серны, сурки и пр.).

г) Широкое распространение аноплоцефалят неразрывно связано с тем, что в качестве промежуточных хозяев они используют самых многочисленных (по количеству экземпляров на единицу поверхности пастбища) многоклеточных беспозвоночных — почвенных клещей надсем. *Oribatoidea*, которые распространены почти по всей поверхности суши.

д) Основная масса аноплоцефалят в личиночной и половозрелой стадии паразитирует у животных, не совершающих длительных сезонных миграций (почвенные клещи, рептилии, многие млекопитающие), поэтому аноплоцефаляты м о г у т и д о л ж н ы быть использованы для характеристики фауны зоогеографических областей.

е) Наконец, подавляющее большинство видов аноплоцефалят проявляют высокую специфичность в отношении окончательного хозяина. Вследствие этого названные паразиты могут представить точку опоры при установлении филогенетических отношений позвоночных и для решения некоторых спорных вопросов географии животных.

Большое практическое и теоретическое значение изучения аноплоцефалят привлекало внимание исследователей с первых дней возникновения цестодологии. Со времени Гёце (1782) было опубликовано свыше тысячи работ по аноплоцефалятам ветеринарного и общебиологического направления. Однако во многих отношениях упомянутая группа цепней была изучена совершенно недостаточно. Так, например, до настоящего времени еще не сделано попытки рассмотреть общие особенности географического распространения аноплоцефалят и произвести зоогеографическое районирование в приложении к данной группе организмов.

Равным образом, далеко не достаточны сведения в области систематики и анатомии аноплоцефалят, без чего невозможно правильно установить диагноз заболеваний, вызванных этими паразитами.

Современная гельминтологическая литература не содержит полного руководства по аноплоцефалятам. Изданная во Франции в 1927 г. монография Ж. Бэра (Baer, 1927a) включает лишь около половины известных видов этой группы цепней и во многом устарела.

Наша работа состоит из восьми основных разделов.

1. Краткий исторический обзор показывает ведущую роль и приоритет русских ученых в разработке системы аноплоцефалят. Здесь же дается обзор проведенной нами перестройки системы отряда *Cyclophyllidea* (цепни) в целом, включая и подотряд *Anoplocephalata*.

Перестройка системы была проведена в результате изучения морфологии, экологии, особенностей географического распространения, хода индивидуального развития и анализа филогенетических отношений этих цестод. Однако, в целях удобства изложения, раздел, посвященный преобразованию системы, мы помещаем в начале работы, с тем чтобы читатель с самого начала имел представление о систематическом составе и основных особенностях изучаемой группы цепней.

2. Специальный раздел посвящен ветеринарному значению и патогенной роли аноплоцефалят, а также мерам борьбы с аноплоцефалятозами домашних животных.

3. В морфолого-анатомическом разделе на примере цестод мы рассматриваем общие особенности симметрии организмов, выявляем новые типы симметрии, пытаясь отразить в понятии симметрии фактор времени и характер развития организмов.

Специальная часть данного раздела содержит подробное описание отдельных систем и органов аноплоцефалят, причем в ряде случаев показана зависимость между характером строения паразитов, характером их жизнедеятельности и условиями обитания (изменения формы тела, степень развития паруса члеников, положение половых отверстий, возникновение околоматочного органа и пр.).

В отличие от французского автора Ж. Бэра (1927), рассматривающего факт редукции желточника у тизанозоматид как случайное нарушение наследственности, как «мутацию», мы пытаемся объяснить это явление с учетом экологических взаимоотношений паразита и его промежуточного хозяина, как результат взаимовлияния и взаимосвязи органов в организме аноплоцефалят. С нашей точки зрения редукция желточника обусловлена появлением парутеринного органа.

Подробная характеристика морфолого-анатомического строения аноплоцефалят (надсем. *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949) дается впервые. Многие из рассмотренных здесь вопросов вообще не обсуждались в гельминтологической литературе.

4. Стадии онтогенеза и цикл развития. Эта глава построена на литературном материале, однако содержит некоторые сведения о развитии линстовиид и катенотениид, еще не нашедшие отражения в отечественной литературе. Эти данные нами использованы в целях выявления филогенетических взаимоотношений цестод отряда *Cyclophyllidea* и для построения новой зоологической системы цепней.

5. Фаунистический обзор. В этом разделе мы рассматриваем общие закономерности распределения цестоид подотряда аноплоцефалят и отдельных систематических групп низшего порядка по хозяевам, с учетом экологии окончательных и промежуточных хозяев.

Приложением к упомянутой главе служит подробная таблица распределения видов цестод по видам хозяев. Вслед за списком окончательных хозяев мы помещаем аналогичный список промежуточных хозяев.

6. Зоогеографический обзор. Попытка рассмотреть общие особенности географического распространения аноплоцефалят и произвести, хотя бы в самых грубых чертах, их зоогеографическое районирование предпринята нами впервые. Проведенный географический анализ позволил установить, что аноплоцефалятам свойственны многие общие закономерности распространения, присущие свободноживущим организмам — их хозяевам. Так, например, границы зоогеографических областей, установленные по распространению аноплоцефалят, соответствуют границам областей, установленным по распространению свободноживущих животных.

В частности, весьма показательно, что фауна аноплоцефалид Новой Гвинеи сходна с австралийской, тогда как расположенные рядом Большие Зондские острова в отношении фауны аноплоцефалят больше тяготеют к Индии. Далее, Центральная Америка и Б. Антильские острова по характеру распространения аноплоцефалят должны быть отнесены к Неотропической области. Не менее демонстративно значительное сходство аноплоцефалят Палеарктики и Неоарктики. Вместе с тем аноплоцефалятам свойственны свои собственные, специфические зоогеографические особенности. Прежде всего, они представляют собой исключительно сухопутных животных, численность которых нарастает в районах с теплым влажным климатом. Целый ряд эколого-систематических групп этих паразитов приурочен к тропическому и субтропическому поясу.

Специальному рассмотрению подвергнуто распространение аноплоцефалят в СССР.

Установив строгую приуроченность большинства видов аноплоцефалят к определенному участку суши, мы предложили ряд руководящих форм, характеризующих тип фауны той или иной зоогеографической области или царства.

Данный раздел снабжен десятью зоогеографическими картами, на которых отражены почти все случаи обнаружения аноплоцефалоидей (*Anoplocephaloidea*).

7. Опыт выявления филогенетических отношений. Эта глава посвящена, с одной стороны, анализу родственных отношений аноплоцефалоидей (*Anoplocephaloidea* Spassky, 1949) как между собой, так и с другими группами аноплоцефалят и прочих цепней. С другой стороны, в ней дается критика формально-генетических взглядов зарубежных ученых с позиций советской мичуринской биологической науки.

В отличие от прочих исследователей, мы пытаемся определить филогению цепней не только по характеру строения их половозрелой стадии или по филогении окончательных хозяев, но также используем данные о ходе индивидуального развития этих паразитов, данные о строении и экологии личиночных стадий, наконец, сведения, полученные нами при анализе географического распространения аноплоцефалят.

8. Систематическая часть содержит радикально переработанные, а большей частью составленные заново диагнозы семейств, подсемейств, родов, подродов, изложенных в соответствии с разработанной нами системой аноплоцефалят, а также развернутые описания известных современной науке видов этих паразитов. Описанию каждого вида предшествуют: 1) подробный перечень синонимов, 2) список окончательных хозяев, 3) список промежуточных хозяев (если таковые установлены), 4) указано место обнаружения на земном шаре и отдельно на территории СССР.

Указание места локализации в организме окончательного хозяина дается лишь в особых случаях. Обычным местом локализации аноплоцефалят служит тонкий кишечник, что нет надобности повторять при описании каждого вида.

Описания, заимствованные из литературных источников, значительно переработаны в соответствии с единым планом изложения материала. Признаки цепней, полностью соответствующие диагнозу вышестоящих таксономических единиц, в целях экономии места мы обычно не включаем в описания видов и родов.

Кроме того, в тексте для каждой систематической группы аноплоцефалят нами даются оригинальные определительные таблицы. Эти таблицы позволяют вести определение паразитов от семейства до вида.

Материалом для нашей работы послужили коллекции ленточных гельминтов из сборов союзных гельминтологических экспедиций, хранящиеся в Гельминтологической лаборатории АН СССР и в Центральном гельминтологическом музее Всесоюзного института гельминтологии им. К. И. Скрябина.

В ходе работ мы пользовались консультацией академика К. И. Скрябина, которому за ценные указания приносим глубокую благодарность. Одновременно считаем долгом выразить искреннюю благодарность проф. А. А. Соболеву, проф. А. М. Петрову, проф. В. С. Ершову, проф. Д. Н. Антипину и доктору Н. П. Шихобаловой за полезные советы и помощь в работе.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Выдающийся русский исследователь Н. А. Холодковский в 1902 г. установил для аноплоцефалид особое семейство *Anoplocephalidae*. До этого времени все известные представители упомянутой группы цепней входили в состав сем. *Taeniidae*. Зарубежные цестодологи заслугу установления семейства аноплоцефалид необоснованно приписывают Фурману, именуя семейство как «*Anoplocephalidae* Fuhrmann, 1907». Под этим именем оно фигурирует в работах самого Фурмана (Fuhrmann, 1907, 1932), Бэра (Baer, 1927), Жуайе и Бэра (Joyeux et Baer, 1936) и др. Испанский гельминтолог Мола (Mola, 1929) описывает сем. *Anoplocephalidae* под своим собственным авторством, игнорируя данные всей мировой литературы.

Равным образом, авторство в установлении подсем. *Anoplocephalinae* неправильно приписывают Фурману. Это подсемейство впервые описал Бланшар (R. Blanchard, 1891) еще в конце прошлого века.

В 1933 г. К. И. Скрябин учредил подотряд *Anoplocephalata* и включил в его состав, кроме сем. *Anoplocephalidae*, второе семейство — *Stilesiidae* Skrjabin, 1926.

В 1937 г. Скрябин и Шульц, переизбрав типичный род сем. *Stilesiidae*, дают последнему название *Thysanosomatidae*. Однако это название уже было использовано Мола, который предложил «новое» семейство *Thysanosomidae* Mola, 1929, с типичным родом *Thysanosoma* Diesing, 1834, допустив неточность в написании и нарушив правила номенклатуры, так как в 1929 г. в литературе уже существовало особое семейство цепней, объединяющее роды *Thysanosoma* и *Stilesia*. (Мы имеем в виду сем. *Stilesiidae* Skrjabin, 1926). Таким образом, название *Thysanosomidae* Mola, 1929, попадает в число синонимов *Stilesiidae* Skrjabin, 1926, и приоритет в установлении данного семейства (по существу, а не по названию) принадлежит акад. К. И. Скрябину.

По поводу наименования этого семейства можно высказать следующие соображения. В 1911 г. Гаф (Gough) установил подсемейство *Avitellininae* с типичным родом *Avitellina* Gough, 1911. Вторым родом подсемейства, по Гафу, является *Stilesia* Railliet, 1893.

В 1926 г. К. И. Скрябин установил для этих родов новое семейство, т. е. фактически возвел подсем. *Avitellininae* Gough, 1911, в ранг семейства, оставил его в том же составе, но заменил типичный род *Avitellina* Gough, 1921, на *Stilesia* Railliet, 1893 (третий род — *Hexastichorchis* Blei, 1920, включенный Скрябиным в это семейство, является синонимом *Avitellina*). Согласно правилам зоологической номенклатуры, избранный однажды тип не может быть заменен другим, как бы неудачен ни был первоначальный выбор. Переименование семейства или подсемейства допу-

скается согласно тем же правилам, лишь при переименовании типичного рода.

В данном случае типичный род (*Avitellina*) переименован не был и сохранил свое первоначальное написание. Следовательно, типом сем. *Stilesiidae*, должен оставаться род *Avitellina*, а названия семейства и подсемейства должны быть произведены от родового имени *Avitellina*. Тем самым, за подсемейством сохраняется название *Avitellininae* Gough, 1911, а семейство должно именоваться как *Avitellinidae* Spassky, 1950.

Акад. К. И. Скрябин (1940, 1946) переработал систему цепней, уточнив систематическое положение *Anoplocephalata*. По его системе отряд цепней *Cyclophyllidea* распадается на семь подотрядов:

1. *Davaineata* Skrjabin, 1940
2. *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933
3. *Hymenolepidata* Skrjabin, 1940
4. *Acoleata* Skrjabin, 1940
5. *Taeniata* Skrjabin et Schulz, 1937
6. *Mesocestoidata* Skrjabin, 1940
7. *Tetrabothriata* Skrjabin, 1940

До выхода в свет работы К. И. Скрябина по перестройке системы цепней, цестодологи пользовались системой швейцарского ученого Фурмана, согласно которой столь своеобразные семейства, как *Tetrabothriidae* и *Taeniidae*, числились в общем списке с семействами *Anoplocephalidae* и *Davaineidae*. Введение крупных систематических единиц рангом выше семейства, т. е. подотрядов, позволило объединить родственные семейства цепней в единые филогенетические группы. Так, например, безусловно близкородственные семейства *Davaineidae* Fuhrm., 1907, и *Idiogenidae* Skrjabin, 1940, составили подотряд *Davaineata*; семейства *Anoplocephalidae* и *Thysanosomatidae* (= *Avitellinidae* Spassky, 1950) составили подотряд *Anoplocephalata*.

В результате серии перестроек система аноплоцефалят приобрела следующий вид (по Скрябину, 1940, 1946).

Подотряд *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933
- Сем. *Anoplocephalidae* Fuhrmann, 1907
  - Подсем. *Anoplocephalinae* Fuhrmann, 1907
  - » *Linstowinae* Fuhrmann, 1907
- Сем. *Thysanosomatidae* Skrjabin et Schulz, 1937
  - Подсем. *Thysanosomatinae* Fuhrmann, 1907
  - » *Avitellininae* Gough, 1911
  - » *Thysanieziinae* Skrjabin et Schulz, 1937

К настоящему времени в цестодологии накопился значительный запас фактических сведений, меняющих установившиеся представления о таксономическом значении ряда важных для систематики признаков и о взаимоотношении различных систематических групп внутри отряда *Cyclophyllidea*.

Изучая развитие половой системы представителей различных семейств подотряда *Anoplocephalata*, мы убедились в том, что подсем. *Linstowiinae* должно быть выделено из состава сем. *Anoplocephalidae* в особое семейство *Linstowiidae*.

Необходимость перестройки системы цепней диктовалась также тем обстоятельством, что за последние годы получены новые сведения о формировании личинок и цикле развития ряда аноплоцефалид, тизанозоматид, линстовиид и мезоцестоидид. Здесь следует указать работы Башкировой (1941) по расшифровке цикла развития аноплоцефалид лошади; работы

Станкэрда (1937—1948), Потемкиной (1941—1948) по изучению цикла развития цестод рогатого скота, работы Солдатовой (1944) по выявлению первого промежуточного хозяина мезоцестоидид и др. Богатый материал для теоретических представлений представляет обобщающая работа акад. Скрябина и Матевосян (1942, 1945), в которой дается оригинальная классификация личинок гименолепидид.

Перечисленные достижения гельминтологической науки открывают новые возможности для выявления родственных взаимоотношений между различными группами цепней и для создания естественной системы отр. *Cyclophyllidea*.

Применение эмбриологического метода для целей филогении и систематики плоских червей позволило ряду авторов (Б. Е. Быховский, 1937, Lühe, 1911) решить весьма сложные вопросы родственных взаимоотношений основных групп плоских червей.

Сопоставление личинок первой стадии, формирующихся в яйце, позволило Люэ (Lühe, 1911) разграничить высшие таксономические группы класса цестод:

а) подкласс *Cestodaria* Monticelli, 1892, характеризуется десятикрючной личинкой — ликофорой;

б) подкласс *Cestoda* Gegenbaur, 1859, характеризуется шестикрючной личинкой (онкосфера, корацидий).

Особенности строения шестикрючной личинки, в свою очередь, характеризуют отряды подкласса *Cestoda*. Например, представителям отряда *Cyclophyllidea* свойственна личинка онкосфера, а отряда *Pseudophyllidea* — корацидий.

Для целей установления родственных взаимоотношений внутри отряда цепней, наряду с другими признаками, свойственными половозрелой стадии, мы используем строение личинок следующей за онкосферой стадии, носящей, по Скрябину, общее название лярвоцисты.

К настоящему времени расшифрован цикл развития и описано строение лярвоцисты представителей следующих подотрядов цепней: *Davaineata*, *Anoplocephalata*, *Hymenolepidata*, *Taeniata* и *Mesocestoidata*.

1. Для *Davaineata*, по литературным данным, известны лярвоцисты типа цистицеркоида. Однако у личинок давайнеид рода *Raillietina*, которые развиваются в теле беспозвоночных, отсутствует хвостовой придаток, называемый церкомером, а сколекс ввернут внутрь тела. Лярвоцисты такого строения свойственны также линстовиидам (подотр. *Anoplocephalata*). Мы им присваиваем (Спасский, 1949) название амфицисты (amphicysta), которое подчеркивает обращенное положение головки лярвоцисты (рис. 1).

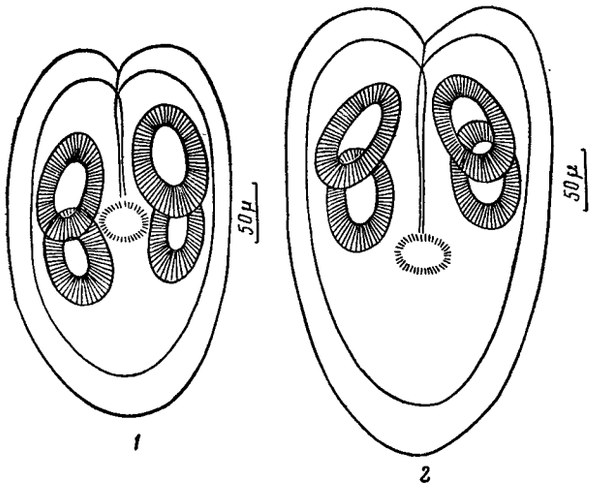
2. *Hymenolepidata* характеризуется лярвоцистой типа цистицеркоида. Последний распадается (по Скрябину и Матевосян, 1942, 1945), в свою очередь, на ряд форм: стафилоциста, уроциста, церкоциста, рамицерк, микроцерк, моноцерк и диплоциста (рис. 2).

3. Для *Anoplocephalata* характерны лярвоцисты типа цистицеркоида. Точнее, личинки истинных аноплоцефалид и авителлинид могут быть причислены к церкоцисте (рис. 3), а личинки цестод сем. *Linstowiidae* относятся к типу амфицисты (рис. 9).

4. *Taeniata* имеют личинку типа цистицерка (пузыревидной формы), который формируется в организме позвоночных.

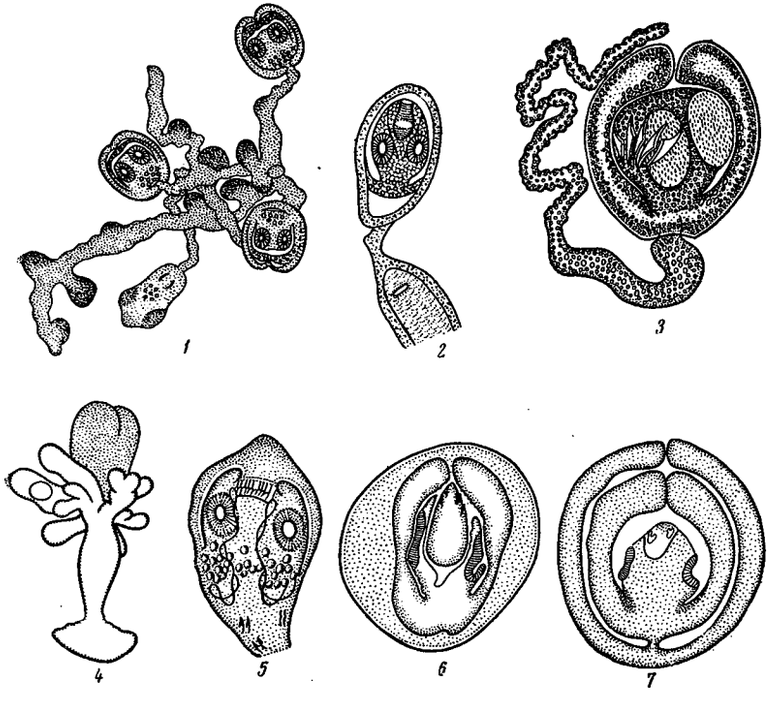
5. *Mesocestoidata*, по данным Солдатовой, 1944, характеризуются наличием двух последовательных стадий лярвоцисты:

а) цистицеркоид, который формируется в теле членистоногих, б) тетратиридий, который образуется в теле позвоночных (рис. 4).



1. Лярвоцисты (амфицисты) давайнеид

1 — Raillietina tetragona; 2 — Raillietina echinobothrida
(по Хорсфолу, 1938)



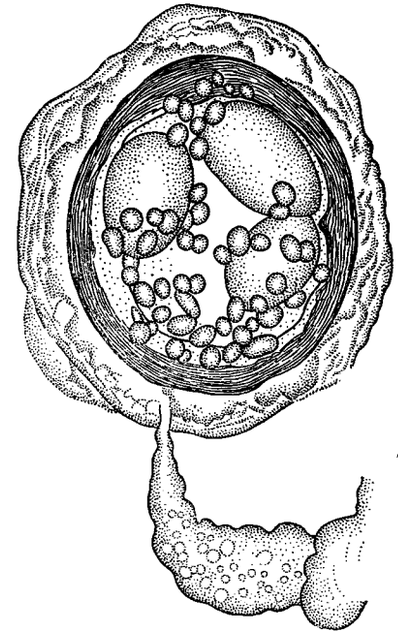
2. Типы лярвоцист представителей сем. *Hymenolepididae*

1 — стафилоциста; *2* — уроциста; *3* — церкоциста; *4* — рамицерк; *5* — микроцерк; *6* — моноцерк; *7* — диплоциста
(по Скрябину и Матевосян, 1945)

Сопоставляя особенности строения лярвоцист различных подотрядов цепней в общей таблице (см. табл. 1), мы убедились в следующем:

а) Первые три подотряда — *Davaineata*, *Anoplocephalata* и *Hymenolepidata*, имеют сходство в строении личинок, которые относятся к той или иной модификации типа цистицеркоида. Кроме того, они проявляют сходство между собой в том отношении, что их лярвоцисты развиваются в организме беспозвоночных (рис. 5).

б) Подотряд *Mesocestoidata* отличается от прочих подотрядов наличием двух промежуточных хозяев, причем во втором (дополнительном) промежуточном хозяине формируется особый тип личинки — тетратиридий. Цистицеркоидное строение первой лярвоцисты из полости тела клещей, которая очень походит на цистицеркоида аноплоцефалид, свидетельствует об их возникновении от общего предка с аноплоцефалидами. Однако в ходе филогенеза *Mesocestoidata* значительно обособились от аноплоцефалид, о чем говорит своеобразие строения их половозрелой стадии: медианное положение половых отверстий и копулятивного аппарата (рис. 6), продольное расположение матки, а также наличие дополнительного хозяина и пр.



3. Церкоциста авителлиниды — *Thysaniezia giardi* (Moniez, 1879) типа цистицеркоида
(по Потемкиной, 1944)

в) Подотряд *Tetrabothriata* по признакам строения половой системы (положение желточника впереди яичника) и по экологическому признаку (обитание у позвоночных, связанных в своей биологии с морем) четко обособляется от прочих цепней.

г) Подотряд *Acoleata* объединяет аберрантные формы, которые по морфологии взрослых особей несколько сближаются с представителями *Hymenolepidata*.

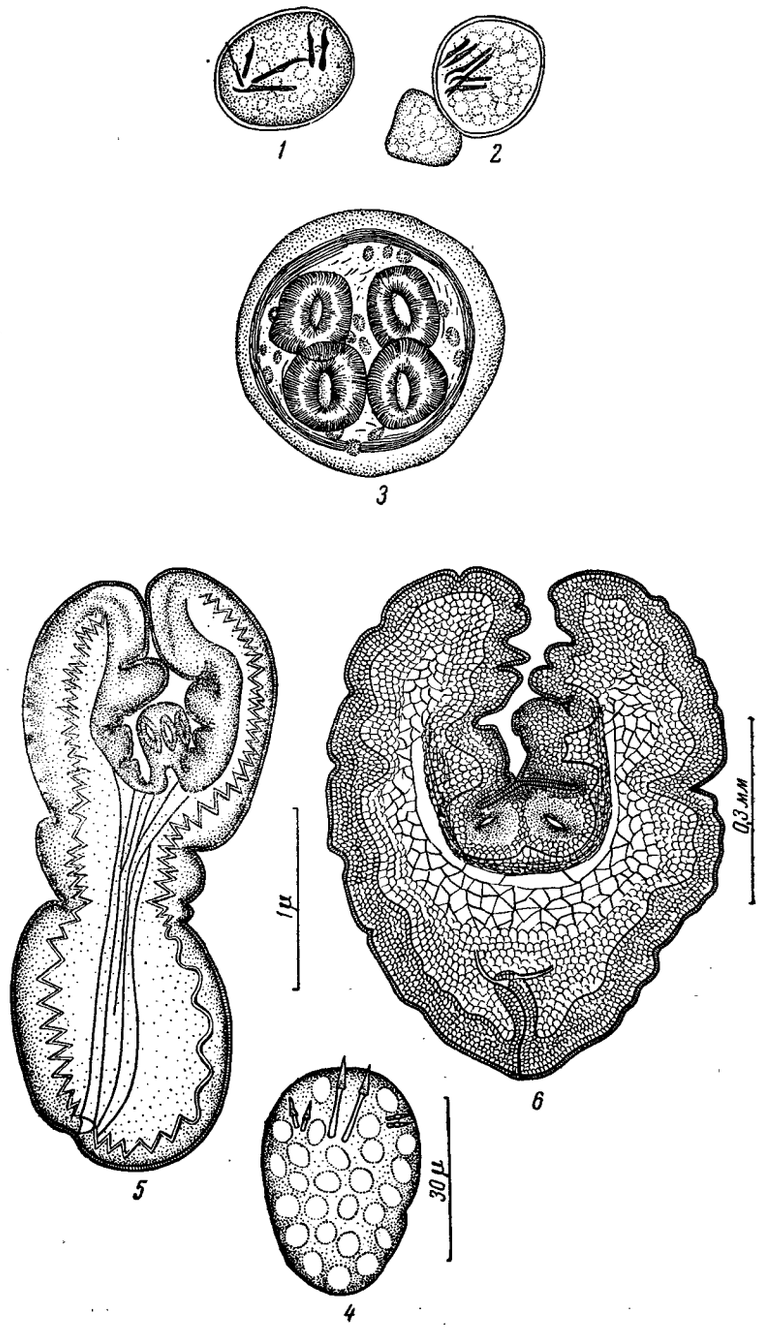
Вопрос о самостоятельности цестод подотряда Acoleata мы оставляем открытым до выяснения их цикла развития.

д) Подотряд *Taeniata* представляет собой единственную группу цепней, лярвоцисты которых относятся к типу цистицерка и развиваются в тканях позвоночных.

Рассмотрев особенности строения личиночных и половозрелых стадий и особенности биологии цепней разных систематических групп, мы пришли к заключению, что степень родства между подотрядами далеко не одинакова.

Подотряды *Anoplocephalata*, *Davaineata* и *Hymenolepidata* находятся друг с другом в более тесных отношениях, чем с подотрядами *Mesocestoidata*, *Taeniata* и *Tetrabothriata*, которые между собой также имеют мало общего.

Последний вывод подтверждается сопоставлением морфолого-анатомических признаков половозрелых цестод каждой группы. Так, например, если у цестод отрезан сколекс, то по гермафродитным участкам стробилы



4. Личиночные стадии развития мезоцестоидид

1—2 — онкосферы *Mesocestoides lineatus*, извлеченные из тела клеща *Trichoribates* sp.; *3* — цистицеркоид, развившийся в теле клеща *Scheloribates latipes* (по Солдатовой, 1944); *4* — онкосфера *Mesocestoides latus*; *5* — тетратиридий *Mesocestoides variabilis* от ящерицы; *6* — тетратиридий от белой мыши

(по Вебстеру, 1949)

Таблица 1

Типы личинок (лярвоцист) цестод разных подотрядов и их распределение по группам хозяев

Подотряды	Тип строения лярвоцист	Промежуточные хозяева	Окончательные хозяева
I. Davaineata	цистицеркоид, амфициста	беспозвоночные	птицы, млекопитающие
II. Anoplocephalata	цистицеркоид, амфициста	беспозвоночные	рептилии, млекопитающие, реже—птицы
III. Hymenolepidata	цистицеркоид	беспозвоночные	птицы, реже—млекопитающие
IV. Acoleata	—	—	птицы
V. Taeniata	цистицерк	позвоночные	плотоядные млекопитающие и птицы
VI. Mesocestoidata	1) цистицеркоид 2) тетратиридий	1) беспозвоночные 2) позвоночные	плотоядные млекопитающие и птицы
VII. Tetrabothriata	—	—	морские млекопитающие и птицы

даже опытному гельминтологу трудно бывает определить, к какому семейству данный объект относится: *Linstowiidae*, *Anoplocephalidae* (подотряд *Anoplocephalata*), *Davaineidae* (подотряд *Davaineata*) или *Dilepididae* (подотряд *Hymenolepidata*). Примеры этому столь многочисленны, что нет надобности в перечислении; их можно отыскать в любой сводной работе по цестодологии.

Наоборот, мезоцестоидид (подотряд *Mesocestoidata*), тениид (подотряд *Taeniata*) или тетработриид (подотряд *Tetrabothriata*) можно без особого труда определить по одному изолированному гермафродитному членику (рис. 6, 7, 8).

Различие в степени родства должно получить свое отражение в систематике, поэтому мы внесли (1949) следующие изменения системы:

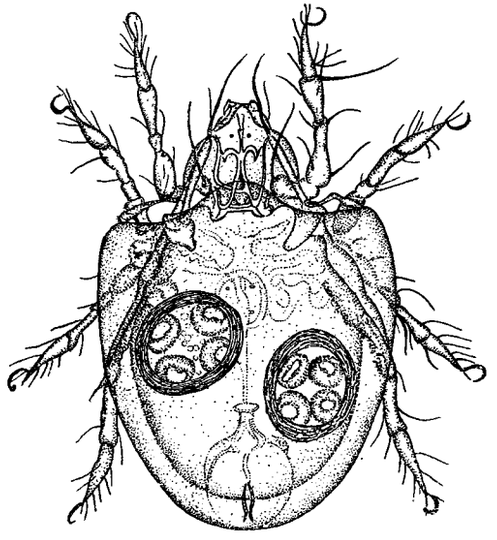
Подотряды *Anoplocephalata*, *Davaineata* и *Hymenolepidata* по причине сходства в строении личиночных и имагинальных стадий, а также вследствие общности черт их биологии объединили в один подотряд *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933, придавая каждому из них значение надсемейства.

Нам могут возразить, что-де по топографии половых желез внутри каждого семейства, входящего в состав этих трех надсемейств, замечено

значительное разнообразие и что отмеченное выше сходство отдельных видов аноплоцефалид, дилепидид и давайнеид есть всего лишь случайное совпадение. Мы считаем это возражение недостаточно обоснованным исходя из следующего.

а) Указанные совпадения не могут быть признаны случайными, поскольку они носят массовый характер.

б) Исходным, основным типом пространственных соотношений органов половой системы для представителей всех трех групп является тип, свойственный линстовиинам рода *Oochoristica* (сем. *Linstowiidae*). Подобное расположение половых желез можно видеть у огромного большинства линстовиид (надсем. *Anoplocephaloidea*), дилепидид и парутеринид (надсем. *Hymenolepidoidea*) и почти у всех *Davaineoidea*. Правда, в каждом семействе можно видеть многочисленные и разнообразные отклонения от этого основного типа, которые также носят скорее конвергентный, а не случайный характер.



5. Промежуточный хозяин аноплоцефалят — орибатидный клещ *Scheloribates laevigatus* с двумя цистицеркоидами мониезии—*M. expansa* (по Потемкиной, 1948)

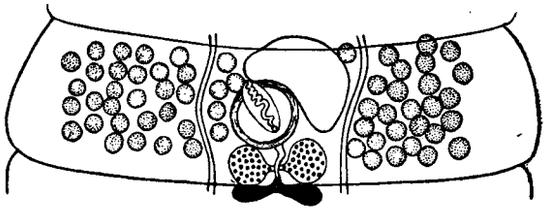
в) Сам факт наличия большого количества конвергентных признаков не говорит против филогенетической близости поименованных семейств, ибо у родственных организмов в сходных условиях, под влиянием одинаковых воздействий факторов внешней среды рано или поздно должны возникнуть сходные изменения, передаваемые по наследству. Об этом свидетельствуют опыты акад. Т. Д. Лысенко и его последователей по переделке природы растительных организмов, которые проводились на массовом материале. При этом под влиянием одинаковых воздействий сходные изменения возникали одновременно у значительного числа особей данной популяции, т. е. у особей, находящихся в более тесном родстве, чем особи разных семейств или подотрядов.

Остальные четыре подотряда мы пока оставляем в прежнем положении. Таким образом, после предпринятой перестройки отряд цепней (*Cyclophyllidea*) распадается на пять подотрядов:

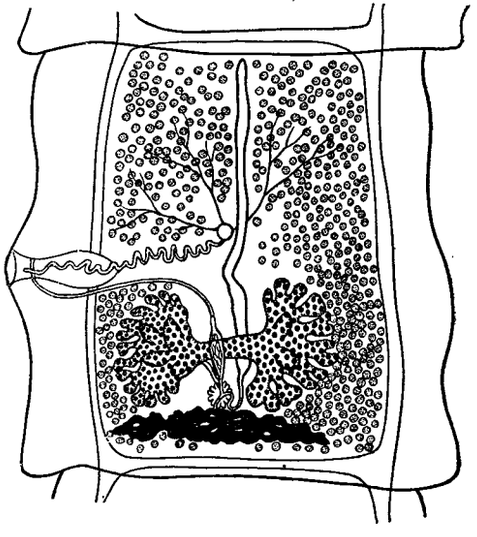
1. *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933
2. *Acoleata* Skrjabin, 1940
3. *Mesocestoidata* Skrjabin, 1940
4. *Taeniata* Skrjabin et Schulz, 1937
5. *Tetrabothriata* Skrjabin, 1940.

Далее, подотряд *Anoplocephalata* мы подразделили на четыре надсемейства.

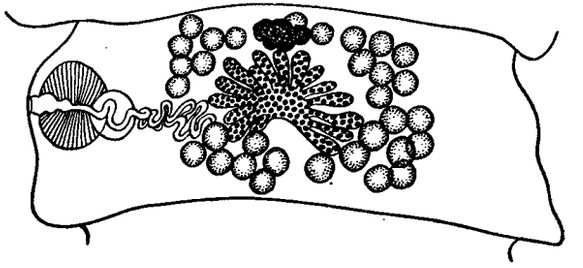
1) Надсем. *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949, объединяет группу невооруженных цепней, которые ранее составляли подотряд *Anoplocephalata* в целом. Эту группу акад. К. И. Скрябин (1940, 1946) разделяет на два семейства: *Anoplocephalidae* и *Thysanosomatidae*, а создавая



6. Mesocestoides perlatus (Goeze, 1782) (подотряд *Mesocestoidata*)
Гермафродитный членик
(по Жуайе и Вэру, 1936)



7. Taenia pisiformis Bloch, 1780 (подотряд *Taeniata*)
Гермафродитный членик
(по Жуайе и Бэру, 1936)



8. Tetrabothrium macrocephalum (Rud., 1819) (подотряд *Tetrabothriata*)
Гермафродитный членик
(по Жуайе и Бэру, 1936)

надсемейство *Anoplocephaloidea*, мы включаем в его состав четыре семейства:

1) *Anoplocephalidae* Cholodkowsky, 1902
2) *Avitellinidae*, Spassky, 1950
3) *Linstowiidae* (Mola, 1929) Spassky, 1949
4) *Catenotaeniidae* Spassky, 1950 (временно).

Сем. *Anoplocephalidae* Cholodkowsky, 1902, является типичным семейством подотряда. Оно характеризуется строением личинки типа цистицеркоида (церкоциста), формирующейся в организме панцырных клещей, полным отсутствием хоботка с крючьями на всех стадиях развития, наличием хорошо выраженной поперечной замкнутой матки без околоматочного органа и рядом других морфологических и биологических особенностей.

Сем. *Avitellinidae* Spassky, 1950 (=*Stilesiidae* Skrjabin, 1926, *Thysanosomatidae* Skrjabin et Schulz, 1937) в биологическом и морфолого-анатомическом отношениях приближается к сем. *Anoplocephalidae*, но отличается по наличию в развитых члениках особых фиброзных капсул с яйцами, которые именуются околоматочными (парутеринными) органами.

Необходимость включения авителлинид в надсем. *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949, не вызывает сомнений. Иностранные цестодологи даже включают авителлинид в сем. *Anoplocephalidae*. Однако самостоятельность сем. *Avitellinidae* (= *Stilesiidae* = *Thysanosomatidae*) вполне убедительно доказана акад. К. И. Скрябиным еще в 1926 г.

Сем. *Linstowiidae* (Mola, 1929) Spassky, 1949. Современные гельминтологи включают линстовиид в сем. *Anoplocephalidae*. Тем не менее линстовииды обладают целым рядом своеобразных признаков, резко отличающих этих гельминтов от всех других аноплоцефалоидей.

Отметим лишь некоторые из этих признаков.

1) Лярвоциста *Mathevotaenia symmetrica* — единственной линстовииды с расшифрованным циклом развития — имеет компактное тело, как у плероцеркоида, но втянутый и вывернутый «наизнанку» сколекс с четырьмя присосками, хорошо развитую экскреторную систему, состоящую из четырех продольных каналов и кольцевого анастомоза возле присосок. В ходе формирования эта личинка, которую мы относим к особому типу амфицисты, не проходит стадий, свойственных лярвоцисте аноплоцефалид (рис. 9).

2) Половая система взрослых линстовиид довольно простого строения:

а) семепровод слабо дифференцирован, не образует семенных пузырьков, которые у типичных аноплоцефалид хорошо выражены;

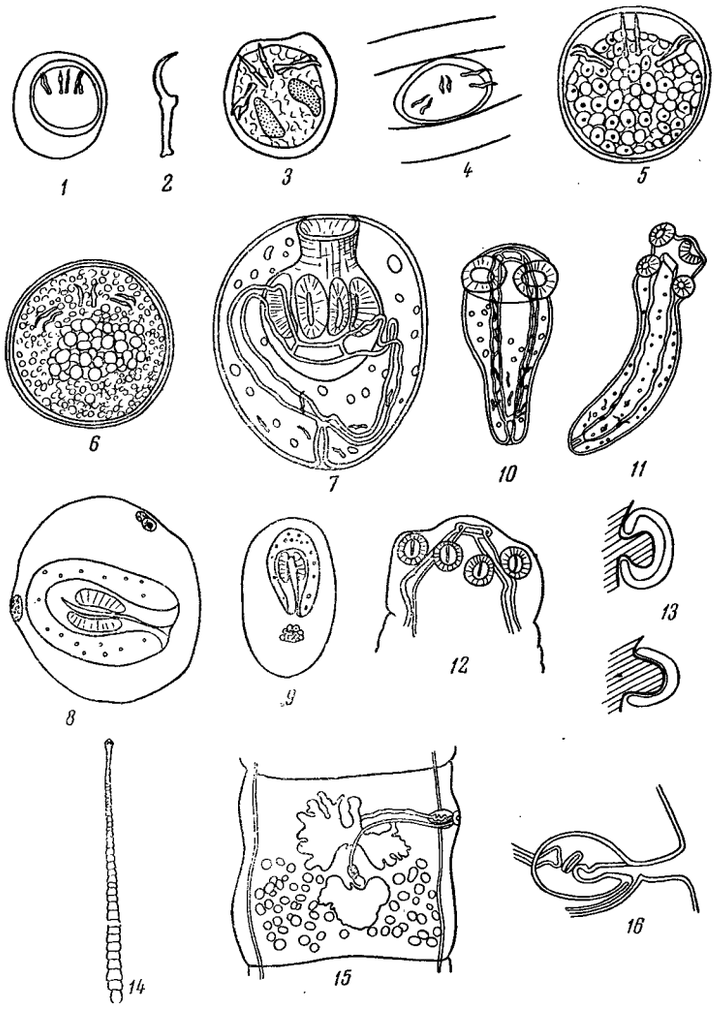
б) у всех изученных нами (по срезам) линстовиид рептилий и млекопитающих вагина состояла лишь из двух частей — более толстой копулятивной и капиллярно тонкой проводящей, тогда как для аноплоцефалид характерно наличие, кроме этих двух частей, еще семеприемника с его протоком;

в) линстовииды не имеют развитой замкнутой матки;

г) формирование в яйце первой личинки — онкосферы у них протекает в толще паренхимы (рис. 10), а не в матке, как у аноплоцефалид;

3) наконец, исходной группой дефинитивных хозяев линстовиид являются рептилии, а для аноплоцефалид — сумчатые или однопроходные млекопитающие.

Перечисленные факты доказывают, что линстовииды и аноплоцефалиды не имеют той тесной генетической близости, которая должна быть присуща членам одного семейства.

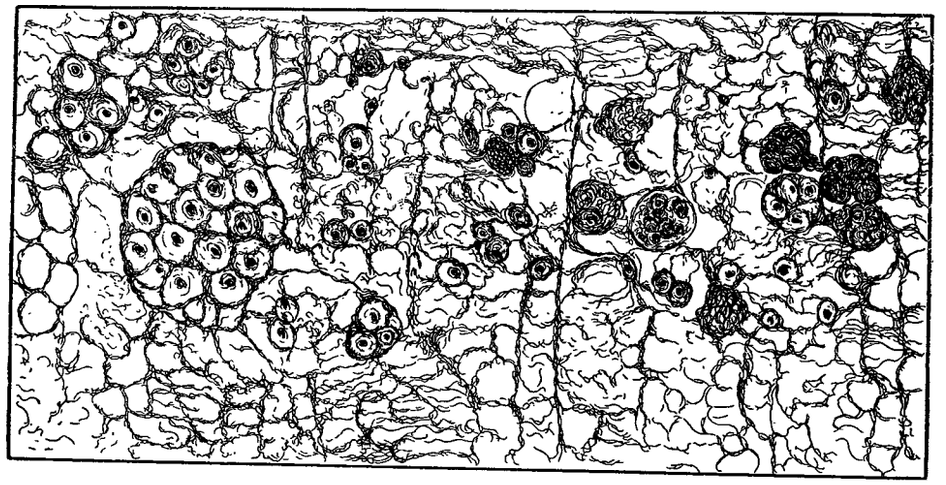


9. Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927)

1 — яйцо; *2* — эмбриональный крючок; *3—4* — онкосферы; *5* — личинка, извлеченная из *Trogoderma* через пять дней после заражения; *6* — то же через 7 дней, заметна клеточная дифференциация; *7* — вполне развитая лярвоциста через 9 дней после заражения *Trogoderma*; *8* — *9* — то же через 12 дней, личинка окружена оболочкой неизвестного происхождения; *10* — развитая лярвоциста с эвагинированным сколексом, извлеченная из тела *Trogoderma*; *11* — молодая цестода из кишечника мыши через 4 дня после ее заражения; *12* — сколекс взрослой цестоды; *13* — присоски в момент фиксации (схема); *14* — имаго — вид тотально; *15* — гермафродитный членик; *16* — копулятивный аппарат
(по Рендторфу, 1948)

На этом основании мы (1949) выделили линстовиид из сем. *Anoplocephalidae* в особое семейство *Linstowiidae* (Mola, 1929) Spassky, 1949, которое временно помещаем в надсем. *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949. Не исключена возможность, что дальнейшие исследования приведут к необходимости перемещения линстовиид в надсем. *Davaineoidea* Spassky, 1949, с которым они имеют много общего в личиночной и половозрелой стадии. Основным отличительным признаком является наличие у *Davaineoidea* хоботка с крючьями, чего нет у линстовиид.

Сем. *Catenotaeniidae* Spassky, 1950, нами установлено для цестод грызунов, которые на стадии лярвоцисты отличаются от всех других цестод наземных позвоночных отряда цепней *Cyclophyllidea* по наличию



10. Линстовиида *Oochoristica sobolevi* (Spassky, 1947) n. comb.

Срез участка мозговой паренхимы гермафродитного членика с залегающими в ней яйцеклетками. Слева видна лопасть яичника в поперечном сечении. Процесс расселения яйцеклеток еще не закончен, во многих местах яйцеклетки располагаются небольшими группами (по Спасскому, 1947)

одной апикальной присоски (рис. 85, 86). Взрослые катенотениды имеют древовидную продольно расположенную матку тениидного типа (рис. 11). Новое семейство мы временно включаем в состав надсем. *Anoplocephaloidea* главным образом на том основании, что в качестве промежуточного хозяина, как и типичные аноплоцефалиды, они используют клещей, а в качестве ее окончательного — грызунов. Более подробно характеристику и историю изучения каждого семейства аноплоцефалоидей мы даем в систематической части работы.

2) Надсем. *Davaineoidea* Spassky, 1949, по своему объему соответствует подотряду *Davaineata* Skrjabin, 1940.

3) Надсем. *Hymenolepidoidea* Spassky, 1949, включает три семейства *Hymenolepididae* Fuhrmann, 1907, *Dilepididae* Fuhrmann, 1907, *Paruterinidae* Skrjabin, 1940.

Четвертое семейство — *Nematotaeniidae* Lühe, 1910, которое ранее входило в состав подотряда *Hymenolepidata*, мы рассматриваем на правах самостоятельного надсемейства.

4) Надсем. *Nematotaenioidea* Spassky, 1949, содержит одно семейство *Nematotaeniidae* Lühe, 1910.

О необходимости обособления нематотениид от гименолепидат говорят следующие особенности нематотениид:

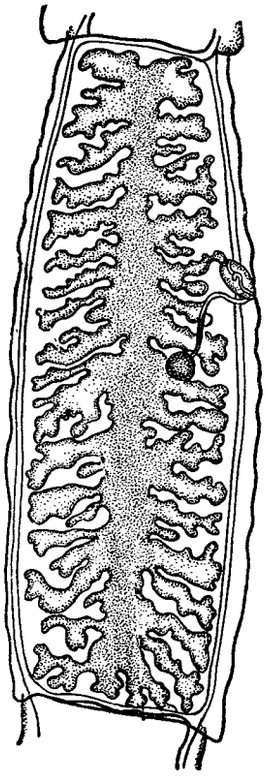
а) своеобразие общей организации,

б) своеобразие внешней морфологии, которую мы считаем весьма примитивной на следующих основаниях.

Во-первых, сколекс нематотениид, помимо четырех присосок, не имеет каких-либо других средств фиксации. Учитывая прочие показатели их примитивности, отсутствие хоботка и крючьев на всех стадиях развития нематотениид мы считаем явлением первичного порядка.

Во-вторых, тело нематотениид имеет цилиндрическую форму. Это наиболее простая форма тела цестоды, которая к тому же весьма несовершенна и в физиологическом отношении, так как при этом поверхность тела, которая одновременно является и поверхностью всасывания, оказывается наименьшей. У цестод с плоской стробилой отношение поверхности тела к его объему будет относительно больше, чем у нематотениид. В связи с этим последние имеют ограниченные возможности роста в толщину и не достигают столь гигантских размеров, как *Moniezia*, стробила которой сильно уплощена. Затруднения в питании органов стробилы при сильном увеличении размеров цестод с цилиндрической стробилой, в частности — нематотениид, скажутся сильнее всего на развитии глубоколежащих органов и в первую очередь на развитии половой системы и онкосфер. В действительности все известные виды нематотениид имеют небольшой диаметр стробилы.

В-третьих, нематотениидам свойственен примитивный (акраспедотный) тип члеников. Последние имеют форму небольшого цилиндра. Цестоды, обладающие краспедотными сегментами с длинным парусом на заднем конце, имеют явное преимущество перед нематотениидами уже потому, что поверхность всасывания отдельных члеников у них будет значительно больше при том же объеме.



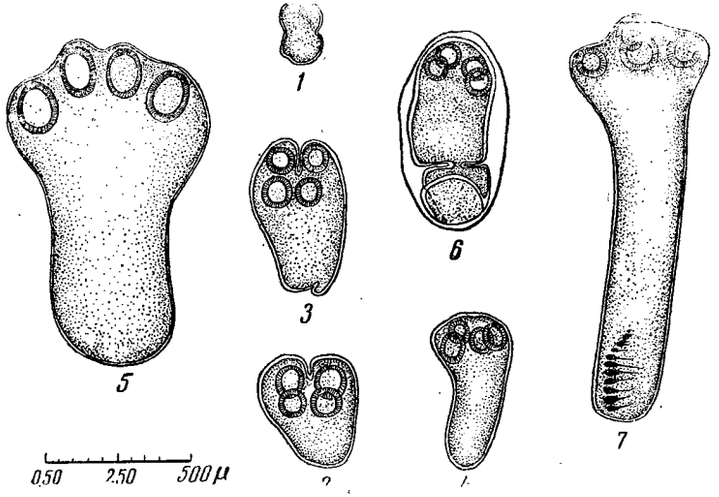
11. Представитель сем. *Catenotaeniidae* Spassky, 1950. *Catenotaenia rhombomydis* (Schulz et Landa, 1934)

Зрелый членик с древовидной маткой (по Шульцу и Ланда, 1934)

В-четвертых, для них характерно слабое развитие членистости: внешняя сегментация нематотений заметнее лишь в задней половине тела.

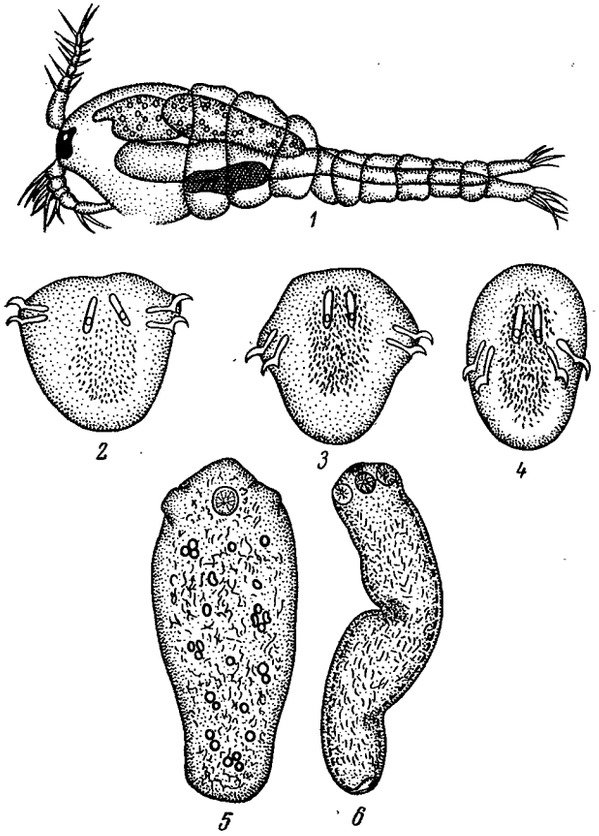
в) Обитание в половозрелой стадии у холоднокровных (амфибий, рептилий), тогда как все прочие гельминты, входившие ранее в подотряд *Hymenolepidata*, паразитируют у теплокровных.

г) Единственной чертой сходства нематотениид с гименолепидидами служит малое число семенников (1 — 2), но этот признак не может иметь решающего значения уже потому, что он носит количественный характер и не подкрепляется сходством в общей организации этих групп цепней. Среди аноплоцефалид также имеются виды с одним семенником в каждом комплекте половых органов, например *Cittotaenia villosa* Lewis, 1914 (переведена в род *Triplotaenia*), однако никто не делает попытки причислить ее к семейству *Hymenolepididae* или *Nematotaeniidae*, поскольку общая



12. Cylindrotaenia americana (сем. *Nematotaeniidae*)

1—6 — этапы формирования личинки в организме лягушки; *7* — молодая цестода в ленточной стэдии (по Жуайе, 1924)



13. Ichthyotaenia filicollis (сем. *Ichthyotaeniidae*, отр. *Tetraphyllidea*)

1 — промежуточный хозяин (веслоногий рачок) с плероцеркоидом ихтиотении; *2 — 3—4* — различное положение крючьев при движении онкосферы; *5— 6* — плероцеркоиды (по Меггиту, 1914)

организация и экология *Cittotaenia villosa* говорит за ее принадлежность к аноплоцефалидам.

д) Наличие парутеринного органа, который имеет довольно своеобразное строение, отличающееся от строения этого органа авителлинид и парутеринид, также не дает нам права сблизить нематотениид с каким-либо другим семейством надсемейства *Hymenolepidoidea*, например с *Paruterinidae*.

Приведенные доводы показывают, что наличие парутеринного органа не создает достаточных оснований для признания нематотениид высшей фазой в развитии филогенетической ветви *Hymenolepididae*. Последние совершали свое историческое развитие у теплокровных и, вероятнее всего, у птиц, но не у амфибий.

Наконец, обособление нематотениид от гименолепидид диктуется данными эмбриологии. Лярвоциста *Cylindrotaenia americana* (сем. *Nematotaeniidae*) по типу строения более походит на личинку *Ichtyotaenia* (сем. *Ichtyotaeniidae*, отряд *Tetraphyllidea*), чем на личинку гименолепидид, что наглядно демонстрируют прилагаемые рисунки (рис. 12 и 13).

Сколекс личинок *Hymenolepididae* одет тканевыми складками, надвигающимися сзади в момент инвагинации головки. В большинстве случаев эта складка одиночная, но у личинки гименолепидид типа диплоцисты складка двойная (рис. 2). У лярвоцисты *Ichthyotaenia*, как и у прочих *Tetraphyllidea*, покровные складки, которые мы называем интегументами (integumentum), отсутствуют (рис. 13).

Учитывая сказанное, может быть, следовало образовать для нематотениид особый подотряд — *Nematotaeniata*, который мы пока не включаем в систему цепней по той причине, что цикл развития *Cylindrotaenia americana* завершается без участия промежуточного хозяина, а это едва ли свойственно другим нематотениидам.

Изменение состава подотряда *Anoplocephalata* и его основных компонентов влечет за собой изменение их диагноза, который мы кратко формулируем в следующей редакции.

ПОДОТРЯД *ANOPLOCEPHALATA* SKRJABIN, 1933

Диагноз: *Cyclophyllidea*. Сколекс без мышечных придатков, свойственных тетработриидам. Половые отверстия располагаются на боковой поверхности члеников. Желточник локализуется позади или сбоку от яичника. Развитие обычно совершается с участием двух хозяев — промежуточного (различные беспозвоночные) и окончательного (наземные четвероногие — *Tetrapoda*).

Лярвоциста типа цистицеркоида (в различных модификациях) или амфицисты.

Типичное надсемейство: *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949.

I. НАДСЕМЕЙСТВО *ANOPLOCEPHALOIDEA* SPASSKY, 1949

Диагноз: *Anoplocephalata*. Сколекс лишен хоботка, крючьев и хоботного влагалища на всех стадиях развития. Стробила плоская или слегка овальная на поперечном сечении. Семенники, как правило, многочисленны. Исключение составляет род *Triplotaenia*, у которой в каждом данном наборе половых органов имеется лишь один семенник.

Лярвоцисты типа церкоцисты, амфицисты или мероцеркоида развиваются у наземных членистоногих.

В половозрелой стадии паразитируют у наземных четвероногих (*Tetrapoda*).

Типичное семейство: *Anoplocephalidae* Cholodkowsky, 1902.

II. НАДСЕМЕЙСТВО *DAVAINEOIDEA* SPASSKY, 1949

Диагноз: *Anoplocephalata*. Сколекс, помимо присосок, снабжен хоботком, вооруженным многочисленными мелкими крючьями особой топорикообразной или киркоподобной формы. Присоски также могут быть вооружены мелкими крючьями или шипиками. Стробила плоская, аполизическая, членики краспедотного типа. Развитие с участием одного промежуточного хозяина (беспозвоночные), в котором формируется личинка типа амфицисты.

В имагинальной стадии паразитирует у наземных теплокровных (птицы, млекопитающие).

Типичное семейство: *Davaineidae* Fuhrmann, 1907.

III. НАДСЕМЕЙСТВО *HYMENOLEPIDOIDEA* SPASSKY, 1949

Диагноз. *Anoplocephalata*. Сколекс в типичных случаях снабжен хоботком и крючьями; иногда хоботок редуцирован или находится в рудиментарном состоянии. Стробила плоская, аполизическая. Членики краспедотного типа.

Развитие с участием одного промежуточного хозяина (различные беспозвоночные), в организме которого формируется личинка типа цистицеркоида (стафилоциста, уроциста, церкоциста, рамицерк, микроцерк, моноцерк, диплоциста). У некоторых видов *Hymenolepididae* развитие протекает без участия промежуточного хозяина, что, повидимому, является результатом вторичной его утери. Взрослые у теплокровных (птицы, млекопитающие).

Типичное семейство: *Hymenolepididae* Fuhrmann, 1907.

IV. НАДСЕМЕЙСТВО *NEMATOTAENIOIDEA* SPASSKY, 1949

Диагноз: *Anoplocephalata*. Сколекс на всех стадиях развития лишен хоботка и крючьев. Тело цилиндрической формы. Сегментация выражена слабо, наружная членистость заметна лишь в задней половине тела. Проглоттиды акраспедотного типа (без паруса). Семенники весьма немногочисленны.

Наличие промежуточного хозяина не установлено. Лярвоциста известна лишь для одного вида (*Cylindrotaenia americana*). Она развивается у тех же хозяев, которых инвазирует в половозрелой стадии, и по характеру строения приближается к типу плероцеркоида.

В имагинальной стадии населяют кишечник наземных холоднокровных (амфибии, рептилии).

Типичное семейство: *Nematotaeniidae* Lühe, 1810.

В данной работе, пересмотрев таксономическое значение диагностических признаков, мы вносим существенные изменения в систему *Anoplocephaloidea* и в связи с этим предлагаем новый текст диагноза каждого

семейства, подсемейства, рода и подрода аноплоцефалоидей. Эти вопросы изложены в систематической части работы.

В результате предпринятой нами перестройки система подотряда *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933, выглядит следующим образом (табл. 2).

Таблица 2

Система аноплоцефалят в нашем представлении

Подотряд *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933	I. Надсем. *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949	1. сем. *Anoplocephalidae* Cholodkowsky, 1902	
		2. сем. *Avitellinidae* Spassky, 1950	
		3. сем. *Linstowiidae* (Mola, 1929) Spassky, 1949	
		4. сем. *Catenotaeniidae* Spassky, 1950.	
	II. Надсем. *Davaineoidea* Spassky, 1949	1. сем. *Davaineidae* Fuhrmann, 1907	
		2. сем. *Idiogenidae* Skrjabin, 1940	
	III. Надсем. *Hymenolepidoidea* Spassky, 1949	1. сем. *Hymenolepididae* Fuhrmann, 1907	
		2. сем. *Dilepididae* Fuhrmann, 1907	
		3. сем. *Paruterinidae* Skrjabin, 1940	
	IV. Надсем. *Nematotaenioidea* Spassky, 1949	сем. *Nematotaeniidae* Lühe, 1910	

Глава I

ЗНАЧЕНИЕ АНОПЛОЦЕФАЛЯТ В ВЕТЕРИНАРИИ И МЕДИЦИНЕ

I. ВЕТЕРИНАРНОЕ ЗНАЧЕНИЕ АНОПЛОЦЕФАЛЯТ

У домашних животных зарегистрировано 25 видов аноплоцефалят, которые относятся к двум семействам: *Anoplocephalidae* — 15 видов, и *Avitellinidae* — 10 видов.

На территории СССР у крупного и мелкого рогатого скота, а также у лошадей и верблюдов паразитирует 11 видов цепней. В ленточной (имагинальной) стадии они вызывают губительные заболевания животных. Все эти паразиты относятся к подотряду *Anoplocephalata*, из них шесть видов аноплоцефалид и пять видов авителлинид.

Более всего страдает от аноплоцефалид рогатый скот, особенно в молодом возрасте. Рассмотрим вкратце основные аноплоцефалятозы по видам животных, начиная с парнокопытных.

1. О в ц ы. Они заражаются двумя видами аноплоцефалид — *Moniezia expansa* и *M. benedeni*, и восемью видами авителлинид — *Avitellina centripunctata*, *A. chalmersi*, *A. goughi*, *Stilesia globipunctata*, *S. hepatica*, *S. vittata*, *Thysaniezia giardi* и *Thysanosoma actinioides*.

В литературе зарегистрировано около двух десятков видов аноплоцефалят, поражающих овец в различных странах, однако многие из них (*Moniezia alba*, *M. trigonophora*, *M. denticulata*, *Avitellina woodlandi*, *A. southwelli*, *A. lahorea*, *A. sudanea* и др.) являются синонимами выше указанных видов, о чем подробнее сказано в систематической части работы.

Из десяти видов возбудителей цестодозов овец на территории СССР встречаются пять: *Moniezia expansa*, *M. benedeni*, *Avitellina centripunctata*, *Stilesia globipunctata* и *Thysaniezia giardi*. Наиболее патогенны из них *Moniezia expansa* и *M. benedeni*, которые вызывают массовые заболевания крупного и мелкого рогатого скота, приводящие к значительному снижению продуктивности взрослых животных и гибели ягнят. Бурные вспышки мониезиоза (если не проводятся меры борьбы) могут повлечь за собой значительный отход молодняка.

«Потери, связанные с мониезиозом, отмечают акад. К. И. Скрябин и Р. С. Шульц (1937), могут быть огромны: известны случаи, когда в отдельных хозяйствах в неблагоприятные годы погибало до 80% наличного количества молодняка в стаде» (Ветеринарная гельминтология, стр. 141).

«Экономическая значимость мониезиоза ограничивается не только гибелью животных: нельзя забывать, что мониезиозы, вызывая хроническую интоксикацию овец, задерживают их физическое развитие, ослабляют сопротивляемость их организма воздействию различных вредоносных

факторов, вследствие чего приобретается более легкая восприимчивость ко всякого рода секундарным инфекциям, протозойным и гельминтозным болезням. При интенсивной инвазии влияние мониезиозной интоксикации может сказаться на молодняке настолько резко, что животные на всю жизнь могут остаться дефективными по своим зоотехническим качествам» (там же, стр. 141).

В оценке экономических потерь, вызываемых мониезиозом, советские авторы обращают внимание на следующие особенности этого заболевания:

а) широкое географическое распространение мониезиоза, который практически может быть отмечен во всех овцеводческих районах Союза;

б) возможность ежегодного повторения эпизоотий и массовый охват животных;

в) нередко тяжелое течение болезни, которая может закончиться гибелью заболевших животных;

г) отставание в развитии животных, переболевших в молодом возрасте;

д) снижение мясной и шерстной продуктивности больных и переболевших животных.

При массовом обследовании мониезиозных ягнят, согласно литературным данным, в среднем на каждую голову потери при сильной инвазии составляют: в тушках — 6,1 кг, в сале — 2,05 кг; при заражении в средней степени на живом весе потеря на одну голову выражается в 6,1 кг, в тушках — 3,7 кг, в сале — 1,63 кг, по сравнению со средним весом их здоровых сверстников, которые весили в среднем 45 кг.

М. Филимонов (1936), описывая течение мониезиоза овец Татарии (лето 1930 г.), указывает, что заболевание началось в первой декаде июня. Преимущественно заболевали молодые овцы, в возрасте 2—8 месяцев. Клинически наблюдаемая болезнь, как правило, протекала остро. Утром, при выгоне на выпас, животное может выглядеть совершенно здоровым, а через несколько часов уже появляются признаки заболевания: кружение на месте, закидывание головы, слабость в ногах; больные животные больше всего лежат, аппетит потерян, слизистая глаза бледна. Часто наблюдаются нервные явления, бесцельные движения, дрожание. К концу болезни животное почти совершенно не реагирует на внешние воздействия, лежит с неестественно запрокинутой головой. Наблюдаются жевательные движения челюстей, вокруг рта пена. Все эти признаки развиваются чрезвычайно быстро, иногда в течение 3—4 часов. Болезнь нередко заканчивается смертью.

При вскрытии павших ягнят отмечают воспаление слизистой тонкого кишечника и даже местные кровоизлияния, а также дегенеративные изменения паренхиматозных органов.

Однако в наших условиях, в условиях планового хозяйства, течение мониезиоза редко принимает острый характер.

Обычно клиническое проявление мониезиоза выражается в расстройстве пищеварения (кашицеобразный или жидкий кал с примесью слизи и члеников паразита). Больные животные худеют и отстают в развитии.

При слабой степени инвазии мониезиоз протекает без отчетливо выраженных клинических проявлений, поэтому диагностика мониезиоза проводится преимущественно копрологическими методами на присутствие яиц и отторгнутых члеников мониезий. Выделение яиц и зрелых члеников наступает через 37—49 дней после заражения ягнят на пастбище (т. е. после выгона на пастбище), поэтому в целях выявления мониезиоза до того, как паразиты достигнут зрелости и начнут выделение яиц, рекомендуется проводить пробную диагностическую дегельминтизацию отдельных групп ягнят.

2. Козы (*Capra hircus dom.*). У коз зарегистрированы те же 10 видов цестод подотряда *Anoplocephalata*, которые инвазируют овец.

3. Крупный рогатый скот (*Bos taurus*). Имеется следующий список аноплоцефалят, паразитирующих у крупного рогатого скота: *Moniezia expansa*, *M. benedeni*, *Avitellina centripunctata*, *Stilesia globipunctata*, *S. hepatica*, *Thysaniezia giardi* и *Thysanosoma actinioides*.

Из этих семи видов на территории СССР обнаружены *M. expansa*, *M. benedeni*, *T. giardi*, *A. centripunctata* и *S. globipunctata*, причем удельный вес *T. giardi* во многих случаях, особенно в Закавказье, у крупного рогатого скота относительно выше в сравнении с заражением овец.

Как и у овец, наиболее подвержены аноплоцефалидозу молодые животные. Течение мониезиоза телят с достаточной полнотой изучено и описано Потемкиной.

Потемкина наблюдала развитие болезни с момента заражения и отмечает постепенное (в течение первых 20—25 дней) нарастание клинических проявлений мониезиоза, которые выражаются прежде всего в функциональном расстройстве пищеварительной системы. В последующий период отмечаются и нервные явления.

4. Зебу (*Bos indicus*) и буйволы (*Bubalus bubellus*) также заболевают мониезиозом, тизаниезиозом и авителлинозом. Экономические потери от указанных заболеваний не очень велики, так как у нас эти животные разводятся на сравнительно небольшой территории (Кавказ).

5. Яки (*Poephagus grunniens*). Эти своеобразные обитатели горных пастбищ Центральной Азии в гельминтологическом отношении еще недостаточно изучены, тем не менее и для них зарегистрированы случаи мониезиоза, который отмечен у яков Монголии и на территории СССР.

6. Верблюды (*Camelus bactrianus, C. dromedarius*) и ламы (*Lama, Auchenia*). У верблюдов в СССР отмечен мониезиоз, вызванный *M. expansa*, и стилезиозы. Наиболее часто они бывают инвазированы *Stilesia vittata*; для верблюдов на Южном Урале отмечена *S. globipunctata*, зарегистрированная также у верблюдов в Индии.

Для американских видов мозоленогих (ламы) установлено наличие *Moniezia benedeni* и *Thysaniezia giardi*.

7. Северные олени (*Rangifer terandus*). У северного оленя, который в диком и одомашненном состоянии населяет всю полосу тундр, полосу тайги и Алтай, зарегистрировано четыре вида аноплоцефалид — *Moniezia expansa*, *M. benedeni*, *M. baeri*, *Cittotaenia dratchynskii*, и один вид авителлинид — *Avitellina arctica*, причем видовая самостоятельность последних трех видов нуждается в подтверждении. Все эти виды встречаются у северного оленя и на территории Союза ССР.

Колмаков (1938) от оленей Северного Урала описал пятый вид аноплоцефалид — *Moniezia rangiferina*, которую мы считаем синонимом *M. expansa*.

Все перечисленные виды домашнего скота в зоологической системе относятся к подотряду лунчатозубых парнокопытных (*Selenodontia*), т. е. находятся между собою в близкородственных отношениях. Это обстоятельство сильно отражается на распространении их цестодозов.

Так, целый ряд патогенных паразитов, например *M. expansa*, *M. benedeni*, благодаря этому, имея широкое распространение, повидимому, могут переходить от одного вида домашних животных к другому. Эти же виды способны заражать диких коз и оленей, которые могут служить естественным резервуаром и источником инвазии.

8. Свиньи (*Sus scrofa*). Из числа нежвачных парнокопытных (*Neobunodontia*) в одомашненном состоянии находятся свиньи. У домашних

свиней (*Sus scrofa*) отмечены единичные находки *Moniezia expansa* (в Америке), *Paranoplocephala crawfordi* (в Индии) и *Thysaniezia giardi* (в СССР).

Переходим к рассмотрению аноплоцефалидозов домашних непарнокопытных.

9. Лошади (*Equus caballus*). У лошадей паразитирует четыре вида аноплоцефалид: *Anoplocephala perfoliata*, *A. magna*, *Paranoplocephala mamillana*, *Moniezia pallida*. Из них отрицательное значение для коневодства СССР имеют первые три вида, а четвертый обнаружен всего один раз на территории Африки; видовая самостоятельность этого паразита не может считаться окончательно установленной.

Вредоносное действие аноплоцефалид на лошадей по данным Бакулевой (1940) определяется их токсическим и механическим воздействием, причем токсическое воздействие приводит к отравлению организма лошади, вызывая анемию и общее истощение.

Аноплоцефалидозные лошади, несмотря на правильное кормление, при нормальных условиях эксплоатации, быстро худеют и снижают работоспособность.

Наиболее патогенной формой из трех является *A. perfoliata*. Этот вид паразита обладает способностью глубоко внедряться своим сколексом в стенку кишечника и тем самым вызывать глубокие изъязвления. В местах множественного прикрепления паразитов образуются язвы, которые загрязняются кормовыми массами и кишечной микрофлорой, вызывающей воспалительный процесс. В местах изъязвления стенка кишечника сильно истончается; известны случаи полного ее прободения, вследствие чего может развиться перитонит со смертельным исходом.

Далеко не безвредна также и *Paranoplocephala mamillana*, в случае интенсивной инвазии вызывающая сильные нарушения деятельности центральной нервной системы, которые, согласно литературным данным, могут симулировать клиническую картину бешенства.

Достаточно заметить, что инвазия *Anoplocephala perfoliata* в некоторых случаях достигает 96,6%, *Paranoplocephala mamillana* — 86,6%, *Anoplocephala magna* — 57,2%.

Скрябин и Шульц (1937) придают большое значение аноплоцефалидозной инвазии в этиологии «колик». Эти авторы дают прямое указание, что «при интенсивной инвазии наблюдается резко выраженная анемия, исхудание и периодически повторяющиеся колики» (Ветеринарная гельминтология, 1937, стр. 135).

Перечисленные виды аноплоцефалид могут встречаться порознь или же наблюдается смешанная инвазия всеми тремя видами одновременно, причем число экземпляров, обнаруженных в одном кишечнике, может достигать огромной цифры 700—950; более половины инвазированных лошадей содержали свыше сотни экземпляров цепней.

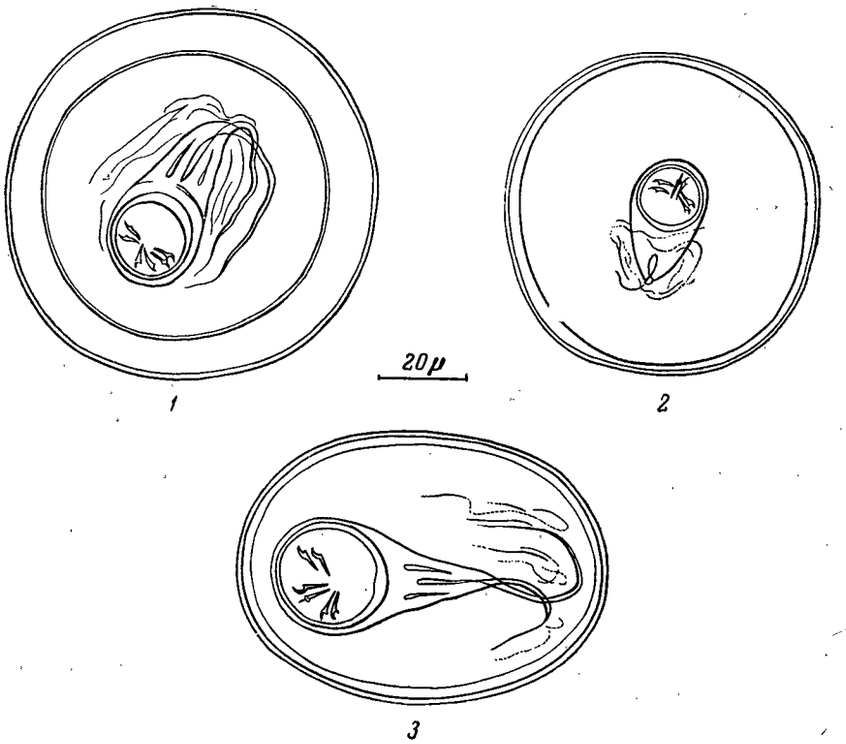
Вспышки аноплоцефалеза наблюдаются в летне-осенний период.

Особенно подвержены заражению жеребята. Заражение происходит в большинстве случаев в первый же год их жизни, после первого выгона на пастбище. В результате заражения жеребята быстро худеют, отстают в росте и общем развитии, экстерьерные их качества при этом резко снижаются.

О гибели жеребят от аноплоцефалидоза, вызванного *Anoplocephala magna*, сообщают также Рыбалтовский (доклад на годичном заседании Всесоюзного общества гельминтологов, 1948) и Кривошта, 1948.

Локализация различных видов аноплоцефалид в организме лошади неодинакова. *Paranoplocephala mamillana* обычно фиксируется в верхнем отделе тонкого кишечника, в двенадцатиперстной кишке; *Anoplocephala*

perfoliata, как правило, находится ниже баугиниевой заслонки; *A. magna* занимает промежуточное положение. Частота обнаружения, патогенное значение и клиническая картина также различны; поэтому ветеринарному работнику в постановке диагноза аноплоцефалидоза лошадей следует учитырать каждый вид возбудителя в отдельности (это справедливо и для всех прочих аноплоцефалят сельскохозяйственных животных).



14. Зрелые яйца аноплоцефалид лошади
1 — *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782); *2* — *Anoplocephala magna* (Abildgaard, 1789); *3* — *Paranoplocephala mamillana* (Mehlis, 1831)
(по Бакулевой)

В связи с этим мы считаем необходимым поместить составленную Бакулевой (1939) определительную таблицу, позволяющую произвести прижизненную дифференциальную диагностику аноплоцефалидозов лошади гельминтоовоскопическим методом.

Определитель яиц аноплоцефалид из фекалий лошади

1 (2). Оболочка яйца утолщенная 0,008—0,010 мм толщины. Длина грушевидного аппарата равна радиусу яйца. Диаметр онкосферы меньше 0,020 мм . . . . . *Anoplocephala perfoliata* (рис. 14)
2 (1). Оболочка яйца тонкая (0,004 мм) 3
3 (4). Грушевидный аппарат сильно развит, длина его значительно превышает радиус яйца. Диаметр онкосферы больше 0,02 мм. Зародышевые крючья крупные— 0,008 мм . . . . . *Paranoplocephala mamillana.*
4 (3). Грушевидный аппарат слабо развит, длина его меньше радиуса яйца. Диаметр онкосферы меньше 0,020 мм, зародышевые крючочки мелкие, 0,006 мм . . . . . *Anoplocephala magna*

Аноплоцефалидоз жеребят-сосунков Ростовской области, вызванный *Anoplocephala magna*, по наблюдениям Е. Е. Кривошта (1948), протекает в двух формах — легкой и тяжелой.

При легкой форме у животного наступает вялое состояние, появляется понос, температура остается в пределах нормы или повышается до 39,9—40,8° С.

Тяжелая форма сопровождается явлениями колик, периодическими нервными припадками эпилептоидного характера, сменяющимися депрессией. Температура тела нормальная или несколько повышена.

10. Ослы (*Equus asinus*) и мулы. Эти животные подвержены заражению теми же тремя видами аноплоцефалид, что и лошади, но по территории СССР мы не располагаем статистическими данными.

Таким образом, все виды домашних копытных в той или иной мере страдают от аноплоцефалятозов, которые во многих случаях влекут за собой значительный отход молодняка, снижение продуктивности взрослых животных и снижение работоспособности рабочего скота.

11. Индийский слон (*Elephas indicus*) принадлежит к числу домашних животных, относящихся по зоологической системе к надотряду копытных. Он заражается аноплоцефалезом, вызываемым *Anoplocephala manubriata.*

Патогенная роль этого паразита, клинические проявления вызываемого им цестодоза и меры борьбы не изучены.

Из других видов домашних животных заболевают аноплоцефалидозами кролики, а также голуби.

12. Кролики (*Oryctolagus cuniculus*) служат окончательным хозяином шести видов аноплоцефалят, которые относятся к сем. *Anoplocephalidae*: *Cittotaenia denticulata*, *Mosgovoyia pectinata*, *Ctenotaenia ctenoides*, *Paranoplocephala wimerosa*, *Andrya cuniculi* и *A. rhopalocephala.* Из них у домашнего кролика в СССР встречается *Mosgovoyia pectinata.*

По указанию А. М. Петрова и Т. С. Скарбилович (1940, стр. 268), аноплоцефалиды, локализуясь в тонких кишках кроликов и зайцев, вызывают у них острые и хронические катарры кишок, а в некоторых случаях, скапливаясь в большом количестве, аноплоцефалиды могут вызвать закупорку кишечника.

Некоторые авторы отмечают, что аноплоцефалиды у кроликов и зайцев могут перфорировать кишечник и проникать в брюшную полость, что, в свою очередь, ведет к перитониту.

Кроме того, аноплоцефалиды, выделяя токсины, вызывают появление прогрессирующей анемии и эпилептоидных судорог. При сильном заражении отмечается появление отеков, кахексия и даже смерть животного.

13. Домашние голуби (*Columba livia dom.*) в числе своих паразитов имеют один вид аноплоцефалид — *Aporina delafondi.* Патогенная роль этого паразита не изучена.

II. РАСПРОСТРАНЕНИЕ АНОПЛОЦЕФАЛЯТ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Учитывая невысокую специфичность большинства цестод домашних парнокопытных, при организации профилактических мероприятий важно знать не только распространение паразита среди видов животных, но и общие особенности географического распространения данного паразита, независимо от вида хозяев, тем более что промежуточные хозяева имеют повсеместное распространение.

Рассмотрим вкратце ареалы аноплоцефалят, паразитирующих у домашних животных.

1. *Moniezia expansa* и *M. benedeni* распространены практически повсеместно; их можно встретить у крупного и мелкого рогатого скота во всех

животноводческих районах Союза и в зарубежных странах. Лишь на очень сухих пастбищах, где промежуточные хозяева (клещи орибатиды) представлены в ограниченном количестве и редко показываются на поверхности почвы, заболеваемость мониезиозом несколько снижается.

2. *Anoplocephala perfoliata*, *A. magna* и *Paranoplocephala mamillana* также имеют весьма широкое распространение и могут инвазировать лошадей в любом коневодческом районе нашей страны и в других странах.

3. *Moniezia pallida* описана от лошади, но принадлежит к числу случайных находок, поэтому говорить о ее распространении не приходится.

4. *Thysaniezia giardi* у полорогих (крупный и мелкий рогатый скот) встречается теперь на всех материках, но, в отличие от видов рода *Moniezia*, она не заражает северных оленей и потому практически отсутствует в полярных зонах СССР и Северной Америки. Этот вид в ряде районов Союза по интенсивности и экстенсивности инвазии рогатого скота соперничает с мониезиями.

5. *Avitellina centripunctata* и *Stilesia globipunctata* встречаются в Африке, Индии, южной Европе.

Они инвазируют рогатый скот в южных районах СССР (Кавказ, Средняя Азия, Казахстан), поднимаясь к северу до Южного Урала и Среднего Поволжья; *Avitellina* отмечена в ряде южных районов Сибири.

6. *Stilesia vittata* распространена в пределах области распространения верблюдов, которые служат дефинитивными хозяевами этого гельминта. В СССР этот паразит довольно часто встречается у верблюдов Средней Азии.

В настоящее время еще нет четких доказательств того, что *Stilesia globipunctata* и *S. vittata* — разные виды, поэтому следует иметь в виду возможность перенесения инвазии от овец и коз к верблюдам и обратно.

7. *Stilesia hepatica*, которая встречается у рогатого скота в Африке и Южной Азии, на территории СССР не обнаружена.

8. *Avitellina chalmersi*, *A. tatia* и *A. houghi*. Эти сомнительные виды отмечены у овец и коз в Индии и Африке. Сам факт самостоятельного существования упомянутых видов еще нуждается в подтверждении, поэтому говорить о разработке специфических мер борьбы в отношении этих паразитов нет реальных оснований.

9. *Thysanosoma actinioides* распространена в Америке, где вызывает массовое заболевание рогатого скота, инвазируя желчные ходы и кишечник животных.

На нашей территории тизанозома не встречается. Однако, учитывая сходство экологических условий, следует иметь в виду, что, в случае завоза с рогатым скотом или с почвенными клещами, на нашей территории этот паразит, если не будут приняты необходимые меры, также сможет размножиться. Поэтому нам кажется целесообразным включить его в число карантинных объектов.

10. *Moniezia baeri*, *Cittotaenia dratschynskii* и *Avitellina arctica*, описанные от северного оленя Советского Союза, относятся к числу сомнительных видов. Каждый из них был отмечен у северного оленя по одному разу: *M. baeri* — в Архангельске, *C. dratschynskii* и *A. arctica* — на Северном Урале.

11. *Pseudanoplocephala crawfordi* была найдена несколько раз у домашних и диких свиней Индии и Цейлона. Границы ее ареала пока еще не установлены.

12. *Anoplocephala manubriata* является специализированным паразитом индийского слона и встречается только в Индии.

13. *Mosgovoyia pectinata* распространена почти по всей территории Советского Союза, Западной Европы и Северной Африки; ареал американского подвида — *M. p. americana* охватывает США. Этот паразит вызывает интенсивное заражение у диких кроликов и зайцев и в районе своего распространения встречается у домашних кроликов. В СССР у домашнего кролика отмечена на Кавказе.

14. *Andrya rhopalocephala* и *A. cuniculi* довольно часто встречаются у кроликов и зайцев Западной Европы и Северной Африки. В СССР они отмечены на Украине и в Таджикистане.

15. *Paranoplocephala wimerosa* обнаружена у кроликов и зайцев Западной Европы. В пределах нашей страны найдена на Украине.

16. *Aporina delafondi* с домашним голубем распространилась на все материки, за исключением Австралии, но встречается лишь в районах с теплым климатом. Так, например, *A. delafondi* отмечена в Западной Европе и США, но совершенно не отмечена в Сибири и в Канаде.

(О распространении аноплоцефалят диких животных см. в зоогеографической части работы.)

III. МЕДИЦИНСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АНОПЛОЦЕФАЛОИДЕЙ

Медицинское значение цестод изучаемой группы сравнительно невелико. В зарубежной литературе отмечены случаи аноплоцефалятоза человека, вызванные представителями сем. *Linstowiidae* (*Thysanotaenia cubensis*, *Inermicapsifer arvicantidis*) и *Anoplocephalidae* (*Bertiella studeri*).

Thysanotaenia cubensis встречается у обитателей о-ва Куба и Южной Америки (Чили). *Inermicapsifer arvicantidis* является обычным паразитом африканских грызунов; у человека обнаружен всего один раз. Облигатным хозяином *Bertiella studeri* являются узконосые обезьяны и в том числе антропоморфные, но этот цепень инвазирует также и человека в тропической зоне Восточного и Западного полушарий (Индия, Б. Антильские о-ва и т. д.).

Проф. В. С. Ершов и С. А. Малыгин (1937) описывают случай мониезиоза человека европейской части СССР (Кировская обл.).

По данным Ершова и Малыгина, мониезиоз у человека протекает с резко выраженными клиническими признаками. «Больная ощущала болезненность в области пупка и несколько выше... Иногда наблюдались позывы к рвоте. Часто наблюдались отсутствие аппетита, головокружение и общая слабость. Больная была сильно анемична, истощена...» (стр. 627).

После введения в пищеварительный тракт лечебной дозы экстракта корневища мужского папоротника пациент освободился от мониезий и через 15 дней чувствовал себя хорошо.

По мнению упомянутых авторов, выделившиеся экземпляры цепней более всего приближаются к виду *Moniezia benedeni*.

Таким образом, на территории СССР не установлено ни одного вида аноплоцефалид, свойственного в имагинальной стадии только человеку, но последний может заразиться аноцлоцефалидозами домашних животных.

IV. БОРЬБА С АНОПЛОЦЕФАЛЯТОЗАМИ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Многочисленные исследования советских авторов показали, что в наших условиях заражение мониезиозом происходит преимущественно в первые дни после выгона животных на пастбище. В. А. Потемкина установила, что в кишечнике телят *Moniezia expansa* достигает зрелости через 37—40 суток, а *M. benedeni* — через 47—49 суток. Следовательно, если

не применяется так наз. преимагинальная дегельминтизация (проводимая до момента полового созревания гельминтов), то инвазированные животные через 37—49 суток после выгона на пастбище начинают распространять яйца мониезий. Последние поедаются промежуточными хозяевами — почвенными клещами, в которых развиваются личинки — лярвоцисты аноплоцефалид. Последние в теле клещей достигают инвазионной стадии, по данным Потемкиной, 1941, 1948, через 120 (при температуре + 20 — 23°) — 180 (при температуре + 15 — 17°) дней.

Таким образом, весеннее заражение скота мониезиозом осуществляется при поедании перезимовавших клещей, содержащих инвазионные личинки мониезий.

В. А. Потемкина, работая в контакте с арахнологом А. П. Солдатовой, выяснила, что зараженность мониезиозом меняется в зависимости от типа пастбищных угодий. Наибольшая интенсивность и экстенсивность инвазии наблюдается при использовании влажных, затененных целинных участков с хорошо выраженным слоем перегноя, на которых плотность населения почвенных клещей значительно выше, чем на сухих, перепаханных участках. В связи с этим зараженность скота мониезиозом должна быть ниже в местах искусственного травосеяния. Тем самым широкое применение травопольной системы земледелия должно оказывать положительное влияние на снижение мониезиозной инвазии.

Повышенная зараженность мониезиозом на влажном пастбище определяется также тем, что в условиях достаточного увлажнения яйца мониезий значительно дольше не теряют жизнеспособности. Так, например, в слое воды яйца оставались жизнеспособными, по данным Потемкиной, в течение 55 суток, во влажных фекалиях — до 40 суток, тогда как при высушивании на воздухе они погибали в течение 15 суток.

Следует, однако, иметь в виду, что зараженность орибатоидных клещей зависит от степени загрязнения пастбища яйцами мониезий, распространяемыми больными животными. В соответствии с этим интенсивность и экстенсивность весеннего заражения зависит от того, сколько мониезиозных животных выпасалось на данной территории в предшествующее лето. Потемкиной исследовалась также возможность заражения мониезиозом и при стойловом содержании скота. В результате этих исследований было установлено, что орибатоидные клещи в довольно большом количестве присутствуют в нижнем слое стога сена (на высоте до 3 см от земли). Следовательно, скармливание такого сена скоту может вызвать заражение мониезиозом.

Инструкция по борьбе с гельминтами сельскохозяйственных животных 1950 г. предусматривает проведение в колхозах, совхозах, подсобных и индивидуальных хозяйствах обязательных мероприятий по предупреждению и прекращению целого ряда гельминтозов рогатого скота, лошадей и других домашних животных.

Среди гельминтозов рогатого скота вслед за фасциолезом особое внимание должно уделяться мониезиозу и тизаниезиозу.

Согласно инструкции, в основу предупреждения гельминтозов должны быть положены меры ветеринарной профилактики, направленные:

1) на ограждение хозяйств и предупреждение распространения гельминтозов;

2) на своевременное выявление гельминтозных очагов;

3) на вовлечение работников животноводства в дело охраны животных от гельминтозов (ветпросветительная работа).

Для предупреждения заноса гельминтозов в благополучные по ним местности или во вновь организуемые хозяйства осуществляются следующие меры:

а) отправляемая из хозяйства партия животных в другие хозяйства должна быть свободна от патогенных гельминтозов;

б) каждая вновь поступившая в хозяйство партия животных, независимо от количества, должна в условиях карантина подвергаться клиническому осмотру, выборочному обследованию и, при выявлении гельминтов,— дегельминтизации.

Своевременное обнаружение гельминтозных очагов достигается путем:

а) выявления больных животных по клиническим данным, а в сомнительных случаях — гельминтокопрологическими исследованиями;

б) вскрытия каждого трупа сельскохозяйственных животных и просмотра соответствующих органов на наличие гельминтов;

в) просмотра органов на гельминтозы у животных, убиваемых на мясо.

При обнаружении на вскрытии, при клиническом осмотре или лабораторном исследовании гельминтозных заболеваний принимаются меры к предупреждению их распространения путем проведения специальных лечебно-профилактических мер.

Руководители хозяйств должны уделять особое внимание полноценному, правильному кормлению, так как нормально питающиеся животные более стойки к гельминтозам и легче их переносят.

В целях успешного проведения борьбы с гельминтозами ветеринарный персонал зооветучастков и зооветпунктов знакомит население с сущностью данного гельминтоза и с необходимыми мерами его ликвидации.

Специальные противогельминтозные мероприятия, такие, как дегельминтизация, проводятся ветеринарными врачами или, под их руководством, ветфельдшерами. Для дегельминтизации применяются только химически чистые антгельминтики. В целях предотвращения распространения инвазии запрещается хранение навоза на территории животноводческих ферм. Он должен вывозиться и биотермически обезвреживаться в навозохранилищах. Фекалии, выделенные в период дегельминтизации, как максимально насыщенные инвазионными элементами, должны особо тщательно обезвреживаться путем биотермической дегельминтизации.

1. Мероприятия по борьбе с мониезиозом овец и телят

1. Основной мерой борьбы с мониезиозом являются преимагинальная дегельминтизация, предотвращающая как случаи отхода от мониезиоза, так и распространение инвазионного начала на пастбищах.

Дегельминтизация проводится в следующие сроки: первая — через 25—30 дней, вторая — на 35—40-й день после выгона на пастбище.

Преимагинальной дегельминтизации подвергается весь молодняк, достигший месячного возраста, а взрослое поголовье преимагинально дегельминтизируется в очагах интенсивного заражения. Кроме того, проводится одна дегельминтизация всему овцепоголовью через месяц после постановки на стойловое содержание.

2. В местностях, где применяется отгонное животноводство и круглогодичное выпасание, время проведения дегельминтизаций уточняется на месте, путем консультаций с гельминтологическим отделом НИВИ и НИВОС.

3. Перед дегельминтизацией овец, коз и телят необходимо выдержать на голодной диэте в течение 12—15 часов.

4. Дегельминтизацию проводят однопроцентным раствором медного купороса, приготовленным на кипяченой, дождевой или чистой колодез-

ной воде. Для лучшего растворения на 1 л раствора добавляют 2—4 мл чистой неразведенной соляной кислоты.

Раствор медного купороса готовят в стеклянной или деревянной посуде. Нельзя готовить раствор в металлической посуде.

5. Приготовленный раствор медного купороса дают животным индивидуально в следующих дозах:

Ягнятам 1—1½ мес.	15—20 мл
» 1½—2 »	20—25 »
» 2—3 »	25—30 »
» 3—4 »	30—35 »
» 4—5 »	35—40 »
» 5—6 »	40—45 »
» 6—7 »	45—50 »
» 7—8 »	50—60 »
» 8—10 »	60—80 »
Взрослым овцам	80—100 »

6. Раствор медного купороса дают животным при помощи резиновой трубки, один конец которой надевается на воронку.

Во время дачи животным раствора медного купороса надо следить за тем, чтобы при заглатывании раствора голова животного была в горизонтальном положении.

7. В неблагополучной по мониезиозу местности, для предохранения телят текущего года рождения от заражения, организуют летнелагерное содержание их. Под лагери отводят территорию, на которой два предыдущих года жвачные не выпасались.

8. Для выпаса жвачных используют участки, подвергшиеся перепашке (стерня злаковых, участки с искусственным посевом трав и др.).

9. При заболевании, вызываемом *Thysaniezia giardi*, проводятся те же мероприятия, как и при мониезиозе.

2. Мероприятия по борьбе с аноплоцефалидозами лошадей

Лошади, особенно жеребята, как уже было сказано, заражаются аноплоцефалидозами, вызываемыми *Anoplocephala perfoliata*, *Anoplocephala magna* и *Paranoplocephala mamillana*.

Мероприятия по борьбе с этими заболеваниями лошадей еще недостаточно разработаны. Однако, учитывая сходство цикла развития аноплоцефалят лошадей и рогатого скота, в целях предупреждения и прекращения этих заболеваний, следует соблюдать комплекс о б щ и х лечебно-профилактических мероприятий, предусмотренных ветеринарной инструкцией.

Е. Е. К р и в о ш т а (1948), изучавший вопросы терапии аноплоцефалидоза жеребят-сосунов (Ростовская областная ветеринарная опытная станция), из числа применяемых для этой цели препаратов (скипидар, сабур, мышьяк, рвотный камень, цитварное семя, корневище и экстракт корневища мужского папоротника) при лечении аноплоцефалеза жеребят-сосунов, вызываемого *Anoplocephala magna*, рекомендует применять экстракт корневища мужского папоротника в скипидаре или четыреххлористом углероде.

Примененный Кривошта экстракт содержал 26,5% сырого филицина.

Разовая доза для жеребенка в опытах Кривошта составляла 4—7 мл экстракта, растворенного в 10 мл скипидара или в 4—10 мл четыреххлористого углерода. Для смягчения раздражающего действия скипидара или четыреххлористого углерода на слизистую желудочно-кишечного тракта Кривошта во всех случаях добавлял растительное масло.

В качестве слабительного средства давалось 50,0 г глауберовой соли, растворенной в 200—300 мл воды.

Введение антгельминтика и слабительного проводилось последовательно, одно за другим, без перерыва во времени.

Для испытания действия экстракта корневища папоротника в смеси со скипидаром была выделена группа в 16 жеребят-сосунов в возрасте 4—6 месяцев. Жеребята предварительно выдерживались на диэте: 10 часов питались лишь молоком матери и 6 часов находились на голодной диэте.

После введения указанных препаратов следовал водопой, и через 1—4 часа жеребята подпускались к маткам.

Для испытания действия экстракта в смеси с четыреххлористым углеродом было взято 47 жеребят. На 23 жеребятах опыт проведен без специальной подготовки и на 24 с предварительным голоданием.

Последующее проверочное копрологическое обследование показало, что полное удаление аноплоцефал в опытах с применением экстракта папоротника со скипидаром было достигнуто у 14 жеребят из 16.

В опытах с применением экстракта с четыреххлористым углеродом результат в перечисленных двух группах был различен. В первой группе (не выдержанной на голодной диэте) полное удаление аноплоцефал достигнуто лишь у 12% жеребят, а во второй — у 83,3%. Кроме того, по второй группе было установлено положительное действие препарата на параскарид (*Parascaris equorum*).

Опыты Кривошта по испытанию этого препарата (5 мл экстракта + 10 мл четыреххлористого углерода) на жеребятах-отъемышах, выдержанных 20 часов на голодной диэте, также показали положительные результаты по лечению аноплоцефалидоза и параскаридоза. При этом оказалась сниженной и интенсивность заражения стронгилятами (проверка копрологическим методом).

Опыты Кривошта (1948) по испытанию скипидара без примеси экстракта мужского папоротника, проведенные на 4 жеребятах, показали эффективное действие этого вещества на *Anoplocephala magna*. В этом случае жеребятам, выдержанным на голодной диэте, было задано по 10 мл чистого скипидара вместе с 15 мл растительного масла и непосредственно за этим по 50,0 г глауберовой соли. Заметного действия на самих жеребят скипидар не оказал.

К сожалению, число подопытных животных было столь незначительно, что не представляется возможным сделать определенный вывод о целесообразности применения скипидара в чистом виде (без экстракта).

В итоге опытов Кривошты наиболее эффективным (до 100% излечения) оказалось применение экстракта корневища мужского папоротника, растворенного в скипидаре, на жеребятах, предварительно выдержанных на голодной или полуголодной диэте.

В этой связи Кривошта рекомендует для лечения аноплоцефалеза жеребят-сосунов в возрасте 4—6 месяцев применение экстракта мужского папоротника (5—6 мл), растворенного в 10 мл скипидара или в 6 мл четыреххлористого углерода, с добавлением растительного масла до общего объема в 30 мл, а в качестве слабительного — глауберову соль — 50 г.

Комбинированный препарат и слабительное по его методике вводится через носопищеводный зонд последовательно, один за другим, без перерыва во времени.

Истощенным жеребятам при сильном поражении их паразитами дозу препарата следует давать в два-три приема.

Перед дегельминтизацией устанавливается 16-часовая диэта: 10 часов питание молоком матери и 6 часов — голодная диэта.

Перед проведением массовой дегельминтизации необходимо проводить пробную обработку небольшой группы жеребят разной упитанности.

Подготовка антгельминтика по Кривошта производится следующим образом: экстракт подогревается на водяной бане для перевода в жидкое состояние, тщательно взбалтывается и разделяется на дозы по 6 мл; в каждую порцию экстракта добавляется растворитель — скипидар по 10 мл и растительное масло по 14 мл на дозу. Жидкости тщательно перемешиваются взбалтыванием.

В качестве слабительного берется водный раствор глауберовой соли из расчета 50 г сухого вещества на дозу.

Подготовка и обработка животных проводится следующим образом.

Вечером жеребята с матками переводятся с пастбища в закрытое помещение. Утром они отнимаются от матери и голодают в течение 6 часов до момента дачи препарата.

Перед дачей препарата жеребенок фиксируется руками за уши и хвост. Один из работников вводит носопищеводный зонд, а другой, отмерив раздельно дозы антгельминтика и слабительного, выливает их в воронку зонда один за другим. После этого жеребят переводят в свободное помещение, где имеется корыто с водой, а через некоторое время (1—4 часа) их подпускают к маткам и с ними вместе переводят на выпасные участки, которые должны ежедневно очищаться от фекалий.

Если жеребята имеют подкормку зерном, то в первый день после обработки они получают лишь половину нормы разового рациона.

По описанной методике ее автором было обработано 453 жеребенка-сосунка, из них 18% — экстрактом папоротника с четыреххлористым углеродом. На обработку 90 жеребят при хорошей организации требуется около 4 часов.

Основная масса паразитов (*A. magna*) изгонялась из кишечника в течение первой недели, а к концу месячного срока все обработанные жеребята, как показали копрологические обследования и клинические данные, оказались свободными от *Anoplocephala magna*.

Бакулева (1940) при аноплоцефалидозах лошадей, вызываемых *Anoplocephala perfoliata*, *A. magna* и *Paranoplocephala mamillana*, рекомендует применять экстракт мужского папоротника с соблюдением 15—20-часовой голодной диэты и применением солевого слабительного.

Бакулева устанавливает следующие дозы экстракта, задаваемого в болюсах или капсулах:

Жеребятам 5—6 мес.	5,0— 6,0 мл
» 7—8 »	8,0—10,0 »
» 2—3 лет	12,0—16,0 »
Взрослым лошадям	15,0—20,0 »

В опытах Бакулевой предложенное средство оказывалось весьма эффективным в отношении всех трех указанных видов аноплоцефалид лошадей и переносилось ими безболезненно.

При лечении аноплоцефалидозов кроликов А. М. Петров и Т. С. Скарбилович (1936) также рекомендуют применять экстракт корневища мужского папоротника в желатиновых капсулах в дозе от 0,5 до 1,0 см³ с последующей дачей слабительного (или камалы в дозе 2,0—3,0 см³). Кроликов рекомендуют выдерживать на 12—15-часовой голодной диэте.

Глава II

ОБЩАЯ МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Организм аноплоцефалид может быть изучен на стадии зиготы (оплодотворенная яйцеклетка), на стадии личинки — онкосферы, формирующейся в яйце, на стадии следующей личинки — лярвоцисты (финны), которая развивается в организме промежуточного хозяина, — или же в имагинальной (половозрелой) стадии.

Эти стадии существенно отличаются друг от друга не только морфологически, но и по общебиологическим признакам: по хозяину, по месту локализации в организме последнего, по срокам развития и пр.

В имагинальной стадии тело аноплоцефалоидей состоит из тех основных органов, которые свойственны цестодам отряда цепней *Cyclophyllidea*, причем представители разных семейств, входящих в состав надсем. *Anoplocephaloidea*, могут существенно различаться по характеру их развития. Более того, члены одного семейства могут обладать такими органами, которые отсутствуют у членов другого семейства. Так, например, сем. *Avitellinidae* характеризуется наличием парутеринных органов, которые не развиваются у представителей семейств *Anoplocephalidae* и *Linstowiidae*; подсем. *Inermicapsiferinae* (сем. *Linstowiidae*) отличается наличием паренхиматозных капсул с яйцами, чего нет у остальных членов изучаемой группы.

Указанные отличия нашли отражение в принятом нами подразделении аноплоцефалид на четыре семейства.

I. СИММЕТРИЯ ТЕЛА

Прежде чем рассматривать строение органов и их систем, необходимо знать особенности строения организма в целом, определить тип симметрии, с которым связано количество и характер взаиморасположения органов и даже сам факт их наличия.

Общие вопросы проморфологии (учение о симметрии) беспозвоночных обстоятельно изложены в руководстве проф. В. Н. Беклемишева (1944).

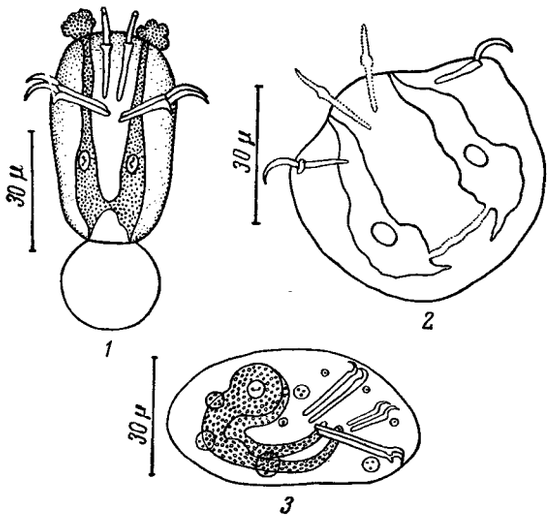
Рассмотрим вкратце характер симметрии аноплоцефалоидей, который резко меняется в зависимости от стадии развития и даже в пределах одной стадии может быть различен у разных систем органов одного и того же организма.

1. Зигота

На стадии зиготы (оплодотворенная яйцеклетка) аноплоцефаляты, как и все цестоды, обладают моноксенно-гетерополярной многолучевой симметрией.

2. Онкосфера

На стадии онкосферы изучаемые гельминты представляют собой округлое или овальное тело. Однако многолучевая симметрия нарушается появлением трех пар эмбриональных крючьев, расположенных по типу билатеральной симметрии. В некоторых случаях наблюдается различие в размерах крючьев, причем более крупные или более мелкие крючья располагаются не случайно, а в строгом соответствии с билатеральным типом симметрии. Кроме того, у онкосферы аноплоцефалят имеется парная одноклеточная железа, которая расположена у основания средней пары крючьев опять-таки по типу двубоковой симметрии. Онкосферы катенотении, по данным Жуайе и Бэра (1945), имеют три пары билатерально расположенных клеток.



15. Железы проникновения личинок цепней

1 — онкосфера *Raillietina cesticillus* в движении. Вид с вентральной поверхности. На переднем конце у выводного отверстия желез видны капельки секрета. На заднем конце — прозрачный пузырь неизвестного происхождения; *2* — онкосфера *R. cesticillus* в спокойном состоянии; *3* — онкосфера *Moniezia expansa* (по Синицыну, 1931) с железами проникновения (по Рейду, 1948)

Следовательно, онкосфере в целом свойственен двубоковой (билатеральный) тип симметрии (рис. 9, 15).

3. Лярвоциста

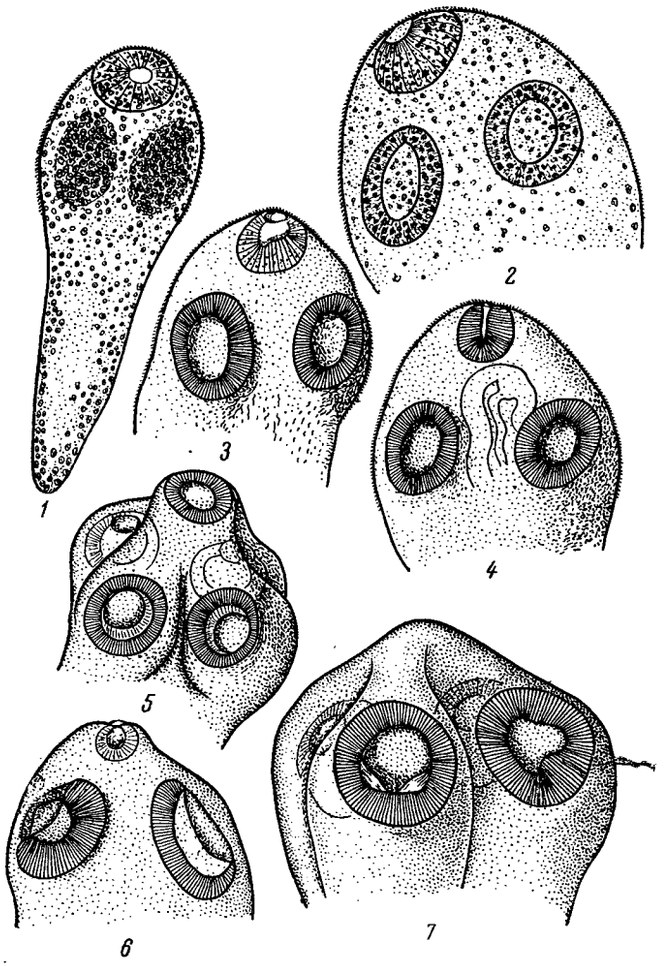
На стадии лярвоцисты (личинка следующей за онкосферой стадии) у аноплоцефалят вновь появляется лучевая симметрия, причем у разных систем тип лучевой симметрии различен.

а) Органы фиксации — присоски (рис. 4, 9 и др.) и система внешних мышц присосок (мышц-ротаторов и мышц-ретракторов), перекрещивающихся под прямыми углами, расположены по типу четырехлучевой симметрии, причем ось симметрии совпадает с продольной осью тела.

б) Нервная система лярвоцисты аноплоцефалоидей, за недостатком материала, до сего времени не подвергалась специальному исследованию. Однако ее строение легко представить, так как сколекс развитой личинки имеет такое же строение, как и у взрослых. Исключение составляет лишь катенотения, у которой личинка имеет одну апикальную присоску. Последняя у взрослых экземпляров постепенно исчезает и заменяется четырьмя латеральными присосками (рис. 16).

На этом основании мы принимаем, что нервная система лярвоцисты характеризуется сочетанием двухлучевого и восьмилучевого типов симметрии.

в) Выделительная система довольно вариабильна. Наиболее типично расположение сосудов у лярвоцисты *Oochoristica ratti* (синоним *Mathevotaenia symmetrica*). Последняя обладает четырьмя продольными сосудами,



16. Постэмбриональное развитие *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782)

Сколекс на разных этапах формирования имаго. Показано постепенное развитие латеральных присосок и одновременное исчезновение апикальной присоски. *1* — экземпляр длиною 0,35 мм; *2* — экземпляр длиною 0,60 мм; *3* — экземпляр длиною 0,68 мм; *4* — экземпляр длиною 5 мм; *5* — экземпляр длиною 2,5 мм; *6* — почти взрослый экземпляр; *7* — взрослый экземпляр (по Жуайе и Бэру, 1945)

которые в сколексе, впереди присосок, образуют кольцевой анастомоз. В задней части тела личинки продольные сосуды соединяются в общий канал, расположенный по средней линии (рис. 9).

Таким образом, выделительная система этой цестоды, входящей в состав сем. *Linstowiidae*, в своей основе имеет четырехлучевую симметрию. Если учесть, что каналы сближены попарно, то более точно их тип симметрии следует определить как двулучевой. У других аноплоцефалоидей способ соединения каналов в сколексе различен, но преобладает двулучевой тип симметрии.

4. Половозрелая (имагинальная) стадия

Тело половозрелых аноплоцефалят подразделяется на сколекс(головку), шейку и стробилу. На сколекс приходятся десятые, сотые или даже тысячные доли общей длины тела. Длина шейки редко превышает 5 мм, а у многих видов шейка практически отсутствует. Остальная, бóльшая часть тела падает на долю стробилы. Последняя имеет метамерное строение, т. е. состоит из многократно повторяющихся члеников, или сегментов, которые носят название проглоттид.

По Беклемишеву (1944), метамерия является одним из проявлений симметрии организмов. У метамерных организмов симметрия может проявляться:

а) в виде антимерии — разделения тела на симметрично подобные части — антимеры, расположенные друг против друга (в случае отражательной антимерии) или вокруг оси симметрии (в случае вращательной симметрии);

б) в виде метамерии — разделения тела на симметрично подобные части — метамеры, расположенные последовательно одна за другой в направлении оси симметрии. Поэтому метамерию можно также называть поступательной симметрией.

Тело половозрелых аноплоцефалят обладает одновременно двумя типами симметрии: антимерией и метамерией.

Рассмотрим сначала строение названных паразитов с точки зрения антимерии.

1) Антимерия

а) Антимерия сколекса определяется расположением органов фиксации, представленных присосками. Как и у личинок, присоски находятся по углам сколекса, который чаще сплющен в дорзо-вентральном направлении. В связи с этим органы фиксации и экстрамуральная мускулатура присосок имеют одну сагиттальную и одну горизонтальную плоскости симметрии, т. е. построены по типу двулучевой симметрии. Это особенно наглядно проявляется у *Anoplocephala perfoliata*, имеющей на сколексе, позади присосок, парные ушковидные придатки (рис. 17).

У большинства видов, не имеющих придатков, присоски располагаются на вздутиях сколекса, сидящих попарно: 2 на вентральной и 2 на дорзальной поверхности головки.

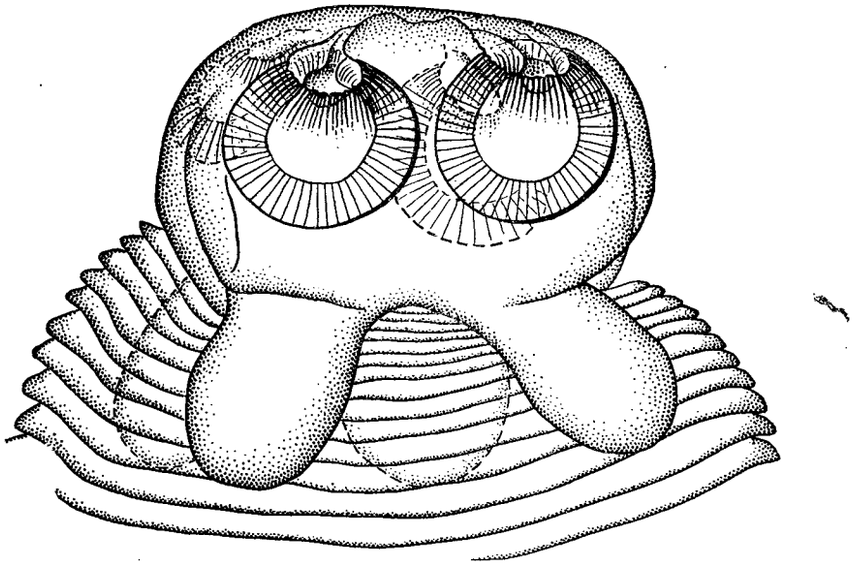
б) Шейка сплющена в дорзо-вентральном направлении и потому имеет лишь две плоскости симметрии.

в) Форма стробилы отвечает типу двулучевой симметрии, которая может нарушаться при наличии односторонних половых бугорков и сосочков.

г) Мускулатура. В сколексе расположение пучков мышечных волокон определяется расположением присосок. В шейке и стробиле мышцы образуют непрерывный слой, состоящий из пучков и отдельных волокон, не отличающихся особой строгостью расположения. Если многим гименолепидидам (например *Diorchis*) свойственна правильная двулучевая симметрия расположения отдельных пучков продольной мускулатуры в паренхиме стробилы, то применительно к аноплоцефалоидеям можно говорить о двулучевой симметрии, лишь отвлекаясь от расположения отдельных пучков и рассматривая слой продольных мышц в целом (рис. 18).

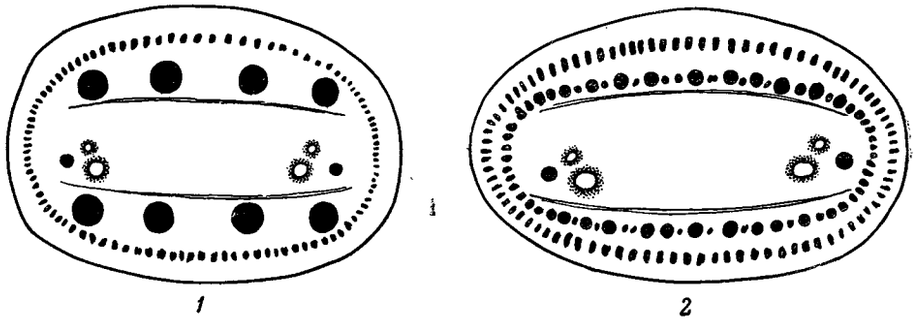
д) Нервная система сколекса состоит из парного головного ганглия и четырех более мелких узлов, расположенных возле присосок. От каждого ганглия отходят назад продольные стволы. От крупных

парных узлов отходят более крупные латеральные стволы, которые в шейке и стробиле залегают в мозговой паренхиме кнаружи от выделительных сосудов, приблизительно на одинаковом удалении от вентральной и дорзальной стенок тела. Главные ганглии в сколексе также занимают глубокое положение между присосками.



0,11 мм

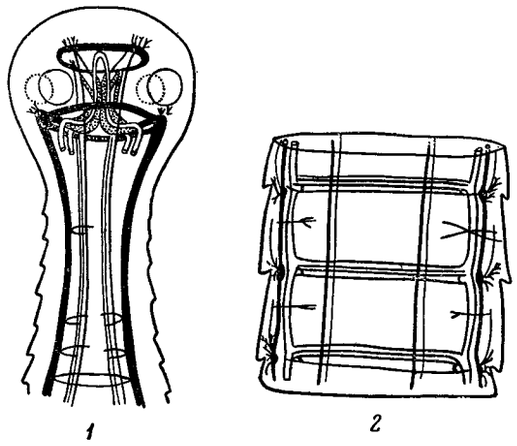
17. Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782)
Сколекс и начало стробилы (оригинал)



18. Расположение пучков продольной мускулатуры на поперечном срезе стробилы
1 — гименолепидиды (р. *Diorchis*); *2* — аноплоцефалиды (полусхематично) (оригинал)

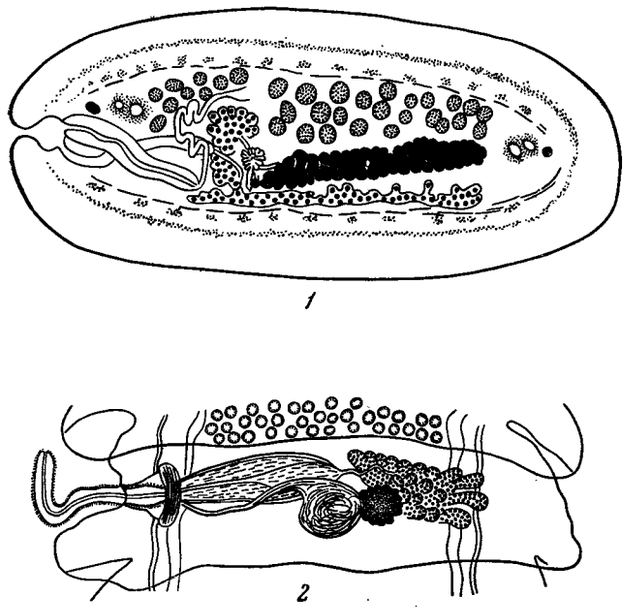
От вспомогательных ганглиев между слоями поперечных и продольных мышц отходят продольные нервы меньшего диаметра (рис. 19). У *Paranoplocephala*, *Bertiella* и *Anoplocephala* отчетливо видны восемь таких стволов, расположенных симметрично по четыре на дорзальной и вентральной сторонах тела.

Таким образом, для нервной системы характерно сочетание двулучевого и восьмилучевого типов симметрии, как у подавляющей массы трематод



19. Расположение стволов нервной системы *Moniezia expansa* (Rud., 1810)

1 — в сколексе; *2* — в стробиле (из Скрябина и Шульца, 1940)



20. Асимметричное расположение половых органов у цестод с непарным половым аппаратом

1 — *Linstowia* (L.) *tasmanica* sp. n., гермафродитный членик на поперечном разрезе (по Керру, 1935); *2* — *Parabertiella campanulata* Nybelin, 1917, гермафродитный членик тотально (по Нибелину из Бэра, 1927)

и у бескишечных турбеллярий (отряд *Acoela*). Описанный тип антимерии нервной системы свойственен также гребневикам.

е) Экскреторная система в стробиле по типу симметрии несколько отличается от таковой сколекса и шейки. В задних участках стробилы дорзальные каналы обычно подвергаются редукции, а вентральные сильно разрастаются. При этом сама экскреторная система принимает билатеральное строение. Двубоковой тип симметрии усиливается наличием у вентральных стволов поперечных анастомозов или сети ответвлений.

ж) Половая система у аноплоцефалид с парным половым аппаратом отличается правильной билатеральной симметрией, причем плоскость симметрии совпадает с медианной плоскостью. У цестод с непарной половой системой плоскости симметрии отсутствуют, так как половые отверстия открываются сбоку, семенники лежат у дорзальной стенки, а женские половые железы находятся ближе к вентральной (рис. 20). Но парность полового аппарата — явление вторичное, возникающее у отдельных видов в любом семействе независимо. Поэтому можно сказать, что половая система *Anoplocephaloidea* асимметрична.

Если рассматривать организм в целом, то тело аноплоцефалоидей с парным половым аппаратом обладает полной билатеральной симметрией, а у видов с непарным половым аппаратом билатеральная симметрия неполная.

2) Метамерия

Зоологи различают метамерию гомономную, если метамеры (членики) равнозначны, и гетерономную, если метамеры отличаются друг от друга, неравнозначны.

В подавляющем большинстве случаев членики аноплоцефалят и других цестод равноценны в том смысле, что в каждом из них рано или поздно развиваются одни и те же органы, однако в каждый данный момент все членики стробилы различны. Это различие выражается не только в размерах, внешней форме и строении, но главным образом в том, что они находятся на разных стадиях развития. Передние членики еще не имеют органов половой системы; в последующих развиваются мужские и женские половые железы, но нет матки с яйцами, нет парутеринных органов. Последние сегменты обладают маткой или парутеринными органами, но уже не имеют половых желез.

В противоположность этому, у некоторых кольчатых червей, в частности у пиявок, сходные метамерные структуры, например сомиты, могут возникать почти одновременно из телобластического зачатка мезодермы.

С другой стороны, сегменты насекомых с полным превращением резко различны по своей морфологии, но развиваются почти одновременно; во всяком случае, к моменту выхода личинки из яйца или к моменту выхода взрослого насекомого из куколки все сегменты уже сформированы.

При сопоставлении представителей этих трех групп организмов можно видеть, что метамеры могут отличаться не только по морфологическим признакам, но и по времени возникновения или по стадиям их развития.

В этом смысле гомономная метамерия цестод отличается от гомономной метамерии тех организмов, у которых равнозначные сегменты образуются одновременно и находятся на одинаковых стадиях развития. Следовательно, понятие метамерии должно включать и фактор времени, т. е. рассматривать организм в развитии.

В связи с этим, метамерию цестод мы (1950) считаем гомономной, но гетерохронной, в отличие от гомономной изохронной метамерии только что упомянутых организмов.

Наряду с другими, фактор времени (время появления и темп развития члеников) в понятии метамерии должен учитываться уже потому, что от него зависят и строение и жизнедеятельность метамерного организма. В качестве иллюстрации приведем гименолепидид насекомоядных млекопитающих (землеройки). У большей части видов этих цестод стробила формируется обычным способом: от задней части шейки у них последовательно, один за другим, отчленяются молодые членики, которые равномерно растут, развиваются, достигают зрелости, постепенно удаляясь от шейки к заднему концу стробилы. При этом каждый данный членик старше впереди лежащего, но моложе последующего. Однако среди них имеются формы, описанные нами под родовым именем *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947, у которых членики закладываются сериями. Членики каждой данной серии развиваются почти одновременно. Стробила такой цестоды имеет весьма своеобразное «ступенчатое» строение (рис. 21—22). В связи с этим зрелые членики у них отторгаются не в одиночку, а большими группами, сериями, что создает возможность для образования синкапсул — особых коконов с яйцами, включающих всю массу яиц данной серии члеников.

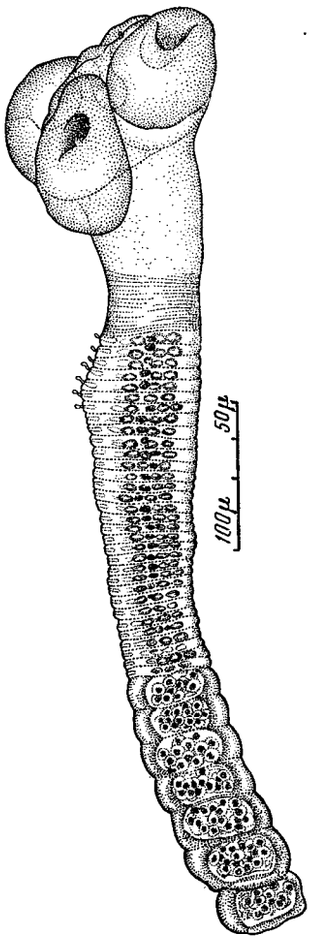
С другой стороны, темп формирования и скорость созревания сегментов цепней определяют собой длину стробилы: если образование новых члеников совершается в быстром темпе, а созревание их идет относительно медленно, то стробила цестоды может достичь больших размеров и состоять из многих сот сегментов.

По своему строению членики аноплоцефалоидей с парным половым аппаратом или с односторонними половыми порами потенциально гомономны (но гетерохронны); в каждом из них со временем развиваются одинаковые органы, но образуются они в разное время. Гомономность их метамерии нарушается тем, что последний членик лишен паруса, закруглен сзади и обладает своеобразной анатомией, а вместо переднего членика мы видим сколекс и шейку. Однако эта неполнота метамерии есть общее свойство любого метамерного тела. Она частично сглаживается при отторжении зрелых члеников, когда на место терминального сегмента встает другой, рядовой член стробилы, отличающийся от предшествующих только по срокам развития (рис. 88).

Однако у форм с непарным половым аппаратом и чередующимися половыми отверстиями (*Oochoristica*, *Bertiella*, *Avitellina* и др.) гомономность метамерии нарушается в значительно большей мере тем, что порядок расположения половых органов у проглоттид с правосторонними половыми порами обратный, в сравнении с левосторонними члениками. Правосторонние метамеры являются как бы зеркальным отражением левосторонних.

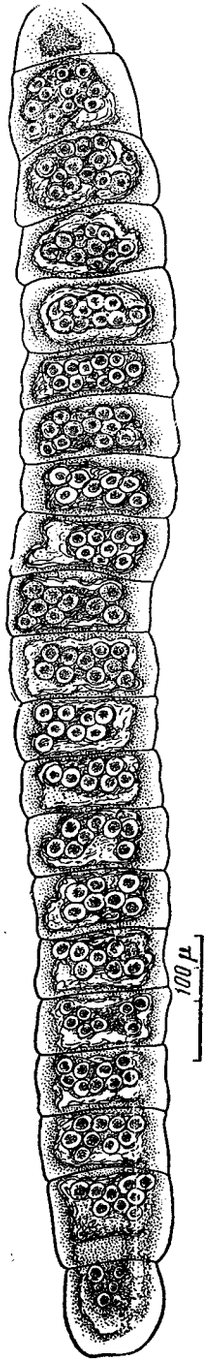
Такой тип метамерии мы назвали оптически г е т е р о н о м н ы м. Оптически гетерономный (и, конечно, гетерохронный) тип метамерии свойственен почти всем линстовиинам рептилий (рис. 23). Исключение составляет лишь *Pancerina*, у которой с появлением парности полового аппарата членики стали билатерально симметричными и, следовательно, оптически гомономными (рис. 24).

Среди линстовиин млекопитающих встречаются формы и с односторонними половыми порами (их членики оптически гомономны), например *Oschmarenia*, и формы, имеющие чередование половых отверстий (*Mathevotaenia*, *Linstowia*, *Cycloskrjabinia* и др.).



21. Neoskrjabinolepis sp. (сем. *Hymenolepididae*) из кишечника землеройки

Видна серийная закладка члеников и ступенчатое строение стробилы (оригинал)



22. Neoskrjabinolepis schaldybini Spassky, 1947.

Отделившаяся от стробилы группа зрелых члеников в начальной стадии слияния маток, приводящего к образованию синкапсулы (оригинал)

Инермикапсиферинам свойственно одностороннее расположение половых пор.

Среди аноплоцефалид с непарным половым аппаратом встречаются оба типа метамерии.

Всем авителлинидам, не имеющим парного полового аппарата (роды *Avitellina*, *Stilesia*, *Thysaniezia*) свойственно чередование половых отверстий и, следовательно, оптически гетерономный тип метамерии. То же можно сказать и в отношении катенотениид.

Рассмотренный признак оказывается довольно стойким и широко используется в систематике различных групп цепней. Расположение половых отверстий, что служит внешним показателем характера расположения органов половой системы, у аноплоцефалят и у других подотрядов цепней принято считать признаком родового значения, и поэтому он включен во все их родовые диагнозы. Однако можно привести многочисленные исключения. Так, например, у гименолепидид он имеет значение при определении семейства, ибо все гименолепидиды оптически гомономны. У дилепидид рассмотренный признак чаще имеет родовое значение, а для рода *Raillietina* (сем. *Davaineidae*) его считают показателем подродового порядка.

С этой точки зрения к аноплоцефалидам также следует подходить дифференцированно.

Если род *Anoplocephala* имеет одностороннее расположение половых органов, а род *Aporina* чередующееся, то у родов *Paranoplocephala* и *Andrya* этот признак требует изучения, так как в их пределах встречаются формы того и другого типа.

Выше были отмечены случаи, когда признак оптической гомономности (или гетерономности) имел значение для определения ряда подсемейств аноплоцефалоидей.

При изучении проморфологии цепней на разных стадиях развития возникает вопрос: чем же вызвано столь своеобразное изменение типа симметрии при переходе аноплоцефалят от одной стадии развития к другой?

У паразитов, как и у свободноживущих организмов, характер строения определяется условиями существования в прошлом и настоящем. Условия существования и образ жизни аноплоцефалят различны на разных стадиях развития, поэтому различен и характер строения, различен и тип симметрии.

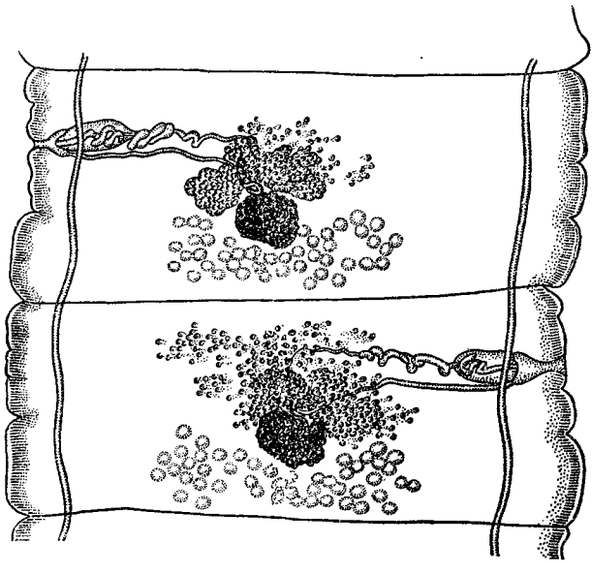
Порядок изменения следующий: многолучевая антимерия яйца→ билатеральная антимерия онкосферы→двух-четырехлучевая антимерия лярвоцисты→смешанный тип антимерии половозрелых цестод в сочетании с гомономной гетерохронной, а также оптически гетерономной или гомономной метамерией.

У свободноживущих организмов билатеральный тип симметрии возникает в связи со способностью к активному движению одним концом вперед, особенно при движении по субстрату.

Аноплоцефаляты прибегают к поступательному движению на стадии онкосферы, которая, освободившись от оболочек яйца, активно мигрирует в теле промежуточного хозяина.

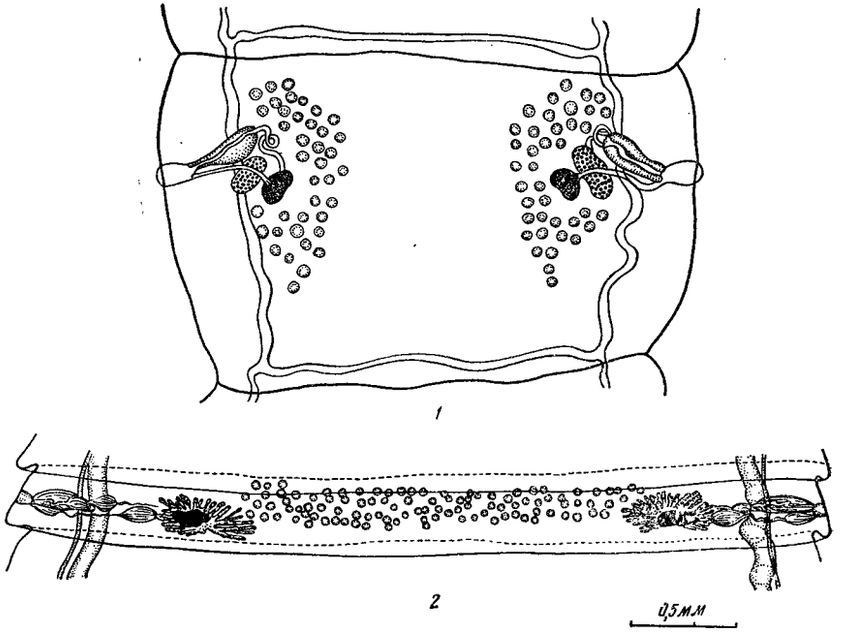
Характерно, что именно на стадии онкосферы возникает билатеральный тип антимерии, который теряется вместе с потерей способности к поступательному движению, как только личинка достигает места окончательной локализации в организме промежуточного хозяина и переходит к неподвижному образу жизни.

Весьма показательна смена типа симметрии личинки у лентецов (отр. *Pseudophyllidea*). Личинка лентецов (корацидий) по выходе из яйца



23. Оптически гетерономная метамерия у *Oochoristica sobolevi* (Spassky, 1947)

(по Спасскому, 1947)



24. Билатеральная симметрия аноплоцефалят, возникшая при удвоении полового аппарата

1 — *Pancerina varani* (Stossich, 1895) (по Бэру 1927); *2* — *Ctenotaenia citelli* (Kirschenblatt, 1939) (оригинал)

также способна к активному поступательному движению, но разница заключается в том, что первое время (до проникновения в организм промежуточного хозяина) она свободно плавает в воде. В это время корацидий представляет овальное тело, покрытое ресничным эпителием. При рассмотрении с поверхности он имеет довольно правильную лучевую симметрию. При попадании в организм промежуточного хозяина ресничный эпителий сбрасывается. Освобожденная от ресничного покрова шестикрючная билатерально симметричная личинка напоминает онкосферу, которая активно мигрирует в тканях хозяина.

Очевидно, что ресничный покров и крючья корацидия или крючья и железы онкосферы представляют собой зародышевые (ценогенетические) приспособления. К этой же категории явлений следует отнести и соответствующий тип симметрии личинок. После проникновения онкосферы аноплоцефалоидей в полость тела членистоногого, личинка претерпевает внутреннюю перестройку, и вновь на сцену выступает лучевой тип симметрии с одной осью высокого порядка. Этот тип антимерии сохраняется лишь до момента возникновения присосок, т. е. органов, свойственных взрослому гельминту. При этом наступает переход к четырехлучевому, а с появлением нервных узлов — к двулучевому типу симметрии.

Попав в пищеварительный тракт окончательного хозяина, молодая цестода, освободившись от личиночных оболочек и церкомера (если таковые имелись), начинает формировать членики стробилы, принимая метамерное строение. До момента возникновения половых органов молодые стробилы аноплоцефалоидей также имеют двулучевую антимерию.

В дальнейшем, с развитием половой системы, меняется тип симметрии (как в смысле антимерии, так и метамерии).

Изменения типа антимерии

Если у аноплоцефалят развивается непарный половой аппарат, то симметрия (антимерия) нарушается. Это связано с положением половых отверстий на каком-либо одном краю данного членика. Лишь у *Mesocestoidata*, имеющих медианное положение половых отверстий, антимерия полностью не нарушается, но меняется тип антимерии с лучевой на билатеральную.

Смещение половых отверстий в ходе филогенеза цепней на боковой край стробилы мы объясняем условиями их обитания в просвете кишечника. Совершенно очевидно, что у цестод с медианным положением копулятивного аппарата гермафродитные партнеры при спаривании оказываются в различных условиях: один из них должен повернуться половыми отверстиями кверху (что может оказаться затруднительным, если стробила широкая, а кишечник хозяина заполнен пищевыми массами), а стробила другого должна отойти от стенки кишечника и лечь поверх стробилы первого, что ухудшает условия фиксации и увеличивает сопротивление движению пищи.

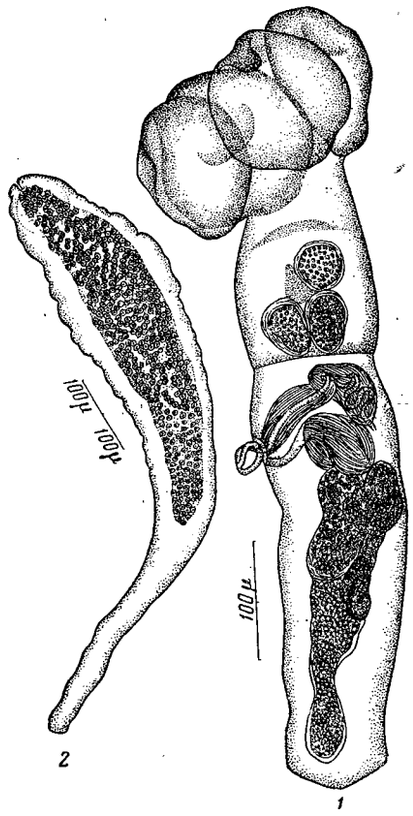
Наоборот, если половые отверстия располагаются на боковом краю стробилы, то оба партнера могут копулировать, распластавшись вдоль стенки кишечника хозяина параллельно друг другу. Однако это возможно лишь при условии, что у одной стробилы половые поры располагаются на правой стороне, а у другой на левой. Это достигается полнее всего путем удвоения полового аппарата. У цестод с непарным половым аппаратом в ходе эволюции возникает явление чередования половых отверстий, т. е. членики становятся оптически гетерономными. При копуляции двух цестод с чередующимися половыми отверстиями оплодотворяются без

смены положения партнеров лишь членики какой-либо одной стороны.

У цестод с парным половым аппаратом могут одновременно копулировать все гермафродитные членики, но при этом в оплодотворении участвует лишь половина половых аппаратов. Оплодотворение вторых половых наборов также требует смены положения стробилы. Таким образом, смена положения копулирующих цестод необходима при любом типе расположения их половых отверстий.

Среди аноплоцефалят надсемейства *Anoplocephaloidea*, *Davaineoidea* и *Hymenolepidoidea* встречаются все три типа расположения боковых половых отверстий: односторонний, двусторонний и чередующийся, причем эти три типа можно встретить у представителей узких филогенетических групп рангом ниже подсемейства. Поэтому трудно сказать, какой из этих трех типов биологически более выгоден, но тенденция к удвоению полового аппарата отчетливо проявляется во всех трех надсемействах.

С другой стороны, виды с медианным положением половых отверстий среди цестод теплокровных встречаются крайне редко (род *Mesocestoides*), и преимущества бокового положения половых отверстий очевидны.



25. Самая маленькая цестода—*Mathevolepis petrotschenkoi* Spassky, 1947 (сем. *Hymenolepididae*)

1 — общий вид зрелого экземпляра; *2* — отторгнутый зрелый членик (по Спасскому, 1950)

II. МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АНОПЛОЦЕФАЛЯТ

1. Форма тела и размеры

По форме тела и размерам у аноплоцефалоидей можно видеть очень большое разнообразие, которое наиболее резко выражено у цестод семейства Anoplocephalidae. Здесь, наряду с такими гигантами, как *Moniezia expansa*, достигающая 5 м длины, и *M. benedeni*, длина которой колеблется в пределах 2,5 — 4,0 м, можно встретить карликовые формы длиною 4—6 мм (*Paranoplocephala brevis*).

В составе семейства *Linstowiidae* встречаются еще более мелкие организмы, 1,3 мм длины (*Atriotaenia sandgroundi*), тогда как наиболее крупные формы, например паразит кишечника гремучей змеи *Oochoristica gracewileyae*, могут иметь в длину около метра. Однако самой маленькой цестодой, повидимому, является гименолепидида *Mathevolepis petrotschenkoi* Spassky (рис. 25), зрелая стробила которой имеет всего 0,6 мм длины и состоит из двух члеников.

Наиболее широкой стробилой (до 40 мм) обладает паразит носорога *Anoplocephala latissima*, а также *Moniezia benedeni*, обитающая в организме домашних копытных.

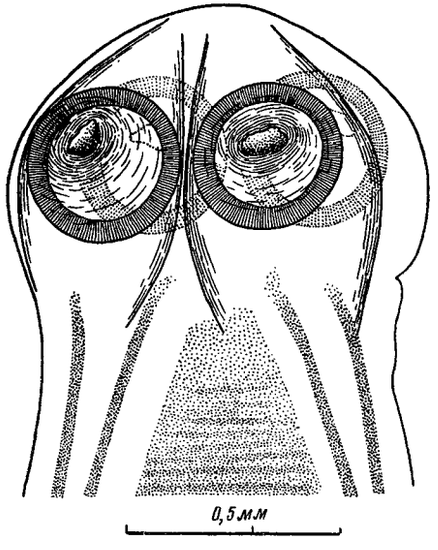
В литературе есть указание, что цестоды яванского носорога *Plagiotaenia longa* достигают 65—75 мм ширины при длине 6 м. Однако таких стробил *P. longa* никто не видел, их размеры установлены умозрительно, причем авторы находки Мак-Каллюмы (MacCallum et MacCallum, 1912), как это выяснил Саутвел (Southwell, 1930), спутали ширину фрагментов с их длиной, а Станкэрд (Stunkard, 1926) некритически использовал данные Мак-Каллюмов и описал новый вид цепней *Plagiotaenia longa*. Надо полагать, аноплоцефалид таких фантастических размеров не существует в природе.

Наиболее узкая стробила отмечена у линстовиин: *Oochoristica anniellae* имеет 0,57 мм ширины, у *O. lygosomatis* наибольшая ширина тела составляет всего 0,3 мм.

Согласно воззрениям Фурмана (1924) и Бэра (1927а), некоторые виды линстовиид могут быть представлены в двух формах — forma major и forma minor, отличающихся размерами тела. Таковы *Oochoristica theileri*, *Atriotaenia* (*Ershovia*) *incisa* и некоторые другие виды.

Однако исследования акад. Е. Н. Павловского и В. Г. Гнездилова, 1949, на широком лентеце (отр. *Pseudophyllidea*) свидетельствуют о том, что размеры тела цестод зависят от интенсивности инвазии: если в кишечнике собаки развивается одновременно несколько сот экземпляров лентеца, то многие из них по достижении созревания имеют размеры в несколько десятков раз меньше в сравнении с размерами лентеца, развившегося в условиях одиночной инвазии.

Киршенблат (1947) на примере *Ctenotaenia citelli* устанавливает для аноплоцефалид зависимость между размерами тела и количеством экземпляров данного вида, развивающихся в одном кишечнике. Если в кишечнике суслика имеется только один экземпляр ктенотении, то последний достигает больших размеров и состоит из большего количества члеников; если же в одном кишечнике развивается несколько экземпляров этого вида одновременно, то каждый из них имеет меньшую длину и состоит из меньшего количества сегментов. Если данные акад. Е. Н. Павловского и Я. Д. Киршенблата приложимы к случаю Фурмана, тогда говорить о каком-то особом полиморфизме *Oochoristica theileri* и др. не приходится, поскольку различия в размерах могут быть вызваны различием условий существования.



26. Сколекс *Ctenotaenia citelli* (Kirschenblatt, 1939) (оригинал)

1) Сколекс

Головка цестоды, или сколекс, представляет собой компактное образование, расположенное на переднем конце тела (рис. 26).

Значение и структура сколекса определяется тем, что он:

а) венчает собой передний конец организма гельминта и содержит наиболее крупный головной нервный ганглий;

б) принимает на себя (частично или полностью) функцию фиксации;

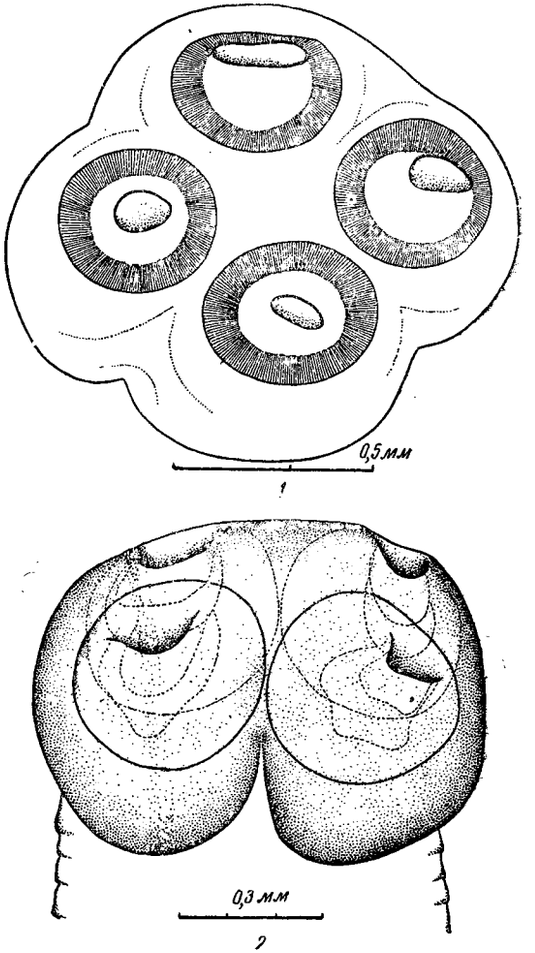
в) обладая в своей задней части зоной роста, которая зачастую морфологически обособляется в виде шейки, дает начало всей стробиле

Наиболее крупным сколексом обладают цепни рода *Anoplocephala*. Ширина его у *A. gigantea* достигает 4—6 мм, а у паразита индийского слона *Anoplocephala manubriata* — даже 7 мм. С другой стороны, у линстовиин и некоторых аноплоцефалин сколекс может иметь всего 0,2 мм ширины.

Толщина сколекса (дорзовентральный диаметр) обычно несколько меньше поперечника или равна последнему (рис. 27). Так, например, у *A. manubriata* она составляет 5 — 6 мм при ширине 6—7 мм. Длина головки, как правило, несколько меньше ее ширины, однако в большинстве случаев точное измерение длины затруднено отсутствием четкой границы между головкой и шейкой.

Соотношения размеров сколекса и стробилы изменчивы. Стробила аноплоцефалид и катенотениид в развитых участках зачастую в несколько раз шире сколекса. У видов рода *Avitellina* (сем. *Avitellinidae*), наоборот, головка может являться самым широким участком тела. Сколекс линстовиид почти всегда немного уже развитых участков стробилы.

Вертикальный размер сколекса в среднем равняется толщине развитых члеников и несколько больше толщины шейки. У *Anoplocephala magna* он в 2—3 раза превышает толщину передних отделов стробилы.



27. *Paranoplocephala brevis* Kirschenblatt, 1938
Сколекс: *1* — вид сверху; *2* — вид спереди (оригинал)

Апикальная поверхность сколекса округлая или слегка уплощена. У форм с мощно развитыми присосками она может быть даже вдавлена в середине. У *Oochoristica sobolevi* передняя часть сколекса временами приобретает вид притупленного конуса. Однако при описании формы головки надо иметь в виду ее большую подвижность, что связано с наличием сложной и сильной мускулатуры.

Хоботок, хоботное влагалище или их производные у аноплоцефалид полностью отсутствуют на всех стадиях развития. Упоминание о наличии «рудимента хоботка» или «зачаточного хоботка», проскальзывающее в работах инстранных авторов, неправильно. Оно является следствием или неточности формулировки или ошибочного определения объекта. Так,

например, обнаружение рудимента хоботка у «*Cittotaenia sandgroundi*» Davis, 1944, объясняется тем, что изученные Дэвисом экземпляры в действительности, как нам удалось выяснить, являются представителями семейства гименолепидид. В других случаях вместо «зачаточного хоботка» на передней поверхности сколекса при проверке были обнаружены лишь складки или выступы временного характера.

Сколекс *Oochoristica* способен втягиваться. При этом его окружает кольцевая складка, надвигающаяся со стороны шейки. У некоторых видов рода *Anoplocephala* (*A. diminuta*, *A. gigantea*) сколекс также может втягиваться в переднюю часть стробилы. У других видов аноплоцефал, наоборот, края головки нависают над передним концом стробилы; так, у *Anoplocephala magna* область формирования молодых сегментов прикрыта небольшими складками, отходящими от задней части сколекса. У *A. perfoliata* эти складки сильно удлиняются; в боковых участках этих складок образуются языковидные придатки длиною до 1 мм, которые перекрывают сверху и снизу несколько десятков молодых проглоттид. В образовании придатков принимают участие кутикула, субкутикулярный слой и ткань кортикальной паренхимы.

Функция придатков, по нашему мнению, состоит в защите наиболее нежного и ответственного участка тела цестоды, где формируются молодые членики. Кроме того, эти придатки, повидимому, содействуют выполнению трофической функции, увеличивая поверхность всасывания.

Описание сколекса нельзя излагать в отрыве от функции фиксации.

Функция фиксации в организме хозяина у различных цестод осуществляется по-разному. Можно различать два основных типа фиксации:

1) прикрепление к поверхности органа;

2) фиксация посредством углубления в толщу тканей хозяина.

Поверхностный тип фиксации осуществляется или посредством мышечных органов (присосок, присасывательных щелей), ущемляющих ткани хозяина с использованием атмосферного давления, или посредством производных кутикулы — крючьев и шипов, т. е., по выражению академика Е. Н. Павловского (1937), органов фиксации «якорного действия».

У представителей надсем. *Anoplocephaloidea* отмечен поверхностный тип фиксации посредством мышечных присасывательных органов — присосок. Органы прикрепления якорного типа полностью отсутствуют. Цепни других надсемейств и подотрядов обычно используют органы поверхностной фиксации того и другого вида одновременно.

Второй (глубинный) тип фиксации у *Cyclophyllidea* встречается очень редко. К широко известным примерам с *Priapocephalus grandis* из кишечника кита и *Anomotaenia zederi* из кишечника пингвина можно добавить еще несколько примеров, полученных на отечественном материале.

В 1948 г. из тонкой кишки барсука Западной Сибири нами описана тениида *Insinuarotaenia schikhobalovi*, у которой хоботковый аппарат преобразовался в особый мышечный орган, содействующий прободению слизистой, так называемый «таранный орган» (рис. 28). В том же году Ошмарин и Морозов описали под именем *Aploparaksis sobolevi* цестоду кулика, обнаруженную в Горьковской обл., сколекс которой претерпел те же превращения, что и у *Priapocephalus*, при сохранении крючьев хоботка.

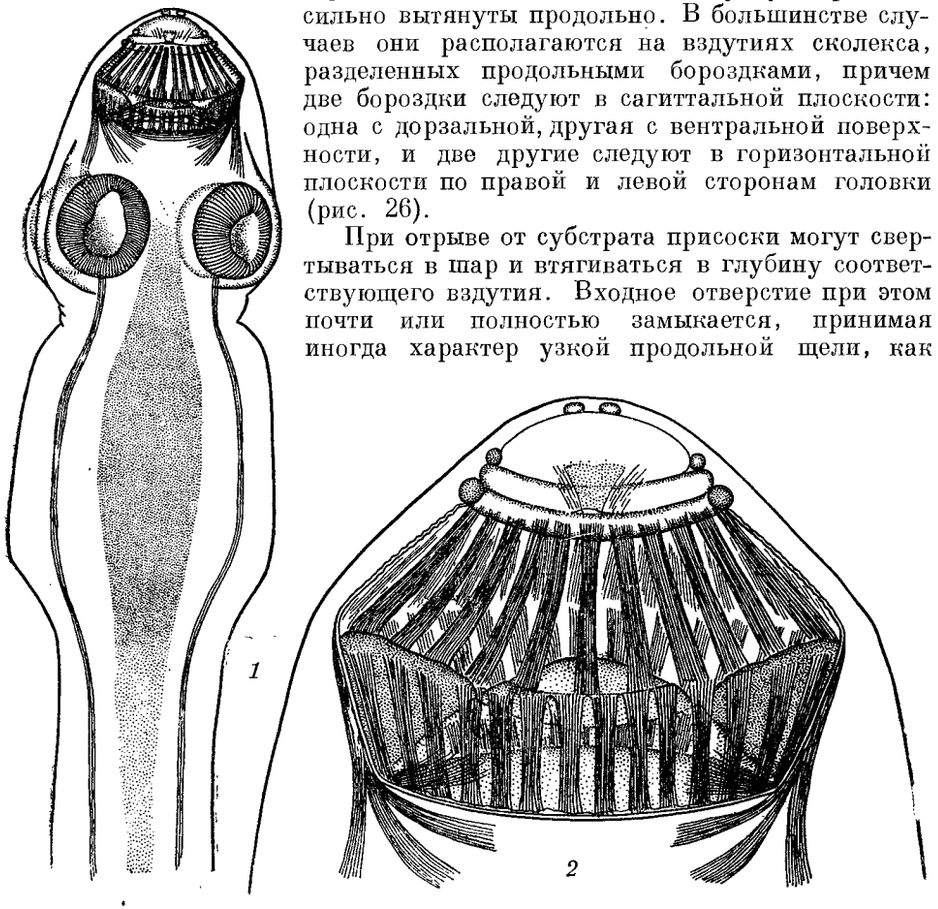
У *Anoplocephaloidea* второй тип фиксации в чистом виде не встречается. К нему приближается способ фиксации *Stilesia hepatica* в просвете тонких отделов печеночных протоков. Характерно, что у этого вида цепней передний отдел стробилы позади сколекса образует утолщение, напоминающее шейное вздутие *Insinuarotaenia* Spassky, 1948.

Установлено, что паразит лошадей *Anoplocephala perfoliata* способна сильно изъязвлять стенку кишечника. Однако это зависит не от способа ее фиксации, а скорее от способности вызывать в точке прикрепления некротические процессы.

Сохранению места локализации у большинства аноплоцефалят, обладающих краспедотными члениками, содействует зубчатая или ребристая поверхность стробилы, поскольку острый край паруса направлен назад и в стороны.

В качестве органов фиксации сколекс аноплоцефалоидей имеет четыре мышечные присоски округлого или овального очертания. У *Bertiella kapul* из кишечника пятнистого кускуса присоски сильно вытянуты продольно. В большинстве случаев они располагаются на вздутиях сколекса, разделенных продольными бороздками, причем две бороздки следуют в сагиттальной плоскости: одна с дорзальной, другая с вентральной поверхности, и две другие следуют в горизонтальной плоскости по правой и левой сторонам головки (рис. 26).

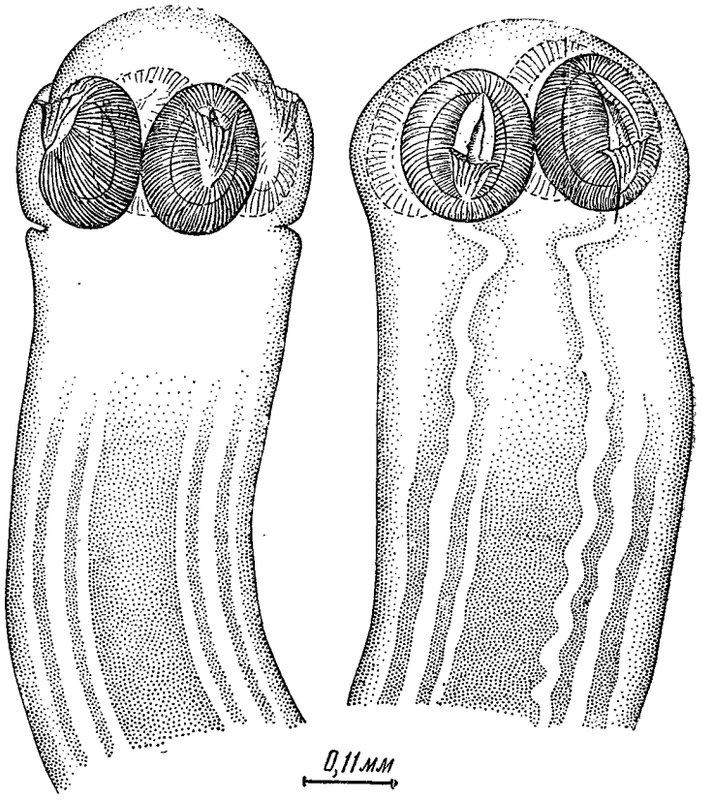
При отрыве от субстрата присоски могут свертываться в шар и втягиваться в глубину соответствующего вздутия. Входное отверстие при этом почти или полностью замыкается, принимая иногда характер узкой продольной щели, как



28. Insinuarotaenia schikhobalovi Spassky, 1948 (сем. *Taeniidae*)

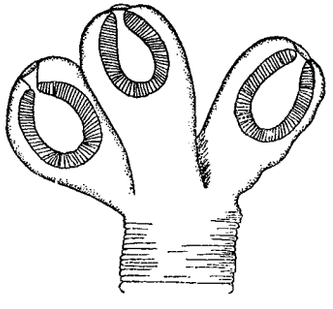
1 — передний конец тела (по Спасскому, 1948); *2* — таранный орган (оригинал)

у *Thysaniezia giardi*. При полном погружении над присоской нависают складки кортикальной паренхимы сколекса, одетые кутикулой. Складки смыкаются над присоской, оставляя воронкообразное углубление, ведущее к ее отверстию. Это наблюдается у большинства аноплоцефалид. У Thysaniezia просвет между складками принимает форму продольной щели, причем задний (каудальный) край складки оттягивается, образуя кармашек (рис. 29).

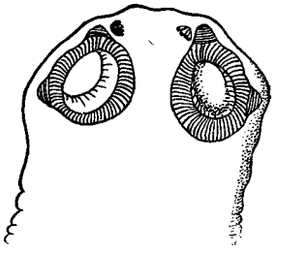


29. Сколексы *Thysaniezia giardi* (Moniez, 1879), вид с вентральной поверхности

На левом рисунке заметны временная поперечная перетяжка позади присосок и карманообразные углубления, в которые погружаются присоски (оригинал)



30. Сколекс *Bertiella undulata* Nybelin, 1917, со стебельчатыми присосками (по Бэру, 1927)



31. Сколекс *Moniezioides rouxi* Fuhrm., 1918, с группами железистых клеток между присосками (по Бэру, 1927)

При сильном развитии вздутия сколекса принимают конусовидные очертания (*Fuhrmannodes proterogyna*) или форму стебелька, на вершине которого сидит присоска (*Bertiella undulata*) (рис. 30).

Если присоски сидячие, то они располагаются попарно, две на вентральной и две на дорзальной поверхности. Отверстие дорзальных присосок направлено вперед, дорзально и в сторону, вентральные присоски представляют их зеркальное отражение. Цестоды рода *Moniezioides* обладают ушковидными придатками на краю присосок, в других случаях края присосок более или менее ровные. Помимо того, *Moniezioides rouxi* на сколексе между присосками имеет небольшие группы железистых клеток неизвестного назначения (рис. 31).

2) Шейка

Позади сколекса находится то более, то менее выраженный несегментированный участок тела, носящий название шейки, где происходит формирование новых члеников. Размеры шейки различны у разных видов и сильно меняются в зависимости от сокращения мускулатуры.

В спокойном состоянии ширина шейки чаще приблизительно равна ширине сколекса, но при укорочении шейка становится шире, а при вытяжении у́же сколекса. Длина шейки может достигать нескольких десятков миллиметров. У аноплоцефалид, обитающих в тонких кишках, шейка длиннее, чем у обитателей толстого кишечника того же хозяина. Так, у *Anoplocephala perfoliata* из толстого кишечника лошади шейки практически отсутствуют.

У всех цестод жвачных из сем. *Anoplocephalidae* и *Avitellinidae* шейка длинная, у цестод нежвачных значительно короче. При этом надо иметь в виду, что задняя граница шейки зачастую определяется лишь приблизительно и зависит от способа изготовления препарата. При хорошей окраске ядерными красками зачатки половых органов могут быть видны задолго до появления внешней сегментации, и шейка кажется короткой. При плохой окраске зачатки половых органов окрашиваются не всегда, и длина шейки может быть замерена лишь от места появления внешней сегментации.

3) Стробила

По признаку отторжения члеников стробила аноплоцефалят может быть названа аполизической, так как членики отделяются обычно по достижении созревания. (Следовательно, в лице *Anoplocephaloidea* мы видим цестод, обладающих аполизией в узком смысле слова.) Проглоттиды отторгаются от заднего конца цепочки по одному или небольшими группами.

По характеру строения члеников стробила чаще является краспедотной, т. е. задний край членика обладает парусом, прикрывающим в виде воротничка передний конец позади лежащего сегмента (семейства *Anoplocephalidae*, *Avitellinidae*) (рис. 32). В меньшинстве случаев членики акраспедотны, т. е. без паруса (*Linstowiidae* от рептилий).

Число сегментов варьирует весьма значительно.

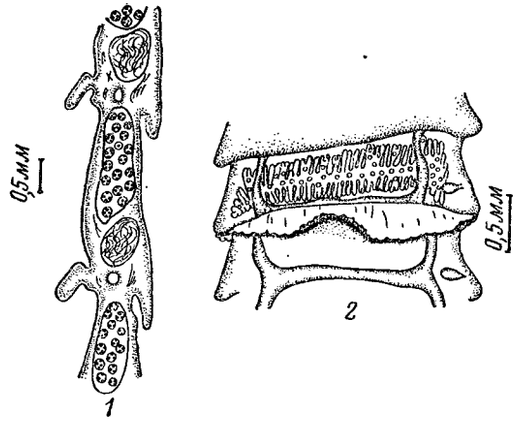
В составе сем. *Linstowiidae* можно встретить цестод, зрелая стробила которых слагается из 5—7 члеников (*Oochoristica parvovaria*), и виды, обладающие стробилой в несколько сот члеников. Число сегментов стробилы аноплоцефалид варьирует еще в более широких пределах — от нескольких штук до тысячи и более (*Moniezia*). У авителлинид во всех случаях проглоттиды весьма многочисленны.

Обобщенное описание габитуса всех представителей надсемейства затруднительно, однако отдельные систематические и экологические группы имеют весьма характерную внешность.

1. Линстовиины из кишечника рептилий (роды *Oochoristica*, *Pancerina*) имеют относительно узкую стробилу с параллельными краями. Членики акраспедотного типа (без паруса), из них гермафродитные и зрелые сегменты чаще вытянуты продольно.

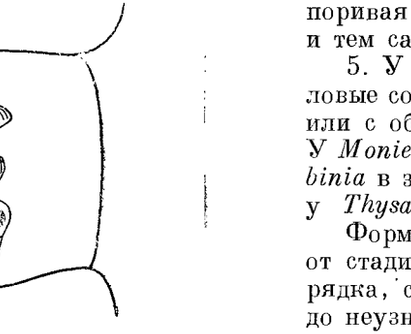
Характерно, что у нематотениид, обитающих в кишечнике холоднокровных — амфибий и рептилий, членики также акраспедотны (рис. 33).

2. Аноплоцефалиды жвачных и некоторые авителлиниды (*Thysaniezia*) имеют длинную, широкую, но очень плоскую стробилу, состоящую из многочисленных краспедотных члеников с коротким парусом, несколько



32. Paranoplocephala infrequens (Douthitt, 1915)

1 — сагиттальный разрез зрелого участка стробилы; *2* — зрелый членик тотально. Край паруса отогнут (по Гэнзен, 1947)



33. Зрелый членик *Nematotaenia dispar* акраспедотного строения (по Жуайе и Бэру, 1936)

вытянутых в поперечном направлении. Весьма своеобразна стробила стилезии. Отвечая типу строения стробилы других цестод жвачных, она по средней линии истончается до 0,060—0,100 мм и несколько утолщается в латеральных отделах. В связи с этим стробила может складываться вдвое в продольном направлении.

3. У цестод нежвачных копытных и многих других видов цепней подсем. *Anoplocephalinae* членики очень короткие, широкие, с длинным парусом. В резко выраженных случаях (род *Anoplocephala*) толщина проглоттид превосходит длину и стробила напоминает стопу продолговатых блюд с широкими, как у тарелки, краями.

4. У обитателей желчных протоков, как среди аноплоцефалид, так и среди авителлинид, задний край паруса обычно изрезан с образованием длинных бахромок. Типичным примером служит *Thysanosoma actinioides* (подсем. *Thysanosomatinae*), изолированные метамеры которой напоминают небольших медузок с бахромчатым парусом. У *Stilesia hepatica* (подсем. *Avitellininae*), также обитающей в протоках печени жвачных, задний край паруса бахромчатый, тогда как у прочих видов рода *Stilesia*, обитающих в кишечнике, край паруса ровный. У аноплоцефалид, населяющих желчные ходы сумчатых (целая группа видов — *Progamotaenia festiva* и другие), относимых Нибелиным (Nybelin, 1917) к роду *Hepatotaenia*, задний край паруса также бахромчатый. Другие виды *Progamotaenia*, обитающие в кишечнике сумчатых, бахромок не имеют.

Можно сделать заключение, что, во-первых, признак бахромчатости носит адаптивный характер; во-вторых, он может возникать у представителей разных систематических групп конвергентно и не имеет существенного значения для определения крупных систематических единиц.

Значение признака бахромчатости в литературе не обсуждается. По этому поводу можно высказать такое предположение.

а) Образование бахромок увеличивает поверхность всасывания, что для паразита, погруженного в желчь, которая не слишком богата питательным материалом, может быть полезным.

б) Проникновение цестоды обычного строения в узкие протоки печени могло бы привести к их закупорке и вызвать повышение давления желчи, что потребует от цестоды дополнительных усилий для сохранения места локализации. У перечисленных форм, приспособившихся к обитанию в печеночных протоках, тело в наиболее широком участке каждого членика изрезано. Наличие многочисленных щелей между бахромками создает возможность безостановочного тока жидкости. При этом цепень, не закупоривая канальца, может упираться парусом каждого сегмента в стенку и тем самым иметь дополнительное средство фиксации.

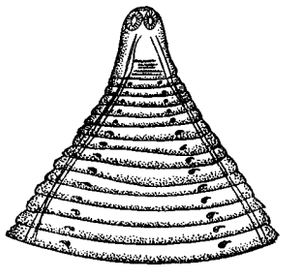
5. У многих аноплоцефалид на боковых краях члеников заметны половые сосочки (рис. 21). Они видны только у развитых сегментов, с одной или с обеих сторон, соответственно числу комплектов половых органов. У *Moniezia* они располагаются в передней части членика, у *Flabelloskrjabinia* в задней. Среди линстовиид развитые половые сосочки встречаются у *Thysanotaenia lemuris*.

Форма члеников, как и форма стробилы, меняется также в зависимости от стадии развития. Если оставить в стороне изменения временного порядка, связанные с изменением состояния мускулатуры, которые могут до неузнаваемости менять пропорции объекта, то по возрастным изменениям можно сделать следующие общие замечания. Самые молодые сегменты по ширине равны или слегка превосходят шейку. С возрастом членики постепенно увеличиваются в ширину, но лишь до определенного предела. По достижении максимума ширина некоторое время остается неизменной. В последней трети или четверти длины стробилы членики становятся несколько у́же, а у авителлин зрелый участок является самым узким участком тела. У аноплоцефалид зрелые сегменты заметно суживаются, но все-таки остаются широкими. Так, например, у *Moniezia benedeni* зрелые проглоттиды в 10—30 и более раз шире самых молодых. Среди линстовиин формы с очень широкой стробилой отсутствуют, поэтому возрастные изменения ширины сказываются менее резко. Среди авителлинид встречаются формы (род *Avitellina*), наиболее широкой частью тела которых является шейка или район гермафродитных члеников. У других авителлинид (*Thysaniezia*) пропорции аноплоцефалидного типа, и стробила внешне напоминает стробилу мониезий.

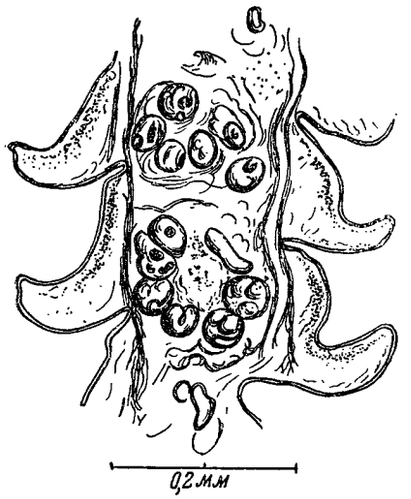
Форма и размеры проглоттид зависят также от возраста самого организма цестоды к моменту их формирования. Сегменты, образовавшиеся одними из первых и отодвинутые затем на задний конец стробилы, остаются при созревании значительно у́же тех, которые образовались позднее. Поэтому полная (комплектная) зрелая стробила, еще не отторгавшая зрелых члеников, по форме отличается от зрелой стробилы, задний конец которой уже отделил некоторое количество проглоттид. Последняя будет называться некомплектной зрелой стробилой. Задний членик такой стробилы не соответствует заднему сегменту комплектной стробилы.

Ш и р и н а члеников в латеральных полях и в среднем поле с возрастом изменяется по-разному. У цестод с широкой, плоской стробилой —

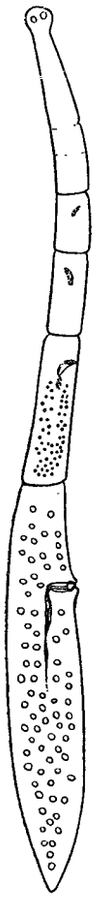
Mosgovoyia pectinata, Paranoplocephala ryjikovi, Moniezia benedeni и др.— отчетливо видно, что рост в ширину совершается главным образом за счет разрастания среднего поля членика, тогда как латеральные поля остаются почти без изменений. Поэтому главные нервы и экскреторные сосуды



34. Передний конец тела *Mosgovoyia pectinata* (Goeze, 1782)
(по Арнольду, 1938)



36. Paranoplocephala brevis Kirschenblatt, 1938
Сагиттальный разрез гермафродитных члеников в области расположения семенников (оригинал)



35. Oochoristica parvovaria Steelman, 1939.
Общий вид (по Стилмэну, 1939)

следуют почти параллельно боковому краю стробилы, в то время как правые и левые сосуды в передней трети стробилы располагаются под довольно большим углом друг к другу (рис. 34). В задней части комплектной стробилы сосуды также образуют острый угол, но уже открытый в переднем направлении.

Неравномерность роста отдельных участов членика связана с тем, что в среднем поле впоследствии развиваются половые железы и матка, наполненная яйцами.

Длина члеников с возрастом увеличивается почти на протяжении всей стробилы. У некоторых линстовиин (род *Oochoristica*) каждый последующий членик длиннее предыдущего (рис. 35). У аноплоцефалид и авителлинид картина роста несколько усложняется. Так, у аноплоцефалид до момента созревания гонад членики увеличиваются в длину и ширину за счет роста и размножения клеток. Затем наблюдается замедление роста в длину. К концу стробилы членики вновь интенсивно вытягиваются. Это второе ускорение роста происходит уже в зависимости от степени заполнения матки и не за счет размножения и роста клеток членика, а за счет увеличения объема матки, сокращения ширины зрелых проглоттид и расслабления их мускулатуры.

У авителлинид рост члеников напоминает таковой аноплоцефалид, но второе увеличение длины наступает раньше, в период формирования парутеринного органа, последние участки стробилы удлиняются за счет механического растяжения одряхлевших последних члеников.

Толщина отдельного взятого краспедотного членика аноплоцефалид постепенно нарастает к заднему его концу (рис. 36). В пределах стробилы наблюдается заметное увеличение толщины в передней трети тела до места расположения развитых гермафродитных проглоттид. После этого нарастание толщины замедляется, а затем вновь усиливается к концу стробилы.

Установление точной кривой роста члеников затруднено наличием местных и неравномерных сокращений мускулатуры стенки тела.

Окраска. Представители надсем. *Anoplocephaloidea* лишены пигмента. Тело беловатое, иногда полупрозрачное, с просвечивающими внутренними органами. Зрелые яйца могут приобретать желтоватый или коричневый оттенок, который может быть вызван также окраской желчными пигментами.

2. Кожно-мышечный мешок

1) Кутикула

Тело аноплоцефалоидей покрыто кутикулой, под которой располагается слой кольцевых и затем слой продольных волокон субкутикулярной мускулатуры, а также слой субкутикулярных клеток, отсутствующий на присосках.

Кутикула в большинстве случаев гладкая, без шипов, крючьев и каких-либо других признаков вооружения. Лишь у некоторых катенотениид на кутикуле отмечены шипики (рис. 16). У *Avitellina chalmersi* каждый членик опоясан кольцевым гребнем, на котором располагается половая пора. Гаф (Gough, 1911) отмечает, что у *Stilesia hepatica* поверхность кутикулы покрыта мельчайшими «ворсинками». Этот признак, повидимому, можно рассматривать как приспособление к обитанию в желчных ходах.

Кутикула *Anoplocephala perfoliata* состоит из трех слоев. Наружный, тонкий, сильно окрашивается гематоксилином и кажется поперечно исчерченным или состоящим из узких столбиков. Второй слой, наиболее мощный, слабо окрашивается гематоксилином и кажется бесструктурным. Внутренний слой, самый тонкий, сильно преломляет свет. Он может быть представлен в качестве базальной мембраны, отмеченной рядом авторов и у цепней других подотрядов. Подобное распределение прослоек кутикулы описывают Гаф (1911) для *Avitellina centripunctata* и Буркен (Bourquin, 1905) для *Bertiella elongata*.

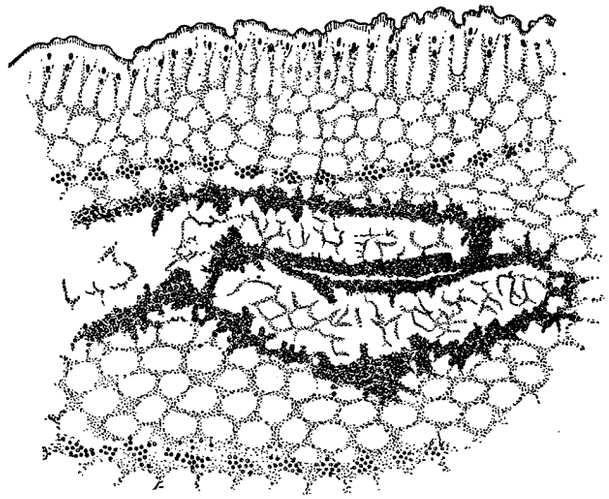
Толщина кутикулы различна у разных видов и в разных участках поверхности тела одного и того же организма. Установлено, что в области шейки и у молодых члеников кутикула тоньше, чем у более зрелых. Повидимому, толщина кутикулы больше зависит от экологических условий, нежели от систематической принадлежности цепней. Так, у двух близких видов рода *Mathevotaenia* (подсем. *Linstowiinae*), взятых нами для сравнения, наблюдается резкая разница в развитии кутикулы: у *M. symmetrica* из тонкого кишечника мышевидных грызунов кутикула тонкая — около 6 μ толщины, а у *M. skrjabini* из тонкого кишечника насекомоядных, которая по размерам соответствует *M. symmetrica*, кутикула почти в два раза толще.

Далее, у видов одного и того же рода, обитающих в разных отделах кишечника одного и того же хозяина, также можно видеть различие в толщине кутикулы.

С поверхности тела кутикула спускается в глубину половой клоаки и проникает в канал цирруса, покрывая тот его участок, который при выворачивании цирруса оказывается на поверхности. В литературе есть указания, что кутикула выстилает изнутри также и копулятивную часть вагины. На поверхности цирруса кутикула зачастую образует тонкие щетинки или шипики, которые у *Ctenotaenia citelli* достигают 15 μ длины. Мелкие шипики встречаются у некоторых видов и на поверхности кутикулы половой клоаки.

2) Субкутикулярный слой

Слой субкутикулярных клеток у всех аноплоцефалоидей выражен весьма отчетливо и состоит из очень крупных одноядерных клеток, достигающих 30—80 μ в длину. Эти клетки имеют булавовидную или грушевидную форму (рис. 37), крупное пузыревидное ядро, расположенное во вздутой внутренней части, и зернистую плазму, сильно воспринимающую

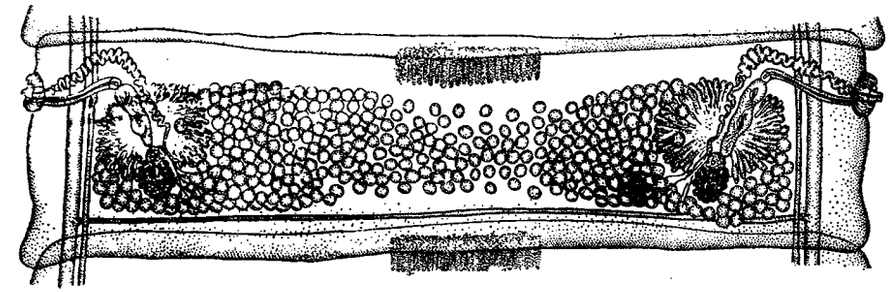


37. Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874)

Поперечный разрез гермафродитного членика. Видно клетки субкутикулярного слоя и матку, окруженную тканью развивающегося парутеринного органа (оригинал)

гематоксилин. По данным Гафа (1911), у *Avitellina* тонкий дистальный конец каждой клетки, подходя к кутикуле, разветвляется.

Некоторые авторы считают, что эти субкутикулярные клетки продуцируют кутикулу. Гаф (1911) отрицает их роль в образовании кутикулы,

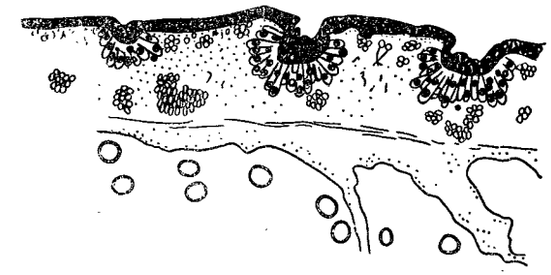


38. Moniezia benedeni (Moniez, 1789)

Гермафродитный членик с межпроглоттидными железами линейного типа (оригинал)

поскольку на присосках субкутикулярных клеток нет, но кутикула имеется.

Межпроглоттидные железы. У некоторых аноплоцефалид травоядных млекопитающих и птиц в тех или иных участках члеников развиваются скопления крупных железистых клеток, которые



39. Moniezia monardi Fuhrmann, 1933

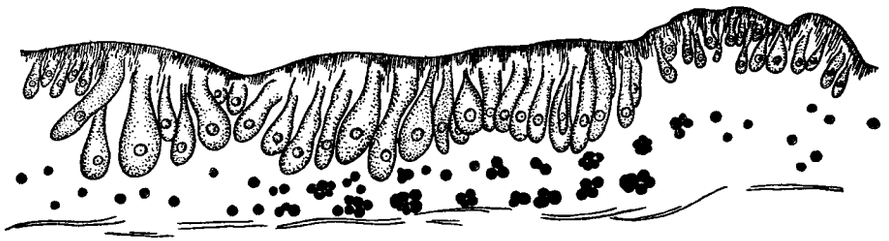
Разрез через межпроглоттидные железы розетковидного типа (по Фурману, 1933)

носят название межпроглоттидных желез. В стробиле многих видов рода *Moniezia* они распределяются по дорзальной и вентральной поверхности члеников, возле их переднего края. У паразита грызунов *Diandrya*, согласно описанию Дарра (Darrah, 1930), железы располагаются вдоль заднего края члеников. Акад. К. И. Скрябин обнаружил аналогичные железы у *Aporina* (паразиты птиц), но последние располагаются в заднем углу сегментов.

Межпроглоттидные железы бывают двух типов. В примитивной форме они представляют сплошную или местами прерывающуюся полоску крупных железистых клеток, расположенных под кутикулой. Такие железы линейного типа свойственны *Moniezia benedeni* (рис. 38).

Moniezia expansa и *M. monardi* присуще так называемое розетковидное строение желез, причем железистые клетки окружают довольно глубокие крипты, проток которых открывается наружу под парусом впереди лежащего членика. Число таких крипт непостоянно (рис. 39).

При рассмотрении серии срезов стробилы *Moniezia benedeni* мы пришли к заключению, что клетки межпроглоттидных желез, повидимому, гомологичны обычным субкутикулярным железистым клеткам, так как на ранней стадии развития членика клетки межпроглоттидных желез *Moniezia benedeni* почти не отличаются от соседних субкутикулярных. В дальнейшем они начинают расти более интенсивно и достигают значительно большей



40. Moniezia benedeni (Moniez, 1879)

Разрез межпроглоттидной железы линейного типа. По бокам от нее видны клетки субкутикулярного слоя (оригинал)

величины. Структура развитых клеток межпроглоттидной железы *M. benedeni* также мало отличается от таковой субкутикулярных клеток (рис. 40).

Железы розетковидного типа нетрудно представить как результат видоизменения желез линейного типа.

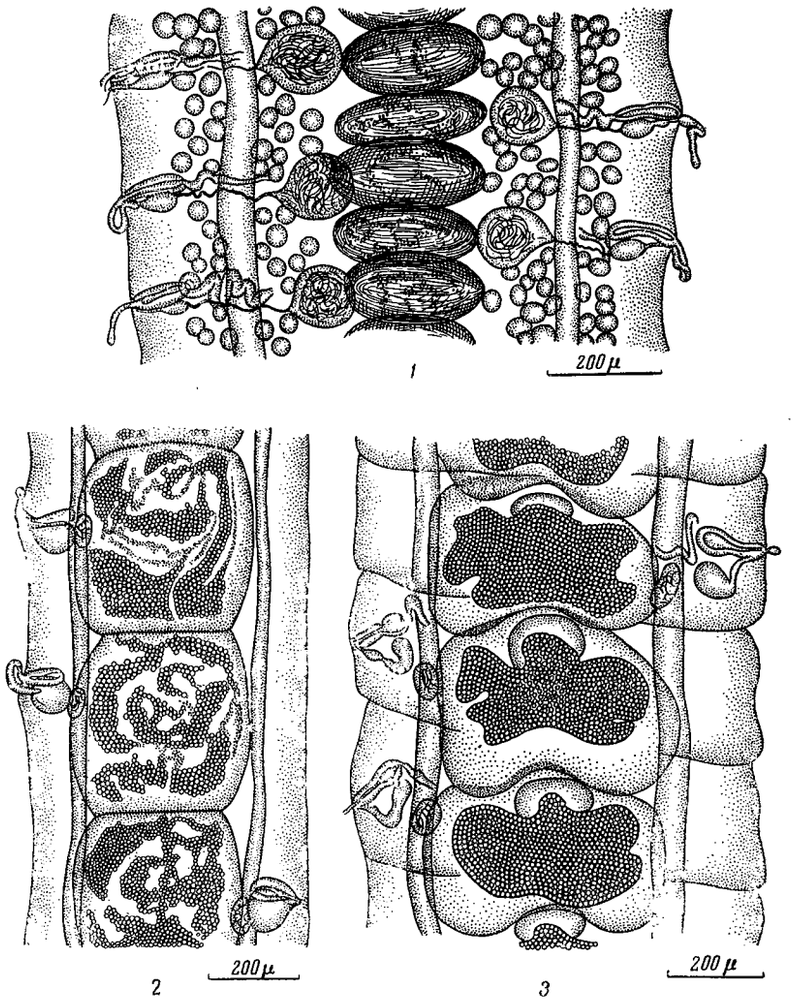
3. Паренхима

Полость тела у аноплоцефалят, как и у всех цестод, отсутствует. Все пространство между органами в мозговом и кортикальном слое заполнено рыхлой паренхиматозной тканью, которая состоит из клеток нескольких типов. В паренхиме молодых отделов стробилы можно видеть массу округлых, многоугольных и звездчатых клеток с округлым ядром. Клеточное строение с возрастом члеников теряется, и паренхима представляется вакуолизированной массой, пронизанной мышечными волокнами, канальцами выделительной системы, половыми протоками. Строение паренхимы аноплоцефалоидей разных групп не одинаково. Так, например, *Avitellina* имеет очень нежную паренхиму, состоящую из мелких клеточек с неясными границами. У *Thysaniezia* строение паренхимы выражено более отчетливо, клетки крупнее.

В ряде случаев вокруг половых протоков кортикальная паренхима обособляется от окружающей ткани тонкой прослойкой волокон, образующих вокруг вагины и бурсы цирруса общий футляр. Внутри «футляра» клетки паренхимы нежнее, чем за его пределами, что, повидимому, обеспечивает большую подвижность копулятивного аппарата. У *Thysaniezia* подобное обособление паренхимы мы обнаружили в медуллярной зоне вокруг растущих петель матки. У этой цестоды матка вначале имеет вид поперечного тяжа, залегающего неподалеку от передней границы членика, затем она принимает форму поперечной трубки, образующей постепенно удлиняющиеся петли. Наиболее длинные петли направляются кзади. В связи с тем что рост петель происходит гораздо быстрее в сравнении с ростом членика, они внедряются в паренхиму и внедряются не беспорядочно, но с более или менее правильными интервалами, причем вокруг каждой петли имеется зона очень нежной паренхимы, лишенной мышечных элементов и не препятствующей росту матки. На поперечном срезе

обособленные участки паренхимы имеют цилиндрическое сечение. В горизонтальной плоскости они образуют фигуру в виде двойного гребня с цилиндрическими зубцами. Расположение петель матки повторяет эту фигуру.

У разных групп аноплоцефалоидей при созревании члеников судьба мозговой паренхимы различна.



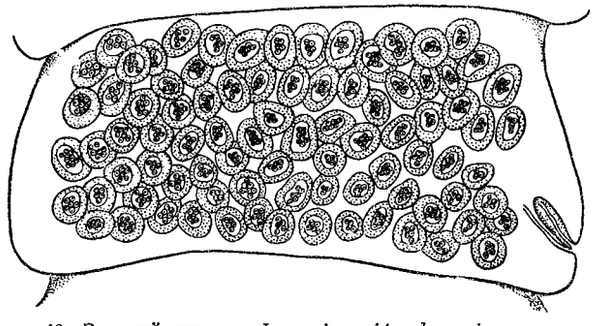
41. Avitellina arctica Kolmakov, 1938

1 — гермафродитный участок стробилы с развивающимися околоматочными органами; *2* — зрелые членики; медуллярная паренхима почти нацело вытеснена паруте ринным органом; *3* — не вполне зрелые членики (по Колмакову, 1938)

а) У аноплоцефалид и катенотениид она почти полностью или нацело вытесняется разрастающейся мешковидной маткой, стенки которой могут вплотную примыкать к мышечной стенке членика. Следует добавить, что до момента заполнения матки яйцами медуллярная паренхима в значительной мере уже бывает вытеснена развившимися половыми железами и матка занимает место последних.

б) У авителлинид паренхиму вытесняет не столько матка, сколько развивающиеся при ней парутеринные органы. У авителлин парутеринный орган вытесняет паренхиму почти целиком (рис. 41), тогда как у стилезий эти органы сравнительно небольшого размера и занимают только боковые участки среднего поля, но в среднем участке членика паренхима видоизменяется, образуя поперечную пластинку, боковые концы которой в виде колпачков прикрывают спереди каждый парутеринный орган. Подобная пластинка развивается также и у *Avitellina*.

в) У линстовиид подсем. *Linstowiinae* паренхима заполняется молодыми яйцеклетками, проникающими во все участки мозгового вещества. При этом участки паренхимы вокруг развивающихся яйцеклеток мало отличаются от тех участков, куда яйцеклетки не проникли.



42. Зрелый членик *Inermicapsifer hyracis* (Rud., 1810)
(по Бэру, 1927)

У представителей подсем. *Inermicapsiferinae* вначале совершается такое же расселение яиц, но вскоре вокруг последних возникают очаги уплотнения ткани и группы яиц облекаются довольно плотными паренхиматозными капсулами, резко отличными от обычной мозговой паренхимы (рис. 42).

Известковые тельца. В паренхиме сколекса, шейки и стробилы встречаются так называемые известковые тельца, представленные то более, то менее обильно. Они имеют овальные, реже — округлые, очертания. Размеры телец варьируют у разных видов и даже в пределах одной стробилы.

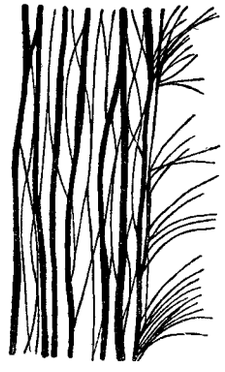
Среди аноплоцефалид известковые тельца обнаружены у подавляющей массы видов. В большинстве случаев они более многочисленны в кортикальной зоне. У *Bertiella rigida* кортикальная паренхима настолько густо наполнена известковыми тельцами, что тело гельминта становится устойчивым к механическим воздействиям. Среди линстовиид известковые тельца отмечены лишь у некоторых представителей. Среди авителлинид тельца обнаружены у всех видов стилезий, в стробиле которых они располагаются в кортикальной паренхиме, у передней границы члеников, преимущественно в боковых полях.

Известковые тельца имеют слоистое строение, и в этом отношении напоминают крахмальные зерна. Эти образования могут существовать у цестод не только в имагинальной стадии, но и на стадии лярвоцисты.

4. Мускулатура

Паренхимная мускулатура. Помимо отмеченной выше субкутикулярной мускулатуры, в толще паренхимы располагается более мощная система продольных, поперечных и вертикальных мышц.

В типичных случаях имеется слой поперечных волокон с вентральной и дорзальной сторон стробилы. Масса паренхимы, расположенная между двумя слоями поперечной мускулатуры, носит название мозговой или медуллярной. Толща паренхимы кнаружи от поперечных мышц именуется корковой, или кортикальной. Последняя пронизана волокнами продольной мускулатуры, которые могут сходиться в пучки. У аноплоцефалид чаще всего имеется два слоя продольных пучков у дорзальной и два слоя у вентральной поверхности стробилы. На поперечном разрезе эти слои образуют два концентрических эллипса. Внутренний слой состоит обычно из более крупных пучков, которые залегают непосредственно кнаружи от поперечной мускулатуры. Эти пучки у подавляющей массы видов не отличаются правильностью в расположении и форме. Наряду с крупными пучками, включающими по нескольку десятков волокон, можно видеть мелкие пучки толщиною в 2—3 волокна, а также косые связующие волокна (рис. 43).



43. Анастомозирующие пучки продольной паренхимной мускулатуры стробилы *Bertiella studeri* (Blanchard, 1891)
(по Буркену, 1905)

Кнаружи от первого лежит второй продольный слой мышц, обычно уступающий в мощности первому. Оба слоя не прерываются на границе члеников, но тянутся непрерывно по длине всей стробилы. Лишь в парусе аноплоцефалид, например у *Anoplocephala perfoliata*, имеются собственные изолированные волокна, протянутые от передней (т. е. внешней) поверхности паруса к задней, или внутренней.

У многих линстовиид, авителлинид и части аноплоцефалид наружный слой представлен разрозненными волокнами. Они могут располагаться в один ряд, но чаще заполняют широкую зону, простирающуюся от внутреннего ряда пучков до субкутикулярных клеток. Если членики краспедотны, такая картина наблюдается лишь у переднего края членика. В задней части последнего, где зона кортикальной паренхимы толще, слой волокон может и не достигать субкутикулярных клеток. Если членики очень плоские и кортикальная паренхима у переднего конца сегмента особенно сильно истончается, то пучки волокон продольной мускулатуры могут проходить между крупными субкутикулярными клетками.

Число продольных пучков того и другого слоя всегда значительно и не отличается таким постоянством, которое характеризует некоторых гименолепидид (рода *Diorchis*).

Для аноплоцефалид отмечены случаи множественного залегания слоев поперечной и продольной мускулатуры. Так у рода *Hemiparonia* имеется три слоя довольно крупных продольных пучков, разделенных прослойкой поперечной мускулатуры.

Подходя к сколексу, продольная мускулатура может сливаться в один слой.

Всю толщину паренхимы пронизывают вертикальные волокна, более многочисленные в мозговой паренхиме. Миобласты этих волокон у *A. perfoliata* располагаются приблизительно на равном расстоянии от дорзальной и вентральной поверхностей стробилы. В молодых сегментах вертикальные волокна располагаются равномерно, но развивающиеся половые органы оттесняют их в ту или иную сторону.

Мускулатура присосок. Присоски имеют свою особую систему наружных (экстрамуральных) мышц — ретракторов и ротаторов,

которая, в отличие от собственной (интрамуральной) мускулатуры стенки присосок, является как бы продолжением паренхимной мускулатуры.

На примере *Avitellina centripunctata* Гаф, 1911, описал пять групп экстрамуральных мышц (т. е. мышц, находящихся за пределами стенки присосок).

1. Передняя система диагональных взаимно перекрещивающихся мышц, соединяющих передние поверхности диагонально расположенных присосок. Эти мышцы находятся впереди петель выделительных сосудов.

2. Задняя система диагональных мышц, расположенных позади петель экскреторных сосудов. Она состоит из четырех тонких пучков.

Первый пучок соединяет медиальную поверхность правой вентральной присоски с латеральной поверхностью левой дорзальной.

Второй — латеральную поверхность правой вентральной с медиальной поверхностью левой дорзальной.

Третий — медиальную поверхность левой вентральной с латеральной поверхностью правой дорзальной.

Четвертый — латеральную поверхность левой вентральной с медиальной поверхностью правой дорзальной.

3. Передняя ортогональная система перекрещивающихся мышц, расположенная позади второй диагональной системы, но впереди от нервной комиссуры. Она также состоит из четырех мышц.

Первая соединяет медиальные поверхности двух левых присосок.

Вторая — медиальные поверхности двух правых.

Третья — латеральные поверхности двух дорзальных.

Четвертая — латеральные поверхности двух вентральных.

4. Задняя ортогональная система перекрещивающихся мышц, расположенная позади нервной комиссуры. Она содержит четыре группы мышечных волокон, расположение которых и точки прикрепления аналогичны таковым мышц передней ортогональной системы.

5. Система мышц, связывающих две дорзальные присоски между собой и две вентральные между собой следующим образом.

Первые соединяют правые стороны двух дорзальных.

Вторые — левые стороны двух дорзальных.

Третьи — правые стороны двух вентральных.

Четвертые — левые стороны двух вентральных.

Внутренняя (интрамуральная) или собственная мускулатура присосок состоит из взаимно перекрещивающихся слоев мышечных волокон — циркулярных, меридиональных и радиальных.

В стенке присосок *Anoplocephala magna* мы обнаружили пять слоев мускулатуры. Аналогичное расположение мускулатуры свойственно также *Avitellina centripunctata*. Под кутикулой, покрывающей изнутри присоску, находятся меридиональные и кольцевые волокна. Среднюю, бо́льшую часть толщины стенки составляют радиальные волокна. Кнаружи от него находится второй слой кольцевых и слой меридиональных волокон.

От паренхимы сколекса присоска отделена тонкой пограничной мембраной, к которой подходят волокна внешней (экстрамуральной) мускулатуры.

Взаиморасположение интрамулярных мышц описано в отношении присоски, свернувшейся в шар, наружный полюс которой несет входное отверстие.

5. Экскреторная система

Продукты распада выводятся из организма аноплоцефалят через каналы экскреторной (выделительной) системы, которая построена по протонефридиальному типу.

Протонефридии *Avitellina centripunctata*, по данным Гаф (1911), развиваются из клеток, которые появляются в составе эпителиальной выстилки вентрального канала вновь образованных члеников и вначале мало отличаются от прочих клеток эпителия стенки сосуда. Они начинают быстро расти, принимают грушевидную, затем булавовидную форму, углубляются в окружающую паренхиму и делятся. Развитый протонефридий состоит из четырех звездчатых клеток с мерцательным пламенем и отводящими канальцами. Все четыре отводящих канальца и возникающая при их слиянии собирательная трубочка развивается, по Гаф, путем дробления из одной клетки.

В системе дорзального канала Гаф не обнаружил развитых клеток с мерцательным пламенем. Нефроциты здесь также развиваются в составе эпителия дорзального канала, несколько углубляются в окружающую паренхиму, принимают грушевидную форму, но их превращения в пламенные клетки, повидимому, не наступает.

Строение и взаиморасположение экскреторных сосудов. В большинстве случаев у представителей всех четырех семейств цепней, входящих в надсем. *Anoplocephaloidea*, главные экскреторные сосуды имеют следующий тип строения.

От заднего конца кпереди, параллельно краям стробилы, следует пара узких дорзальных сосудов, диаметр которых очень медленно увеличивается. Подойдя к сколексу, они отклоняются к средней линии, не достигая последней, затем извилистым курсом направляются снова вперед; впереди присосок они дугообразно загибаются книзу и в таком же порядке следуют обратно вдоль вентральной поверхности, но уже в качестве вентральных каналов.

У вершины сколекса между правой и левой петлями возникает кольцевой анастомоз. Он формируется за счет двух поперечных канальцев, один из которых соединяет концы дорзальных каналов до вхождения в вертикальную петлю; второй каналец соединяет начальные отрезки вентральных сосудов в момент их выхождения из петли. Подобную картину можно встретить у *Mathevotaenia symmetrica* и *Oochoristica whitentoni* (рис. 44).

Характер взаиморасположения выделительных сосудов в сколексе обладает большим разнообразием. Отметим основные модификации.

а) В сколексе *Ctenotaenia avicola* позади нервной комиссуры имеется также второй кольцевой анастомоз.

б) У *Aporina dalafondi* (по данным Hussey, 1941) все четыре канала сливаются позади присосок, затем вновь расходятся и у передней поверхности сколекса образуют анастомозирующие петли.

в) У *Oochoristica trachysauri* близ вершины сколекса дорзальный сосуд каждой стороны, образуя в вертикальной плоскости петлю, переходит в соответствующий вентральный. Обе петли соединяются между собой горизонтальным поперечным каналом.

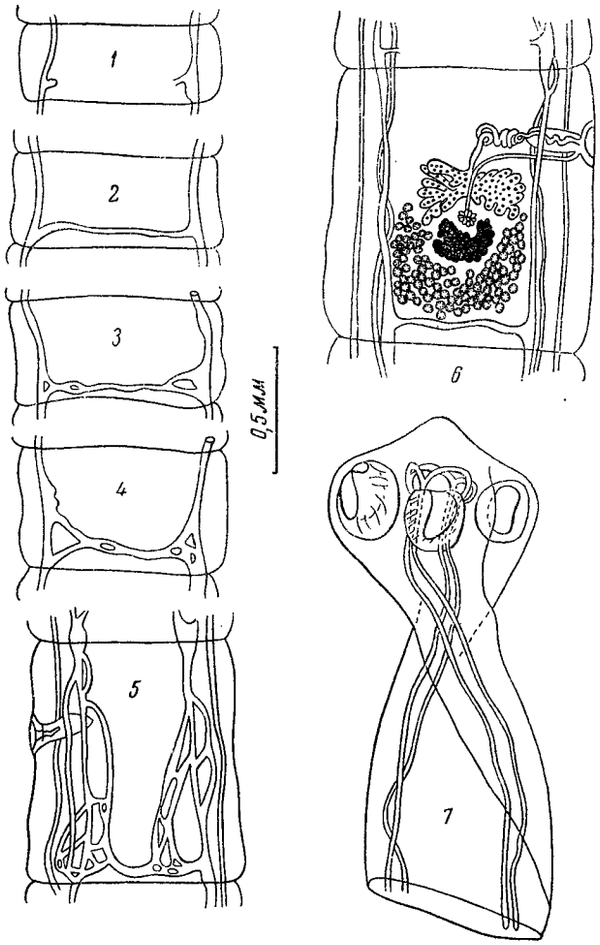
г) У *Bertiella plastica* из кишечника летающего маки в пространстве между присосками дорзальный и вентральный сосуды данной стороны сливаются между собой. Возникающий при этом общий канал направляется кпереди и затем, образуя поперечную петлю, сливается с аналогичным общим каналом противоположной стороны. У другого паразита летающего маки — *Bertiella elongata*, по Буркену (Bourquin, 1905), от апикальной петли в ткань сколекса отходит 1—2 слепых дивертикула.

д) У *Cittotaenia* описан обратный порядок слияния: впереди нервного ганглия сначала два дорзальных, а затем два вентральных канала сливаются между собой. Возникшие при этом общие каналы (дорзальный и

вентральный) сливаются у переднего конца сколекса, образуя петлю, расположенную в вертикальной (медианной) плоскости.

е) У форм с большим количеством продольных выделительных сосудов в сколексе зачастую образуется сложно переплетающаяся сеть анастомозирующих канальцев. Таковы *Anoplocephala perfoliata* из подсем. *Anoplocephalinae* и *Skrjabinotaenia lobata* (рис. 45) из сем. *Catenotaeniidae* и др.

В районе шейки и начальных отделов стробилы большинства видов вентральные и дорзальные сосуды по ширине приблизительно равны.



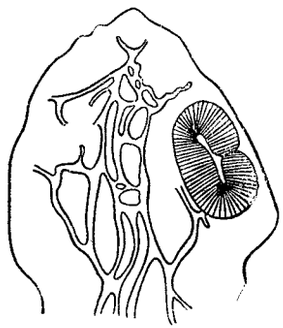
44. Oochoristica whitentoni Steelman, 1939

1—5 — последовательные этапы развития сосудов выделительной системы; *6* — гермафродитный членик; *7* — сколекс с шейкой (по Стилмэну, 1939)

Следуя кзади, вентральные сосуды постепенно расширяются, а дорзальные суживаются. В последнем членике комплектной стробилы, еще не отторгавшей зрелых члеников, обе пары сосудов сходятся по средней линии, образуя непарный короткий канал, оканчивающийся терминальной экскреторной порой. Непарный канал может иметь расширение. Перед слиянием вентральные сосуды обычно имеют некоторое количество анастомозирующих коллатералей. У паразита грызунов цестоды рода *Ctenotaenia* имеется густая сеть анастомозов, охватывающих несколько последних члеников, хотя предшествующие участки той же стробилы имеют лишь обычные две пары латеральных стволов, из которых вентральные соединяются в задней части каждого членика одним поперечным каналом.

Такая двупарная схема построения экскреторной системы наиболее распространена среди всех подотрядов цепней (*Cyclophyllidea*). Она является доминирующей также и у всех четырех семейств изучаемой нами группы, но подвержена следующим видоизменениям.

1. У ряда авителлинид (род *Avitellina*), линстовиид (род *Oochoristica*) и некоторых аноплоцефалид дорзальные каналы частично или полностью редуцируются. У одних видов авителлин дорзальные каналы еще могут быть прослежены на некотором протяжении позади шейки (*A. centripunctata*), у других (*Avitellina monardi*, *A. edi fontaineus*) они совершенно не обнаружены.



45. Система экскреторных сосудов сколекса *Skrjabinotaenia lobata* (Baer, 1925) на продольном срезе (по Бэру, 1925)

Процесс редукции проявляется не только в уменьшении размеров дорзального канала, но и в недоразвитии его нефроцитов, которые, по данным Гаф (1911), у авителлин не достигают состояния клетки с ресничным пламенем. Даже в том случае, когда дорзальные сосуды достигают заднего конца стробилы, они сильно отстают в развитии от вентральных не только по размерам, но также по развитию боковых ветвей и поперечных анастомозов. Наличие поперечных каналов у вентральных стволов является правилом, тогда как у дорзальных они имеются лишь у отдельных видов и обладают ничтожными размерами.

Правильные поперечные каналы, аналогичные таковым вентральных сосудов, можно встретить у дорзальных сосудов некоторых авителлинид, например у *Thysanosoma actinioides* и линстовиид (*Oochoristica fuhrmanni*). В редких случаях имеются связующие каналы также между вентральными и дорзальными каналами.

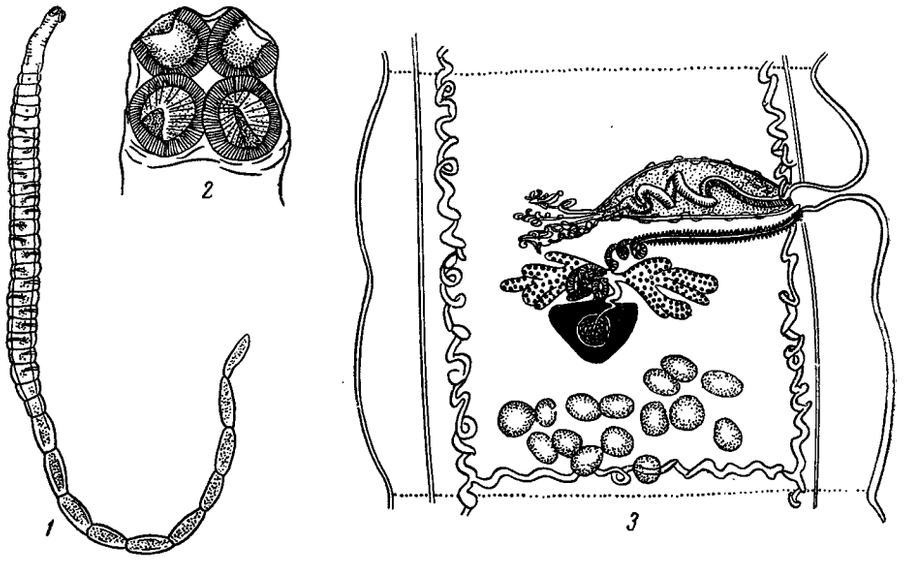
2. Поперечные каналы вентральных сосудов линстовиид подвержены, в свою очередь, значительным модификациям.

а) Они могут принимать вид неправильной спирали. У *Oochoristica lygosomae* (рис. 46) не только поперечные каналы, но и продольные имеют спиральный ход, что, повидимому, вызвано сокращением мускулатуры стробилы. У других видов цестод мы неоднократно наблюдали свертывание в спираль и волнообразные изгибы в сократившихся отделах и прямолинейный ход сосудов в растянутых участках одной и той же стробилы.

б) В молодых участках тела *Oochoristica whitentoni* на месте будущих поперечных каналов заметны лишь слепые дивертикулы, отходящие от внутренней стенки продольных сосудов навстречу друг другу. В развитых участках той же стробилы наблюдается слияние их медиальных концов с образованием сплошной поперечной трубки (рис. 44).

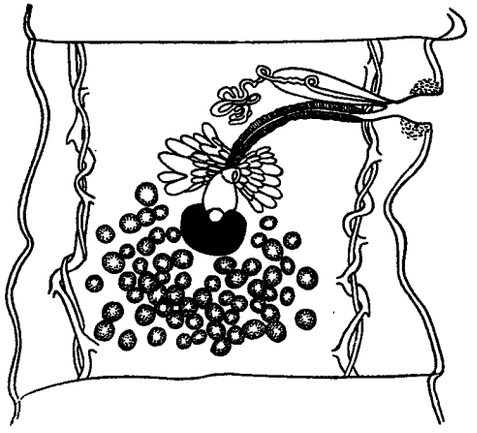
в) В задней части развитых члеников *O. whitentoni* и ряда других видов того же рода поперечный канал имеет одну или несколько коллатералей. Последние могут многократно анастомозировать. Число коллатералей и их анастомозов увеличивается с возрастом члеников. Коллатерали

поперечных каналов свойственны также представителям сем. *Avitellinidae* (*Stilesia globipunctata*, *S. hepatica*).



46. Oochoristica lygosomae Burt, 193

1 — общий вид цестоды; *2* — сколекс; *3* — гермафродитный членик с извитыми экскреторными сосудами (по Барту, 1933)



47. Гермафродитный членик *Oochoristica lagrangei* Joyeux et Houdemer, 1927 (по Жуайе и Удемеру, 1927)

3. Продольные вентральные каналы в стробиле большинства видов *Oochoristica* дают серию ответвлений второго порядка, которые образуют сеть анастомозов, расположенную вентрально от органов половой системы. В одних случаях эта сеть распространяется на значительные участки стробилы, в других (*Oochoristica hainanensis*) каждый членик имеет свою изолированную сеть анастомозов.

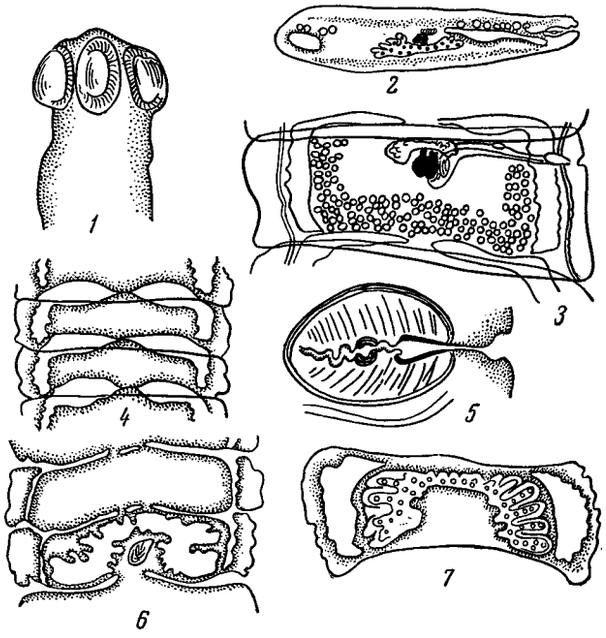
У *Oochoristica juhrmanni*, кроме основного поперечного канала, существует добавочный канал в средней части каждого членика.

4. У *Oochoristica lagrangei* описана совершенно необычайная модификация двупарной системы выделительных каналов: хорошо развитые вентральные сосуды, имеющие боковые ответвления на медиальной и латеральной поверхности, следуют обычным порядком, а узкие неветвящиеся дорзальные пологой спиралью обвиваются вокруг вентральных (рис. 47).

Возникновение подобного видоизменения экскреторной системы трудно объяснимо. *Oochoristica lagrangei* описана Жуайе и Удемером (Joyeux et Houdemer, 1927) по шести экземплярам цепней. Однако повторных находок *O. lagrangei* не было, и тем самым указанная особенность расположения выделительных сосудов линстовиин пока подтверждения не получала.

5. Своеобразные черты строения выделительной системы обнаружены также у *Oochoristica phrynosomatis*, у которой с каждой стороны стробилы имеется продольный сосуд. Последний местами раздваивается и снова сливается в один ствол.

6. Паразит сурков Тянь-Шаня *Paranoplocephala ryjikovi* (*Anoplocephalidae*) имеет обычные две пары продольных сосудов, из которых вентральные соединены хорошо развитыми анастомозами в каудальной части каждого членика. На уровне отхождения поперечного канала с наружной стороны вентрального сосуда имеется небольшой дивертикул, который направляется латерально и проходит под дорзальным сосудом, пролегающим снаружи от вентрального. Не дойдя до главного нерва, отросток загибается в дорзальную сторону и оканчивается слепо на значительном расстоянии от дорзальной мышечной стенки.



48. Hemiparonia merotomocheta Woodland, 1930

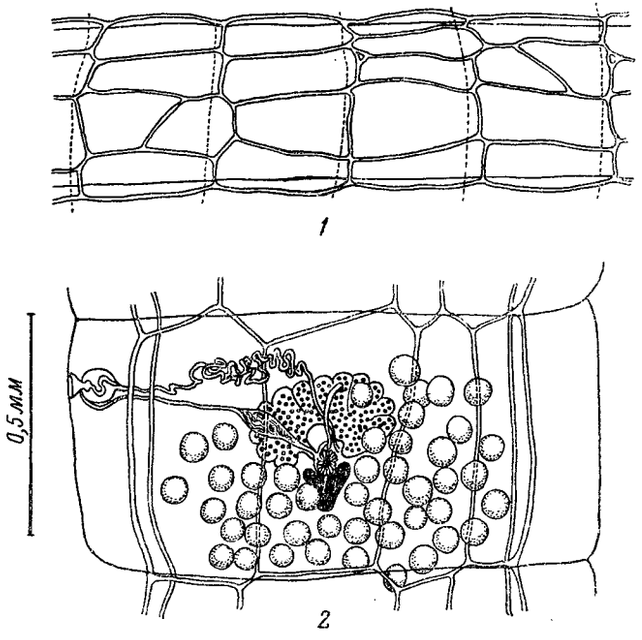
1 — сколекс; *2* — поперечный срез гермафродитного членика; *3* — гермафродитный членик; *4* — горизонтальный (параллельно вентральной поверхности тела) разрез участка стробилы на уровне выделительных каналов; *5* — разрез бурсы цирруса; *6—7* — горизонтальный разрез зрелых члеников (по Вудлэнду, 1930)

7. В районе отхождения поперечных каналов ствол вентральных сосудов некоторых представителей *Anoplocephalinae* и *Linstowiinae* ампулообразно расширяется. С вентральной стенки ампулы в просвет сосуда свешивается подвижная пластинка или складка, выполняющая роль клапана, препятствующего обратному току жидкости. При движении жидкости в каудальном направлении пластинка отгибается в просвет сосуда, обеспечивая беспрепятственный проход. При возникновении обратного тока пластинка клапана прислоняется к наружной стенке сосуда, перегораживая его просвет.

Среди линстовиид наличие клапана установлено лишь у одного вида цестод виверрид—*Mathevotaenia herpestis*.

В наиболее отчетливой форме формирование ампул и клапанов выражено у аноплоцефалид родов *Paronia* и *Hemiparonia*, паразитирующих в кишечнике птиц. У *Hemiparonia* ампулы очень сильно разрастаются, включая в себя значительную часть поперечного канала. Заслонка клапана у нее не обнаружена, но у *Hemiparonia merotomocheta* Вудлэнд (Woodland, 1930) отмечает чрезвычайно странное явление,

существование которого вызывает сомнение. По Вудлэнду (рис. 48), у этой цестоды ствол вентрального канала прерывается в задней части каждого членика, оканчиваясь слепо. В передний конец каждого слепого отрезка вливается расширенный латеральный участок поперечного канала. При этом правая часть выделительной системы не имеет сообщения с левой. Таким образом, экскреторная система каждого гермафродитного членика не имеет связи с внешней средой (что кажется мало вероятным), и содержимое каналов изливается наружу лишь к моменту отторжения последних члеников. Можно думать, что заслонку клапана, преграждающую непрерывный ход канала, Вудлэнд принял за сплошную стенку. В пользу нашего предположения говорит факт слияния поперечного канала с отрезком продольного канала не данного, но позади лежащего сегмента.



49. Oschmarenia oklahomensis (Peery, 1939) n. comb.

1 — экскреторная система с множественными продольными стволами; *2* — гермафродитный членик (по Пири, 1939)

Взаиморасположение дорзальных и вентральных сосудов относительно постоянно у данного вида, но изменчиво в границах более крупных систематических единиц. В одних случаях дорзальные сосуды лежат над вентральными, в других — латерально, в третьих — медиально от них. Соотношение всех трех типов может быть встречено в каждом семействе аноплоцефалоидей.

Наряду с только что описанным двупарным типом строения выделительной системы, в пределах каждого семейства можно встретить иной тип строения, характеризующийся множественностью продольных стволов. В пределах сем. *Anoplocephalidae* множественные продольные сосуды встречаются у *Anoplocephala*, *Progamotaenia* и *Mosgovoyia* (подсем. *Anoplocephalinae*). Их можно видеть также и у представителей сем. *Linstowiidae* (*Oschmarenia genettae*, *O. oklahomensis* и др.) (рис. 49).

В большинстве случаев дополнительные продольные сосуды располагаются кнутри от главных вентральных сосудов и соединяются с ними и между собой общей поперечной системой анастомозов, которую, повидимому, можно считать аналогом поперечного канала, соединяющего вентральные каналы. Однако у *Progamotaenia zschokkei* поперечные анастомозы образуют лишь вентральные и дорзальные каналы, а дополнительная третья пара сосудов, которая находится кнутри от вентральных, лишена поперечных анастомозов.

Значение продольных каналов *Anoplocephala magna* не расшифровано. Если у *Mosgovoyia*, *Catenotaenia* и у только что перечисленных линстовиид дополнительные каналы залегают вентрально от органов половой системы, то у *A. magna* они пронизывают мозговую паренхиму в различных направлениях на разных горизонтальных уровнях.

6. Нервная система

Нервная система аноплоцефалид, как и у прочих цепней, состоит из парного головного ганглия и десяти продольных стволов, следующих кзади через всю стробилу. В каждом членике продольные стволы соединяются между собой поперечными комиссурами, которые вместе составляют сплошное кольцо.

От головного ганглия, от продольных стволов и от кольцевых комиссур к органам и к покровам тела отходят нервные веточки. В районе пересечения продольных стволов с кольцевыми, а также у места отхождения крупных веточек имеются скопления ганглионарных клеток.

Характер расположения основных нервных стволов описан в разделе, посвященном антимерии.

7. Половая система

1) Общие замечания

Представители интересующей нас группы цепней все, без исключения, гермафродиты. В каждом членике стробилы может быть или один или два набора мужских и соответствующее количество комплектов женских половых органов. В типичных случаях половой аппарат одинарный. Однако в трех (из четырех) семействах надсем. *Anoplocephaloidea* существует некоторое количество видов с парным половым аппаратом.

Среди линстовиид удвоение полового аппарата зарегистрировано лишь для одного вида—*Pancerina varani*. У аноплоцефалид это явление получило широкое распространение. Оно возникало независимо у форм с трубчатой и сетчатой маткой. К числу первых относятся *Paronia*, *Progamotaenia*, *Triplotaenia* и многие другие; к числу вторых — *Moniezia* и *Diandrya*. В семействе *Avitellinidae* одна лишь *Thysanosoma actinioides* обладает парным половым аппаратом.

Среди представителей *Inermicapsiferinae*, *Catenotaeniidae*, *Avitellininae*, и *Thysanieziinae* обладателей парного полового аппарата не найдено, если не считать случаи тератологии.

Независимо от парности полового аппарата, последний сегмент комплектной стробилы может не иметь половых желез, а у некоторых видов рода *Anoplocephala*, в частности у *A. gigantea*, значительная часть проглоттид остается стерильной.

Льюис (Lewis, 1914) при описании *Cittotaenia villosa* (= *Triplotaenia villosa*) отмечает, что в изученном им материале значительное число стробил *C. villosa* было полностью стерильно, хотя по внешнему виду эти стробилы не отличались от нормальных, у которых несколько последних члеников также не имели половых органов.

Станкэрд (Stankard, 1926) подметил следующую закономерность в развитии половой системы *A. gigantea*. В молодом возрасте цестоды (imago) позади сколекса образуются только стерильные сегменты, затем начинают формироваться группы нормально развитых гермафродитных члеников. Их процент постепенно нарастает, но по мере старения организма способность к воспроизведению потомства начинает затухать, от зоны проли-

ферации вновь отделяются стерильные сегменты, их удельный вес постепенно увеличивается. В конце имагинального развития цестоды образуются лишь бесполые членики.

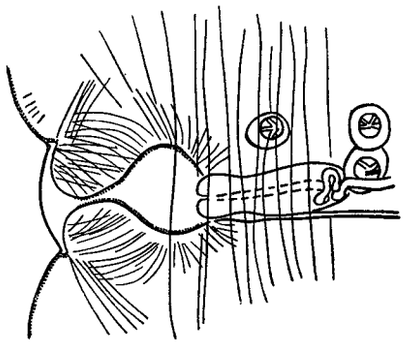
У *Anoplocephala perfoliata* на материале от лошадей европейской части Союза мы также могли констатировать возникновение стерильных члеников.

Мужской и женский половые аппараты анатомически вполне самостоятельны, лишь половые отверстия — мужские и женские — открываются в общую полость — половой атриум, который является гермафродитным образованием.

2) Половая клоака

Половая клоака, или половой атриум (atrium genitalae) представляет небольшую полость, сообщающуюся с внешней средой.

Описание половой клоаки удобнее производить по членикам с втянутым циррусом. В большинстве случаев она имеет грушевидную или цилиндрическую форму или форму короткого канала, просвет которого может замыкаться. У многих видов замыкается лишь наружное отверстие клоаки, а в глубине ее остается колбообразная полость.



50. Расположение мышечных волокон у половой клоаки *Oochoristica agamae* = *O. truncata* (Krabbe, 1879)
(по Дольфю, 1932)

Мы различаем дно половой клоаки (fundus), стенки и наружное отверстие (apertura externa), которое обычно именуется просто половым отверстием или половой порой. Последние термины неудобны тем, что многие авторы ими обозначают также мужское и женское половые отверстия, которые представляют совершенно самостоятельные детали анатомии цестоды и скрыты в глубине клоаки. Более того, у *Aporina* вульва и мужское половое отверстие существуют и в тех сегментах, где наружное отверстие клоаки отсутствует.

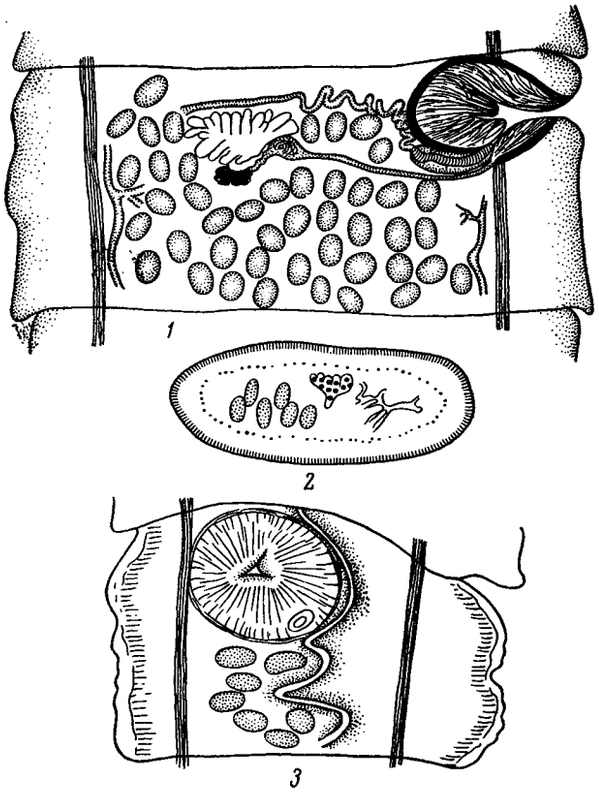
Изнутри клоака выстлана кутикулой, которая сообщается с кутикулой, покрывающей поверхность тела. У некоторых форм поверхность кутикулы клоаки покрыта шипиками или щетинками.

Если половой атриум хорошо развит, он обладает сильной мускулатурой, волокна которой имеют различное направление. Вокруг наружного отверстия атриума многих видов рода *Oochoristica* залегает скопление мышечных волокон. От грушевидного расширения в медиальной половине органа отходят в различных направлениях радиальные волокна, из которых наружные направляются латерально и фиксируются к кутикуле вокруг отверстия клоаки. Средние волокна отходят почти перпендикулярно от стенки клоаки и теряются в корковой паренхиме, а самые внутренние следуют в медиальном направлении (рис. 50).

Необычайно мощного развития половой атриум достиг у *Atriotaenia sandgroundi* (подсем. *Linstowiinae*), у которой он имеет вид объемистого присоскообразного органа с толстыми мускулистыми стенками и по размерам в несколько раз превосходит бурсу цирруса, которая в качестве небольшого придатка приютилась у задней стенки клоаки. Повидимому, у *Atriotaenia* половой атриум выполняет также роль половой присоски (рис. 51).

Половой атриум цестод сем. *Catenotaeniidae* выражен слабо. Так, у рода *Skrjabinotaenia* он имеет вид небольшой ямки. Наоборот, у аноплоцефалин от млекопитающих он выражен отчетливо и снабжен мощной мускулатурой.

Очень сильной мускулатурой обладает клоака *Paranoplocephala ryjikovi*. Дно клоаки этого вида образует мускулистое куполообразное



51. Atriotaenia (*A.*) *sandgroundi* (Baer, 1935)

1 — горизонтальный срез гермафродитного членика; *2* — поперечный разрез гермафродитного членика; *3* — сагиттальный разрез такого же членика по линии прохождения порального выделительного канала и половой клоаки
(по Сэндграунду, 1926)

вздутие. Отверстие бурсы цирруса не имеет прямого выхода в полость клоаки, но сообщается с последней посредством узкого просвета, прободающего толщу фундального вздутия. Если циррус втянут, просвет отверстия замыкается. Таким образом, мускулатура фундального вздутия выполняет роль сфинктера, замыкающего мужское отверстие. Наличие сильной мускулатуры обеспечивает способность половой клоаки выворачиваться с образованием полового сосочка. В связи с этим половой сосочек *P. ryjikovi* и других аноплоцефалид представляет лишь временное образование, появляющееся у половозрелых члеников и отсутствующее у молодых, еще не имеющих развитых половых желез.

У некоторых видов сильно развитая бурса цирруса надавливает на край членика, образуя возвышение даже в том случае, когда клоака втянута Такое возвышение мы предпочитаем называть половым бугорком (colliculus genitalae) в отличие от полового сосочка (papilla genitalae), возникающего при выворачивании клоаки. Установление этого различия необходимо потому, что половой сосочек аноплоцефалид может располагаться не на ровной поверхности тела, но на половом бугорке. Тот и другой имеют значение при диагностике цестодозов по отторгнутым членикам и фрагментам стробилы.

Изучая строение *Ctenotaenia citelli*, мы пришли к убеждению, что половой атриум аноплоцефалид нельзя рассматривать, как углубление на поверхности членика. Такое представление можно получить при чтении большинства работ по анатомии аноплоцефалид. Напротив, половая клоака имеет значение самостоятельного органа, который развивается из особого скопления клеток, связанного с зачатком половых протоков. Первоначально образуется шаровидное скопление эмбриональных клеток, лежащих у дистального конца зачатка бурсы, под кожными покровами членика. Скопление быстро разрастается, внутри него образуется полость, и зачаток приобретает форму полого шара, лежащего у края членика под покровами тела. Дно шара уплощается или вдается внутрь; в нем развивается канал бурсы и женское половое отверстие, и лишь когда клоака вполне сформирована, устанавливается связь с внешней средой путем образования наружного отверстия.

Положение половой клоаки имеет таксономическое значение. У разных видов оно различно. В большинстве случаев клоака располагается маргинально, на самом боковом краю членика, реже— субмаргинально, т. е. слегка смещена в дорзальную или вентральную сторону.

У подавляющего большинства *Anoplocephalinae* половой атриум лежит на одной поперечной линии с центральным резервуаром яичника. Напротив, у *Linstowiinae* он то более, то менее сдвинут кпереди и у *Cycloskrjabinia taborensis* находится возле переднего угла членика, тогда как женские железы занимают среднюю часть длины последнего. Чаще всего половая клоака линстовиин локализуется в передней или средней трети длины бокового края проглоттид. Но у некоторых представителей сем. *Anoplocephalidae* и подсем. *Inermicapsiferinae* она находится в задней трети бокового края (*Andrya*, *Diandrya* и др.).

3) Мужская половая система

Мужская половая система слагается из мужских половых желез — семенников (testes), семевыносящих канальцев (vasa efferentia), семепровода (vas deferens) и мужского копулятивного аппарата, состоящего из мышечной сумки (bursa cirri), которая содержит способный выворачиваться циррус (cirrus). У некоторых форм (*Andrya*, *Diandrya*) имеется обособленная простатическая железа (glandula prostata), снабженная самостоятельным протоком, впадающим в семепровод.

А. Семенники

а) Строение семенников. Каждый отдельно взятый семенник представляет собой семенной фолликул, почти целиком заполненный герминативной тканью. В ней формируются сперматозоиды, состоящие из овальной головки, которая включает ядро, и длинного плазматического хвостового придатка. С поверхности семенник имеет тонкую мембрану, отделяющую его от окружающей паренхимы. У некоторых

аноплоцефалид, в частности у *Aprostatandrya*, каждый семенник состоит из нескольких семенных фолликулов, одетых общей мембраной.

Размеры семенных фолликулов зависят от возраста членика, от видовой принадлежности паразита, подвержены изменчивости в пределах данного организма и мало зависят от размеров членика и стробилы в целом.

Ранний зачаток семенника представляет клеточное скопление диаметром в несколько микронов. Зрелые фолликулы обычно имеют 0,05—0,1 мм в диаметре. Наиболее мелкие семенники отмечены у паразита южноамериканских попугаев *Paronia ambigua*, диаметр семенников которой (по Бэру, 1927а) составляет всего 0,006 мм; паразит африканских грызунов *Fuhrmannella transvaalensis*,по данным Бэра (1927а),имеет семенники по 0,008 мм в диаметре. Однако нам кажется мало вероятным существование аноплоцефалид, стробила которых имела бы около сантиметра ширины, а зрелые семенники измерялись бы единицами микронов. Повидимому, Бэр (1927а) измерил недоразвитые семенники или же эти цифры явились следствием типографской опечатки.

Наиболее крупные семенники (0,160 мм) отмечены у *Paramoniezia psittacea* (сем. *Anoplocephallidae*). Таких же размеров они могут достигать у *Thysaniezia giardi* (сем. *Avitellinidae*), а также у некоторых матевотений (*Mathevotaenia ichneumontis*). Таким образом, средние и максимальные размеры семенников для всех трех семейств приблизительно одинаковы.

Размеры семенников данного членика в каждом отдельно взятом случае варьируют обычно без определенного порядка. Однако у *Hemiparonia cacatuae*, по данным Мэплстоуна (Maplestone, 1922), размер семенников постепенно увеличивается по мере удаления от средней линии.

б) Количество семенников. В подавляющем большинстве случаев у аноплоцефалоидей семенники многочисленны. У линстовиид их число обычно выражается десятками, но может варьировать от нескольких единиц (*Linstowia* (*Opossumia*) *bivittata*) до 125—180 (*Oochoristica phrynosomatis*).

У аноплоцефалид семенники еще более многочисленны; в частности, у цестод копытных их число достигает полутысячи и более. Так, у *Anoplocephala magna* имеется 300—500, а у *Moniezia benedini* до 600 семенников в каждом членике.

Совершенно особое место среди аноплоцефалид по числу семенников занимает *Triplotaenia villosa*, обитающая в кишечнике сумчатых. Этот паразит в каждом наборе половых желез имеет всего лишь по одному семеннику.

Среди авителлинид, несмотря на ограниченность видового состава, можно встретить формы с единичными семенниками (род *Avitellina*), наряду с *Thysanosoma actinioides*, у которой в каждом членике содержится 350—400 семенников.

в) Расположение семенников. Расположение семенников у аноплоцефалоидей также демонстрирует значительное разнообразие, однако семенные фолликулы залегают в медуллярной паренхиме и не выходят в зону корковой паренхимы. Как правило, мужские гонады локализуются в дорзальной части мозгового вещества. Они могут распространяться на всю его толщину, но и в этом случае женские половые железы все-таки лежат вентрально от мужских.

Для членов подсем. *Linstowiinae* наиболее типично расположение семенников позади и по бокам от женских половых желез (рис. 52, *1*). У тех видов линстовиин, гермафродитные членики которых вытянуты в продольном направлении (*Oochoristica gracewileyae*), поле, занятое семенниками, имеет более или менее квадратные очертания или вытянуто в длину(рис. 52, *2*).

Если женские гонады сильно приближены к задней стенке сегмента, семенники располагаются преимущественно по сторонам от женских половых желез в две боковые группы, обычно соединенные позади желточника узкой полосой семенников. Семенники *Oochoristica theileri* и *Inermicapsifer settii* (рис. 52, *3*) полностью разделились на две группы. В более резкой форме это выражено у *Oschmarenia incognita*, у которой они широко раздвинуты женскими половыми железами и локализуются в задне-латеральных углах среднего поля. В противоположность этому семенники *Semenoviella amphisbaenae* и *Sobolevina otidis* образуют вокруг женских желез полное кольцо, прерываемое лишь по линии прохождения вагины (рис. 52, *5*, *6*).

У паразита летучих мышей *Cycloskrjabinia taborensis*, отличающейся значительной длиной проглоттид, семенники разделяются на два приблизительно равных поля. Одно из них находится впереди от яичника и от половых придатков, второе занимает обычную позицию позади женских половых желез (рис. 52, *4*).

В большинстве случаев у линстовиин семенники не выходят в стороны из границ среднего поля, однако у *Sobolevina* часть семенников лежит кнаружи от экскреторных сосудов.

В пределах подсем. *Inermicapsiferinae* можно встретить различные виды пространственных взаимоотношений мужских и женских половых желез. Это излагается подробно на стр. 597, и здесь мы можем ограничиться замечанием, что у данной группы гельминтов млекопитающих выхождение семенников в латеральное поле—явление довольно обычное.

Авителлиниды по расположению семенников распределяются на две резко различные группы. Первая группа, включающая подсемейство *Thysanosomatinae*, обладает многочисленными семенниками (до 400 у *Thysanosoma actinioides*), расположенными почти во всю ширину среднего поля. Вторая группа обнимает два подсемейства — *Avitellininae* и *Thysaniezziinae*. Представители этой группы характеризуются положением семенников в боковых участках членика, причем у *Thysaniezzia* они локализуются целиком кнаружи от обоих выделительных сосудов. У *Stilesia hepatica* семенники немногочисленны и располагаются кнутри и дорзально от вентральных и кнаружи от дорзальных выделительных сосудов. У *Avitellina* с правой и левой стороны семенники находятся частью кнутри и частью кнаружи от вентральных сосудов (рис. 53).

Для аноплоцефалид характерно положение семенников в среднем поле. В разных родах сем. *Anoplocephalidae* у отдельных видов можно подметить выхождение семенников за линии экскреторных сосудов, но при этом основная масса мужских гонад концентрируется в среднем поле; кроме того, отмеченные факты носят разрозненный и в значительной мере случайный характер.

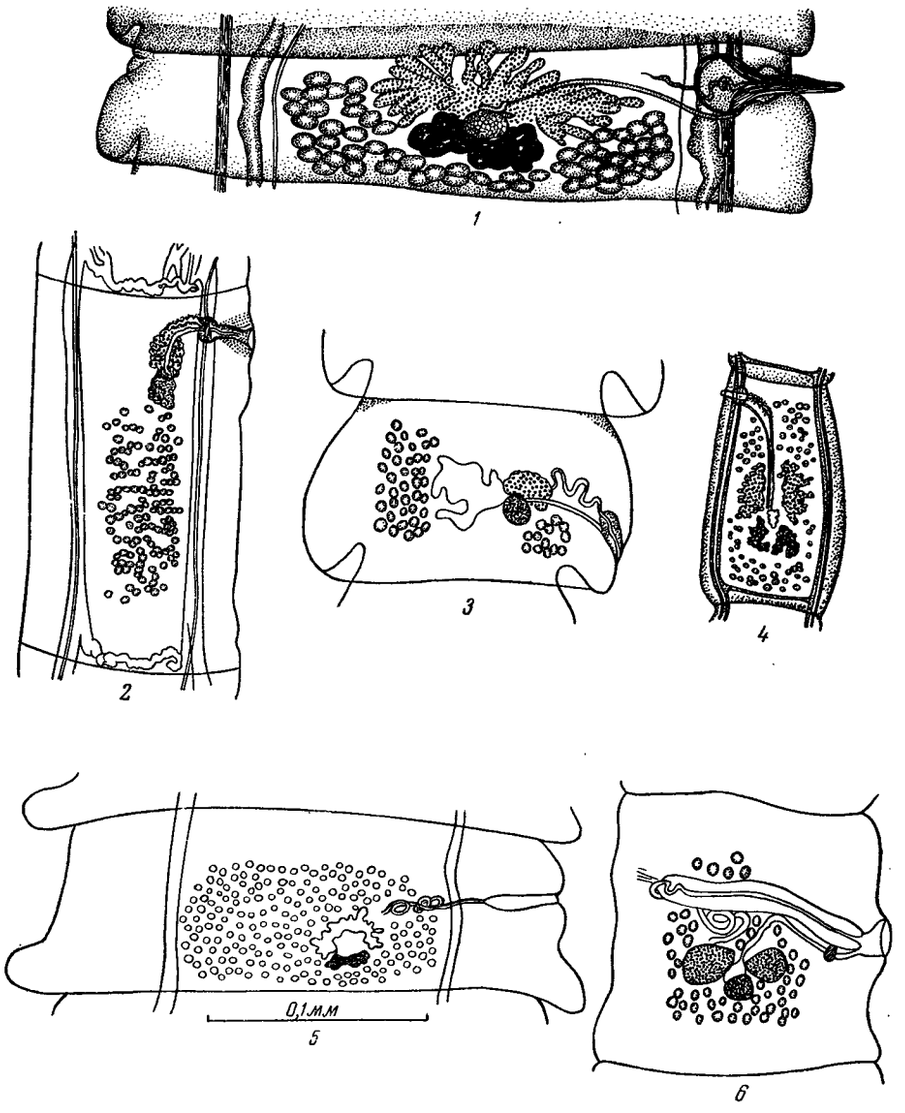
Для аноплоцефалид с непарным половым аппаратом в отношении женских половых желез семенники располагаются в следующих вариантах.

1. Позади и по сторонам от женских половых желез — у *Monoecocestus* (рис. 54, *1*), *Aporina* и др., причем у *Aporina* они могут распределяться на две латеральные группы, а у *Hemiparonia merotomocheta* семенники в каждом членике описывают три стороны прямоугольника, располагаясь широкой полосой вдоль задней и боковых границ среднего поля (рис. 48).

2. Апорально от женских желез — у *Paranoplocephala* (рис. 54, *2*).

3. Вдоль передней границы среднего поля, впереди от матки и от женских половых желез у *Bertiella* (рис. 54, *3*).

4. У *Andrya* и *Aprostatandrya* можно встретить переходные типы расположения семенников. Так, у *Andrya montana* они могут лежать или апорально, или впереди и апорально от желез женского комплекса. У *Aprostatandrya africana* семенники локализуются позади и апорально от последних, у *A. sciuri* — впереди желез женского комплекса (рис. 54, *4*).

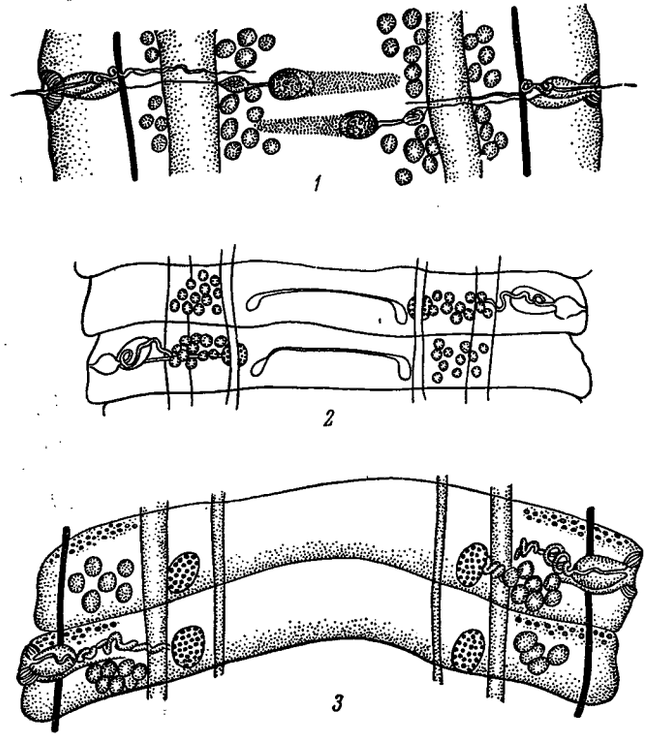


52. Типы расположения семенников линстовиид с непарным половым аппаратом
1 — *Mathevotaenia skrjabini* Spassky, 1949 (оригинал); *2* — *Oochoristica gracewileyae* Loewen, 1940 (по Левену, 1940); *3* — *Inermicapsifer settii* Janicki, 1910 (по Бэру, 1927); *4* — *Cycloskrjabinia taborensis* (Loewen, 1934) n. comb. (по Левену, 1934); *5* — *Sobolevina otidis* (Meggitt, 1927) n. comb. (по Меггиту, 1927); *6* — *Semenoviella amphisbaenae* (Rud., 1819) n. comb. (по Бэру, 1927)

У всех аноплоцефалоидей с непарным половым аппаратом апоральная группа семенников обычно более многочисленна, чем поральная, которая нередко отсутствует. Это особенно резко проявляется у видов, женские гонады которых сильно сдвинуты в поральную сторону.

В виде исключения укажем на *Monoecocestus americana*, апоральная группа семенников которого меньше поральной, и *Triplotaenia mirabilis* с единственным (в данном комплекте половых желез) семенником, лежащим порально от яичника.

У цестод, яичник которых находится строго по средней линии, поральная группа все-таки меньше апоральной, так как область распространения семенников здесь ограничена линией прохождения половых протоков.



53. Типы расположения семенников авителлинид с непарным половым аппаратом

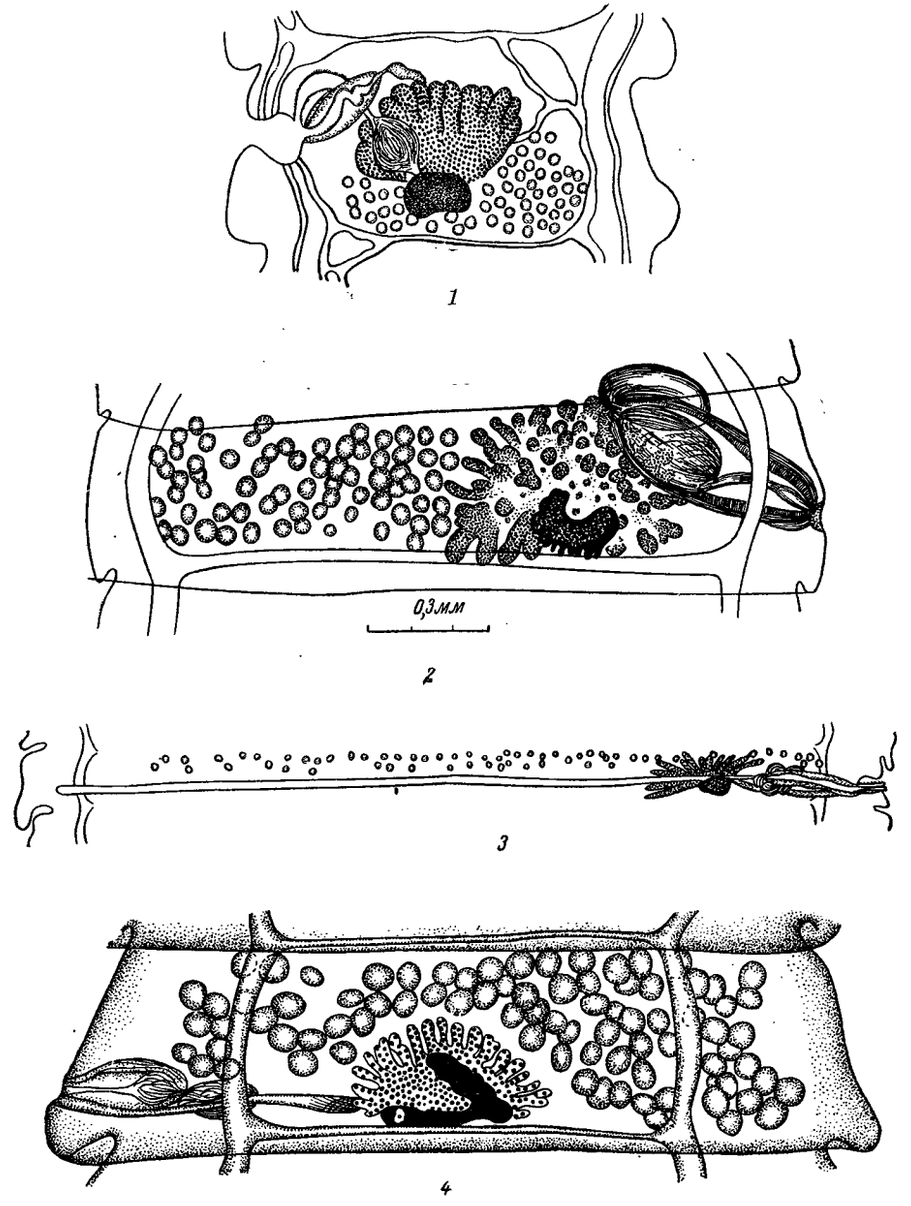
1 — *Avitellina centripunctata* (Rivolta, 1874) (оригинал); *2* — *Stilesia hepatica* Wollfhügel, 1903 (по Бэру, 1927); *3* — *Stilesia vittata* Railliet, 1896 (оригинал)

Это особенно наглядно проявляется у *Thysaniezia giardi*, семенники которой находятся за пределами среднего поля, а женские гонады — кнутри от экскреторных сосудов и, следовательно, механически влиять на расположение семенников не могут.

Типы расположения мужских половых желез аноплоцефалид с парным половым аппаратом соответствуют рассмотренным типам расположения семенников аноплоцефалид с непарным комплектом мужских и женских половых органов в членике.

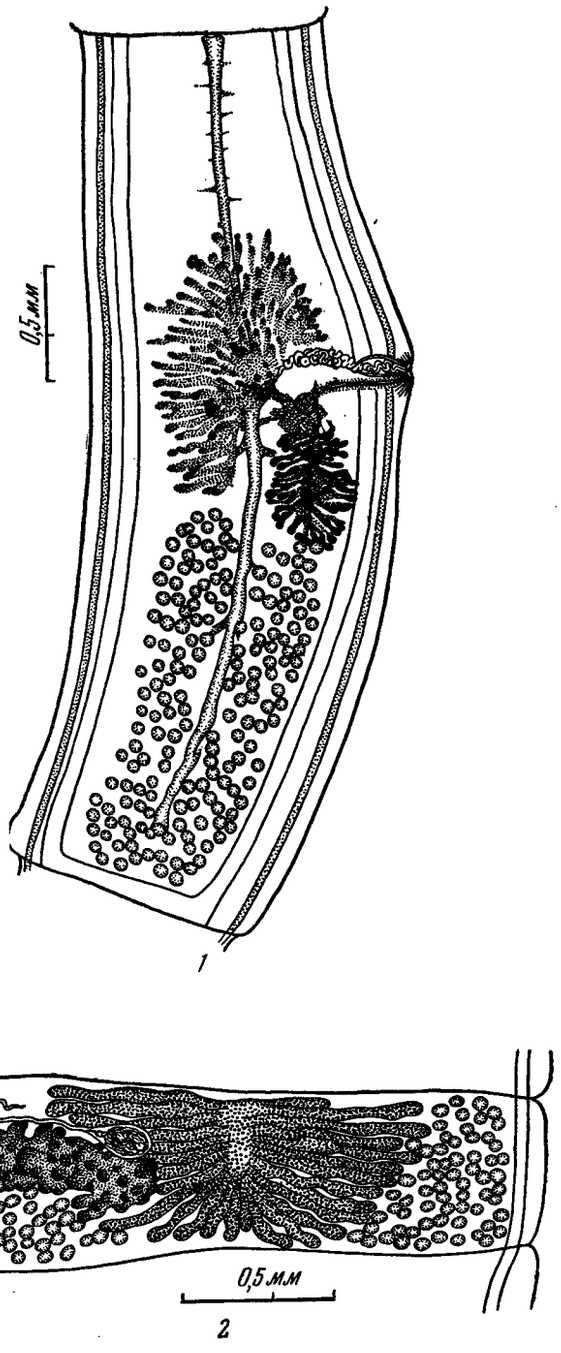
1. У *Mosgovoyia pectinata* семенники лежат в задней половине среднего поля, позади и по сторонам от женских желез, подобно видам рода *Schizorchis*.

2. У *Ctenotaenia marmotae*, *C. variabilis*, *C. citelli* все они локализуются в пространстве между двумя яичниками. Порально от последних семенники



54. Типы расположения семенников аноплоцефалид с непарным половым аппаратом

1 — *Monoecocestus anoplocephaloides* (Douthitt, 1915), (по Бэру, 1927); *2* — *Paranoplocephala transversaria* (Krabbe, 1879) (оригинал); *3* — *Bertiella plastica* (Stuiter, 1896) (по Бэру, 1927); *4* — *Aprostatandrya* (*A*) *sciuri* (Rausch, 1947) n. comb. (по Раушу, 1947)



55. Типы расположения семенников катенотениид

1 — *Catenotaenia dendritica* (Goeze, 1782); *2*— *Skrjabinotaenia lobata* (Baer, 1925) n. comb. (оригинал)

отсутствуют. Такое положение семенников можно мысленно получить путем удвоения полового аппарата *Paranoplocephala*.

3. У *Progamotaenia* семенники локализуются впереди желез женского комплекса, как это было отмечено для *Bertiella*.

4. У *Diandrya* семенники распределяются впереди и медиально от яичников, повторяя схему расположения половых желез *Andrya*.

5. У родов *Paronia* и *Moniezia* семенники могут занимать все среднее поле, окружая женские железы со всех четырех сторон.

По отношению к молодой матке расположение семенников может давать различные комбинации, но более или менее постоянно для данного вида. Например, у *Mosgovoyia pectinata* все семенные фолликулы локализуются позади матки, а у рода *Progamotaenia* все они лежат впереди маточной трубки.

Весьма своеобразно положение семенников у рода *Fuhrmannella*, у которого матка образует вокруг половых желез подобие корзины, открытой сзади.

В случае парности полового аппарата правая и левая группы семенников могут оставаться изолированными друг от друга или же сливаться в одно сплошное поле. У *Progamotaenia diaphana*, *P. zschokkei* обе группы отчетливо разграничены, тогда как у большинства видов рода *Ctenotaenia* наблюдается сплошное поле семенников. У *Mosgovoyia pectinata* слияние групп семенников, повидимому, дополняется слиянием ветвей семепровода в одну (?) поперечную трубку.

Семенные фолликулы рода *Moniezia*, как правило, занимают одно непрерывное поле, однако у *M. expansa* и *M. benedeni* очень часто правая и левая группы разъединены (рис. 56). Это наблюдается или только в некоторой части члеников или на протяжении всей стробилы. Экземпляры с раздельным положением семенников ошибочно относились к особым видам мониезий (*M. trigonophora*, *M. triangularis*).

6. В случае, если членики очень короткие и слой мозговой паренхимы достаточно толстый (род *Anoplocephala*), семенники тянутся поперечной полосой вдоль дорзальной стенки тела, над женскими половыми железами и дорзально от матки.

Если членики очень плоские, то семенники располагаются в один слой, и в районе залегания женских гонад семенники обычно отсутствуют (*Moniezia*). Если же толщина медуллярной паренхимы значительно превосходит диаметр развитых семенников, последние могут располагаться в несколько этажей, что необходимо учитывать при подсчете семенников на тотальном препарате. Так, например, у *Bertiella plastica* они могут залегать в 6—7 слоев.

В ходе индивидуального развития положение семенников в членике изменяется мало. Как правило, каждый фолликул вызревает в том участке сегмента, где он образовался. Зачатки фолликулов лежат обычно на некотором расстоянии друг от друга, но при разрастании они могут смыкаться, иногда сильно сдавливая и деформируя друг друга. Деформация усугубляется при сокращении мускулатуры стробилы.

Развивающаяся матка оттесняет деградирующие остатки семенников в ту или иную сторону: у *Mosgovoyia pectinata* — кзади, у *Bertiella*— кпереди, и т. д.

Б. Семевыносящие канальцы

Семевыносящие канальцы (vasa efferentia) имеют вид капиллярных трубочек, которые обычно, сливаясь друг с другом, образуют древовидную разветвленную фигуру (*Moniezia benedeni*) или сложную сеть

анастомозов (*Hemiparonia cacatuae*). Собирательные трубочки при слиянии образуют общий канал — семепровод (vas deferens).

Весьма своеобразное строение мужские половые протоки имеют у *Mosgovoyia pectinata*. Этот банальный паразит зайцев обладает парным половым аппаратом: имеются две бурсы цирруса, два семепровода, но одно сплошное поле семенников, расположенных у задней границы членика. Каждый семепровод образуется при слиянии двух поперечных ветвей, выполняющих роль собирательных трубочек. Поральная ветвь обслуживает группу семенников, залегающих кнаружи от женских половых желез. Медиальная (апоральная) ветвь следует от семенников, находящихся в пространстве между двумя комплектами женских половых желез. По средней линии эта медиальная ветвь, повидимому, непосредственно переходит в одноименную ветвь семепровода противоположной стороны.

Таким образом, правый и левый комплекты мужской системы неразрывно связаны между собой. Семенники *M. pectinata* сидят почти вплотную к собирательному каналу, окружая его как семена в початке кукурузы, причем семевыносящие канальцы очень коротки и каждый каналец самостоятельно вливается в поперечную ветвь семепровода.

Не менее характерно положение мужских половых протоков у *Stilesia* (сем. *Avitellinidae*), семенники которой локализуются в боковых частях членика, кнаружи от дорзальных выделительных сосудов. От каждой группы семенников в медиальном направлении отходит собирательный каналец. Он пересекает сверху дорзальный экскреторный сосуд, тянется вдоль дорзальной стенки членика к средней линии, где сливается с одноименным канальцем противоположной стороны. Отсюда начинается семепровод, который следует в поральном направлении и проходит между экскреторными сосудами. Описав несколько петель и извилин, он, наконец, подходит к бурсе цирруса.

Почти такой же путь проходят выводные протоки у *Thysaniezia*. Собирательные каналы могут давать анастомозирующие коллатерали.

В. Семепровод

Семепровод (vas deferens) у всех аноплоцефалоидей может быть разбит на два основных отдела:

а) до проникновения в бурсу цирруса — пребурсальный отдел;

б) после проникновения в бурсу цирруса — интрабурсальный отдел.

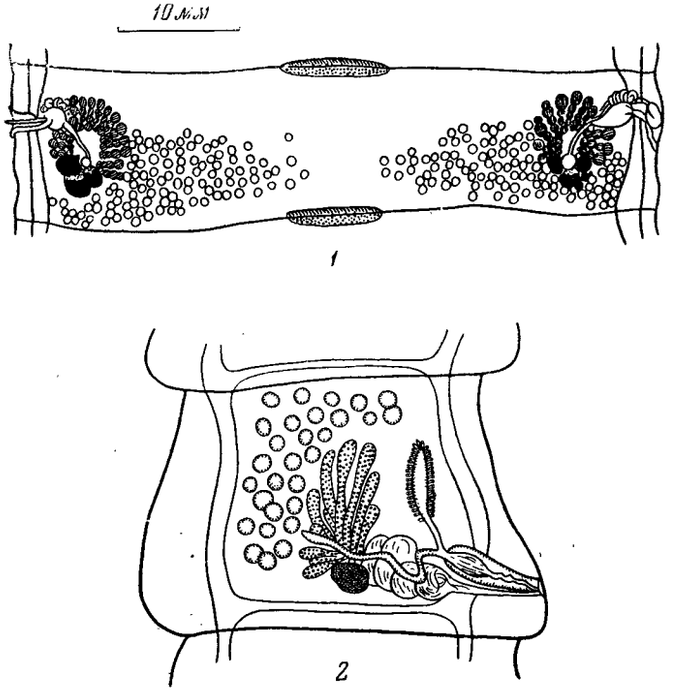
Первый отдел, в свою очередь, может подразделяться на проксимальную проводящую часть и дистальную простатическую. Первая из них — в виде тонкостенного почти прямого канальца, вторая у разных групп имеет различное строение.

Простатическая часть у линстовиид, авителлинид, катенотениид и многих аноплоцефалид имеет вид сильно извитого канала, окруженного оболочкой, состоящей из железистых клеток. При созревании семенников простатическая часть сильно нагнетается спермой, выполняя физиологическую роль наружного семенного пузырька. Клубок извилин, окруженных простатической тканью, может обособляться от окружающей паренхимы в виде довольно компактного тела, лежащего неподалеку от дна бурсы.

Это явление свойственно *Stilesia globipunctata*; мы его наблюдали также на срезах стробилы *Thysaniezia giardi* и др.

У многих аноплоцефалид дистальная часть пребурсального отдела семепровода выделяется в виде крупного полого тела, именуемого наружным семенным пузырьком (vesicula seminulis externa) и служащего резервуаром для спермы. Кроме того, в полость пузырька, повидимому, изливается секрет простатических клеток.

Четкого оформления наружный семенной пузырек достигает у *Ctenotaenia citelli*, *Paranoplocephala brevis* и др. У последней он имеет вид овального тела, по размерам почти равного бурсе цирруса. У паразитов



56. 1 — Гермафродитный членик *Moniezia benedeni* с обособленными латеральными группами семенников (оригинал); *2*—Гермафродитный членик *Andrya rhopalocephala* с хорошо выраженной простатической железой (по Риму из Бэра, 1927)

грызунов *Andrya* и *Diandrya* простатическая часть обособляется в качестве самостоятельной простатической железы, имеющей собственный выводной проток, который впадает в семепровод неподалеку от места его вхождения в бурсу цирруса. Простата имеет вид овального пузыря, по размерам несколько уступающего сумке цирруса. Стенка пузыря покрыта железистой тканью. У цестод, имеющих обособленную простату, наружный семенной пузырек отсутствует. Поэтому можно думать, что роль семенного пузырька выполняет резервуар простаты (рис. 56, *2*).

Перед вхождением в сумку цирруса семепровод теряет железистую оболочку и сильно сокращается в диаметре, иногда до 0,003—0,004 мм.

Интрабурсальная часть семепровода у линстовиид, катенотениид и авителлинид образует серию извилин, наполняемых спермой. Эти извилины располагаются в проксимальной (внутренней) части бурсы. У большинства аноплоцефалид имеется обособленный внутренний семенной

пузырек, который при наполнении может заполнять $^2/_3$ полости сумки и более. У *Paranoplocephala brevis*, *Ctenotaenia citelli*, *Schizorchis altaica* и др. он имеет овальную форму, повторяя внутренние очертания бурсы.

Дистальный участок мужского полового протока принято называть семеизвергательным каналом (ductus ejaculatorius).

В гельминтологической литературе можно встретить различные толкования этого термина.

Под семеизвергательным каналом мы понимаем участок мужского полового протока, начиная от внутреннего семенного пузырька и до наружного отверстия бурсы. Если вместо внутреннего семенного пузырька имеется извитой участок семепровода, то и в этом случае медиальная граница семеизвергательного канала четко определяется по строению стенки протока. Толкование термина «семенной пузырек» еще не получило единообразия. Обычно пишут: «Наружный (или внутренний) семенной пузырек имеется», в том случае, если он имеет овальные очертания, а если изогнут, то имеет большой диаметр.

Семенные пузырьки большинства аноплоцефалид, например, *Ctenotaenia citelli*, четко отграничены и могут быть обнаружены в молодых сегментах, еще до поступления спермы, в виде овального резервуара, окруженного железистой тканью. У *Thysaniezia* (сем. *Avitellinidae*) внутренний пузырек сильно вздувается в проксимальной части, но в дистальной постепенно суживается и переходит в извитой канал, свойственный другим авителлинидам и линстовиидам.

Отсутствие четкого критерия семенного пузырька затрудняет сравнительный анализ строения разных видов. Мы употребляем выражение: «семенные пузырьки имеются» при наличии морфологического обособления этих органов, если вместилища для спермы внутри или вне бурсы цирруса имеют действительно вид пузырька.

Г. Мужской копулятивный аппарат

Мужской копулятивный (совокупительный) аппарат *Anoplocephaloidea* представляет мускулистую сумку, именуемую бурсой цирруса (burca cirri), при сокращении стенок которой концевая часть мужского полового протока может выворачиваться наружу в виде цирруса (cirrus), способного проникать в женское половое отверстие.

Бурса цирруса. Бурса цирруса имеет вид округлого, овального, грушевидного или цилиндрического мешочка с отверстиями на полюсах. Латеральный конец ее несет выходное отверстие, через которое выворачивается циррус; притупленный медиальный конец имеет входное отверстие, через которое в полость бурсы входит семепровод.

Размеры бурсы различны у представителей различных систематических групп и зависят от возраста членика и состояния мускулатуры ее стенки.

Максимального развития bursa cirri достигает при созревании семенников, при заполнении внутреннего семенного пузырька половыми продуктами. После копуляции семенной пузырек съеживается, мускулатура стенки бурсы постепенно атрофируется и размеры органа несколько сокращаются, но в сравнении с другими органами половой системы сумка цирруса является относительно стойким образованием. В момент копуляции мускулатура стенки бурсы сокращается и циррус выворачивается. При этом бурса значительно уменьшается и становится более округлой. Поэтому измерение развитой сумки следует производить при втянутом циррусе.

В пределах данного вида размеры и форма бурсы относительно постоянны, что вполне понятно, так как значительная изменчивость копулятивного аппарата могла бы вызвать затруднение при спаривании, т. е. приводила бы к биологической изоляции. Поэтому размеры и форма бурсы служат надежным диагностическим признаком.

У *Avitellina centripunctata* на значительном материале от овец Кавказа и Средней Азии нами отмечено интересное явление, напоминающее явление гетеростилии у цветковых растений. У одной части особей в популяции *A. centripunctata* бурса цирруса вдвое короче копулятивного отрезка вагины той же стробилы, у другой части особей, наоборот, вагина вдвое короче мужской бурсы. При этом размеры бурсы одной группы особей соответствуют размерам копулятивной части вагины членов другой группы. Различие в размерах сопровождается различием взаиморасположения мужских и женских половых отверстий: на одной стороне стробилы вульва (женское половое отверстие) находится дорзально от мужской поры, а на другой стороне тела существует обратное положение половых отверстий.

Все это, видимо, способствует осуществлению перекрестного оплодотворения.

У линстовиин бурса цирруса чаще имеет вид небольшого овального или грушевидного тонкостенного мешочка, расположенного кнаружи от продольных выделительных сосудов. Ее размеры обычно укладываются в пределах 0,050—0,200 мм. Крупными размерами бурсы отличается *Semenoviella amphisbaenae* (рис. 52, *б*), у которой сумка цирруса в виде узкого, длинного мешка, около 1 мм длины, пересекает поперек среднее поле членика. У *Linstowia semoni* удлиненная бурса цирруса 0,57 × 0,08 мм достигает средней линии тела, наоборот, у паразита ушастого ежа *Mathevotaenia skrjabini*, которая относится к тому же подсем. *Linstowiinae*, мы отмечаем совершенно сферическую форму бурсы с толстыми, мускулистыми стенками. Почти сферическая бурса описана также у *Cycloskrjabinia taborensis* (рис. 52, *4*).

У авителлинид бурса цирруса в большинстве случаев маленькая, тонкостенная, овальной или грушевидной формы (рис. 53), но у *Thysaniezia* этот орган имеет значительные размеры — 0,50 × 0,25 мм. Ее сильно вздутый проксимальный конец заполнен семенным пузырьком и направлен вперед и медиально, а более узкий дистальный отогнут в латеральном направлении.

Наибольшее разнообразие в степени развития и размерах бурсы наблюдается у аноплоцефалин. Так, например, у *Aporina* бурса очень слабо развита и может подвергаться редукции, наоборот, у *Anoplocephala*, *Paranoplocephala*, *Ctenotaenia* и других родов бурса цирруса достигает крупных размеров, например, у *Anoplocephala magna* длина органа достигает 1,5 мм при ширине в десять раз меньшей. Приблизительно такой же длины бурса у *Cittotaenia denticulata* и *Mosgovoyia pectinata*. У последней она имеет вид узкого длинного S-образно изогнутого слепого рукава.

Несмотря на разнообразие формы и размеров, анатомия бурсы аноплоцефалоидей во всех случаях почти одинакова. Стенка бурсы содержит прослойки мышечных волокон. Наружный слой мускулатуры имеет продольное направление, внутренний — кольцевое. Под ним может залегать второй слой продольных волокон.

Толщина стенки различна у разных видов. Так, например, у *Mathevotaenia skrjabini* толщина стенки бурсы в несколько раз больше, чем у *M. symmetrica*, хотя размеры цестод и длина бурсы приблизительно одинаковы; у *Mosgovoyia pectinata* стенка бурсы имеет вид тонкой мембраны, тогда как у *Ctenotaenia citelli* при сокращении она может иметь более 0,03 мм в толщину, хотя длина бурсы значительно меньше, чем у *M. pectinata*.

Особенно нежная стенка бурсы отмечена у *Avitellina*; она имеет всего лишь несколько микронов толщины. В противоположность этому, у всех представителей родов *Anoplocephala*, *Paranoplocephala* и у большинства других представителей подсем. *Anoplocephalinae* от млекопитающих мускулатура бурсы хорошо развита.

В разных участках бурсы толщина мышечной стенки различна. Обычно она бывает значительнее в средней части и постепенно убывает к дистальному концу.

От внутреннего конца бурсы большинства аноплоцефалид в медиальном направлении отходит то менее, то более развитый пучок волокон. Он представляет продолжение наружного продольного слоя стенки бурсы и вплетается в дорзальный поперечный слой мышц стенки тела. Этот пучок является ретрактором сумки (musculus retractor bursae). У *Triuterina anoplocephaloides* группа волокон ретрактора направляется также к вентральной стенке членика. По данным Буркена (Bourquin, 1905), у *Bertiella plastica* часть волокон ретрактора бурсы теряется в медуллярной паренхиме.

В латеральной части сумки цирруса, у краев мужского отверстия ее стенка переходит в стенку цирруса, что проявляется особенно наглядно, если циррус выставлен.

Полость бурсы в проксимальной части заполнена семенным пузырьком или петлями семепровода, в дистальной — втянутым циррусом, а также мышечными пучками мускула ретрактора цирруса. Все остальное пространство занято рыхлой паренхиматозной тканью, которая не препятствует изменению формы органа.

Роль протрактора цирруса выполняет мускулатура стенки его бурсы, при сокращении которой давление внутри бурсы повышается, содержимое стремится выйти через наружное отверстие сумки, выворачивая циррус.

Входное отверстие сумки, через которое проникает семепровод, очень узкое. Оно окружено мышечной тканью, которая при сокращении стенки дна бурсы может еще больше замыкать входное отверстие, предотвращая обратный ток спермы.

При выворачивании цирруса внутренняя поверхность семеизвергательного канала становится наружной поверхностью цирруса. Втягивание цирруса возможно при расслаблении мускулатуры стенки бурсы и осуществляется при сокращении мускула ретрактора цирруса, волокна которого проксимальным концом прикрепляются к внутренней поверхности бурсы, преимущественно в области ее латеральной половины. Дистальным концом эти волокна фиксируются к поверхности трубки цирруса, обращенной в полость бурсы. Если циррус втянут, волокна ретрактора сокращены и пересекают полость бурсы под косыми углами, при вытянутом циррусе они вытягиваются в направлении продольной оси этого органа. Чем сильнее развита мускулатура стенки бурсы, тем сильнее и мускул ретрактора цирруса; так у *Mathevotaenia skrjabini*, обладающей толстым мускулистым циррусом, волокна ретрактора цирруса вместе с их миобластами занимают всю дистальную часть полости бурсы.

Вытянутый циррус имеет вид мускулистой трубки с двойными стенками. Поверхность его покрыта кутикулой, которая у аноплоцефалид зачастую бывает усажена шипиками. Под кутикулой находится эпителий, а также слой продольных и кольцевых волокон. Форма высунутого цирруса чаще цилиндрическая или удлиненноконическая. Шипики или щетинки на циррусе могут быть прямыми (*Ctenotaenia citelli*) или когтеобразно изогнуты (*Prototaenia plastica*). Размеры шипиков обычно меняются по длине цирруса. В расположении шипиков соблюдается определенный

порядок: у *Paranoplocephala ryjikovi* они сидят в шахматном порядке, густо покрывая поверхность кутикулы. Если циррус втянут, шипики торчат в просвете канала, причем острие каждого шипика направлено в сторону выходного отверстия бурсы. При выворачивании копулятивного органа шипики один за другим выходят из просвета канала и переходят на внешнюю поверхность цирруса, совершая движение по радиусу от его продольной оси. В результате этого снаружи у цирруса все шипики направлены острием в сторону бурсы, т. е. медиально.

Описанная смена ориентировки острия щетинок содействует не только закреплению цирруса во влагалище партнера, но и проникновению в тело последнего. Если шипики достаточно прочны, то их обладатель может прорвать циррусом кутикулу, вонзить его в любой участок членика партнера и прочно там зафиксироваться. Таким образом, шипики содействуют удержанию цестод в спаренном состоянии, закрепляя циррус внутри вагины или прямо в паренхиме особей, вступивших в копуляцию. Вооруженный циррус может внедряться также и в ткани собственного членика. У аноплоцефалоидей неоднократно отмечались случаи самооплодотворения, причем циррус может проникать во влагалище того же самого сегмента, что мы имели возможность наблюдать у представителей семейств линстовиид и аноплоцефалид.

У *Aporina* наружное отверстие половой клоаки зачастую зарастает, но остается сообщение между мужским и женским отверстиями.

4. Женская половая система

В основе женской половой системы находится яичник (ovarium) с группой желез вспомогательного значения, к числу которых следует отнести желточную железу, или, просто желточник (vitellarium), а также тельце Мелиса (corpus Mehlisi), которое иностранные авторы продолжают называть старым именем — «скорлуповой железой» (Schalendruse немецких авторов, glande coquillaire французских и shall gland — английских и американских).

У подавляющего большинства авителлинид желточник отсутствует, а желточные клетки развиваются в яичнике, отчего последний приобретает название смешанной железы (germovitellarium). Вторым компонентом женского полового аппарата являются женские проводящие пути. Третий, весьма существенный, компонент — матка и ее производные.

Женский половой аппарат, подобно мужскому, может быть простым или парным. В последнем случае в каждой боковой половине членика существует своя, обособленная женская половая система, только матка при этом нередко бывает общая. Правый женский половой аппарат подобен левому, поэтому в описании строения женских половых желез и протоков мы зачастую игнорируем вопрос парности полового аппарата.

А. Яичник

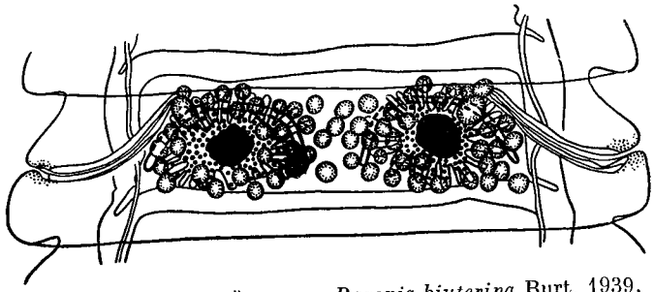
а) Строение яичника. Яичник линстовиид представляет лопастное тело вееровидной или двукрылой формы. Выпуклой стороной он обращен вперед или вперед и порально, что свойственно большинству *Inermicapsiferinae*. Задний край имеет вырезку, в которой помещаются тельце Мелиса, протоки женских половых желез и передняя часть желточника.

В задней части яичника находится его центральный резервуар, от которого вперед, в стороны и дорзально отходят отдельные дольки. По-

следние могут быть короткие, широкие или длинные, узкие. Резервуар яичника лежит у вентральной стенки сегмента, поэтому в данном направлении его лопасти, как правило, не распространяются.

У большинства видов линстовиин вагина, направляясь вперед и порально, делит яичник на две неравные части, или крыла, причем поральное крыло оказывается несколько меньше апорального. У многих видов деление яичника на две части выражено слабо, но у других, например у *Cycloskrjabinia taborensis* (рис. 52) и *Oochoristica bivitellobata*, два крыла четко разграничены и соединяются между собой узким мостиком, который у *O. bivitellobata* представляет узкую поперечную трубку.

Наибольшего разнообразия форма яичника достигает у аноплоцефалид и особенно у представителей подсем. *Anoplocephalinae*. Типичный род— *Anoplocephala* обладает двукрылым яичником. Поральное крыло значительно меньше противоположного, однако разница в размерах зависит не от места прохождения вагины, как это мы видим у линстовиин, но связана с тем, что комплекс женских половых желез сдвинут в поральную сторону.



57. Гермафродитный членик *Paronia biuterina* Burt, 1939, с розетковидным яичником (по Барту, 1939)

При этом апоральное крыло может беспрепятственно распространяться по ширине членика, тогда как поральное пространственно ограничено. Каждое крыло яичника *Anoplocephala* состоит из длинной, узкой трубки, от которой в дорзальном направлении отходят рыхло расположенные булавовидные дольки. Осевые трубки следуют в поперечном направлении вдоль вентральной стенки членика, напоминая ветку стелющегося растения с вертикальными побегами.

Следует отличать а н а т о м и ч е с к и й центр органа от геометрического. Последний у яичника *Anoplocephala* может лежать на средней линии тела, тогда как анатомический центр, где сходятся правая и левая ветви, значительно сдвинут в поральную сторону и вентрально.

У большинства аноплоцефалид яичник имеет полулунную или веерообразную конфигурацию. У *Paronia* он имеет так называемую розетковидную форму, так как лопасть яичника направляется не только вперед и в стороны, но также и кзади, охватывая снизу и с боков желточник; последний у *Paronia* помещается над центром яичника, как в розетке (рис. 57).

Весьма своеобразно строение яичника членов семейства катенотениид. У этой обособленной группы цестод яичник имеет асимметричную форму и состоит из очень многочисленных длинных пальцевидных долек. Апоральные дольки многочисленнее и многие из них направлены назад. Анатомический центр органа смещен в поральную сторону. Желточник залегает между лопастями яичника с поральной стороны. Из числа аноплоцефалин поральное положение желточника свойственно *Triplotaenia mirabilis*.

Лопасти яичника линстовиид и аноплоцефалид состоят из развивающихся яйцеклеток, отделенных от окружающей паренхимы тонкой мембраной, но у авителлин, не имеющих желточника (роды *Avitellina*, *Stilesia*, *Thysanosoma*), лишь ограниченное количество герминативных клеток превращается в развитые яйцеклетки, способные к оплодотворению. Остальная часть дает питательный материал, уподобляясь клеткам желточника. Иначе говоря, женская половая железа упомянутых авителлинид объединяет в себе гистологически и функционально яичник и желточник.

Особое разнообразие в размерах яичника наблюдается у аноплоцефалид. Если размеры семенников мало связаны с размерами члеников, то в отношении яичника можно подметить определенную зависимость. Если у того или иного вида членики крупные, то в них формируется большое количество яиц (а размеры яйцеклеток и зрелых яиц от величины членика не зависят); в связи с этим в яичнике образуется большое количество яйцеклеток, и сам яичник оказывается крупных размеров. При этом следует учитывать и строение органа. Так, у представителей рода *Anoplocephala* яичник состоит из рыхло расположенных трубок и простирается почти во всю ширину среднего поля.

Бросаются в глаза относительно малые размеры гермовителлярия у авителлинид, у которых в связи с развитием парутеринного органа в члениках формируется небольшое число яиц.

Размеры яичника увеличиваются с возрастом до момента созревания в нем яйцеклеток. Яйцеклетки обычно достигают зрелости почти одновременно и покидают яичник, который при этом почти полностью исчезает. Последующие сегменты стробилы не имеют женских половых желез. Однако у линстовиид рода *Linstowia* и у некоторых аноплоцефалид отмечено неодновременное созревание яйцеклеток в яичнике. Так, у *Bertiella elongata* в основании долек находятся более зрелые яйцеклетки, а у вершин — более молодые.

Развитый яичник у различных видов имеет разные размеры и состоит из различного количества яйцеклеток. Среди линстовиид у *Oochoristica grancewileyae* он занимает ничтожную часть среднего поля, у *Oschmarenia incognita*, наоборот, заполняет бóльшую часть мозговой паренхимы и оттесняет семенники в задние углы членика.

б) П о л о ж е н и е я и ч н и к а. Положение женских половых желез в членике, в сравнении с положением мужских, более однообразно и у представителей данного вида цепней относительно постоянно.

П о л о ж е н и е н а п о п е р е ч н о й о с и ч л е н и к а. У форм с парным половым аппаратом яичник лежит в соответствующей половине среднего поля. Он залегает возле продольных каналов выделительной системы или же на некотором удалении от них (рис. 24). Если половой аппарат одинарный, то положение женских половых желез более разнообразно.

Женские железы линстовиин чаще локализуются по средней линии или незначительно смещены в поральную сторону, но у *Oochoristica gracewileyae* они лежат в переднем поральном углу среднего поля (рис. 52, *2*).

Анатомический центр яичника у подавляющей массы аноплоцефалин смещен порально от средней линии. Несколько реже он находится на средней оси; у *Parabertiella*, которая является монотипичным родом, яичник локализуется в апоральной половине среднего поля, возле апоральных экскреторных сосудов.

У большинства авителлинид женские железы занимают позицию возле поральных выделительных сосудов. У *Stilesia* гермовителлярий залегает

кнутри от вентрального, но кнаружи от дорзального сосуда (рис. 53, *2*). Однако у всех других представителей надсем. *Anoplocephaloidea* женские половые железы находятся в пределах среднего поля, а *Stilesia* представляет исключение.

Положение на продольной оси членика. Женские половые железы линстовиин в отношении продольной оси тела занимают среднее положение или же смещены кпереди. У аноплоцефалид встречаются всевозможные варианты расположения женских гонад: а) у форм, семенники которых находятся позади и по сторонам от женских желез, последние локализуются в передней половине членика или по середине; б) у аноплоцефалид с короткими члениками яичник занимает все пространство от передней стенки членика до задней; в) у *Andrya* и *Aprostatandrya* женские железы могут находиться в задней половине сегмента.

Положение на вертикальной оси членика. На вертикальной оси анатомический центр яичника всегда занимает позицию ближе к вентральной мышечной стенке, но его лопасти и дольки могут распространяться во все стороны и занимать всю толщину слоя мозговой паренхимы.

Б. Желточник

а) Строение желточника. Желточник (vitellarium) представляет компактное тело, состоящее из мелких клеток, которые снабжают оплодотворенные яйцеклетки питательным материалом. У линстовиид и аноплоцефалид он состоит из коротких или удлиненных долек, тесно примыкающих друг к другу, отчего поверхность органа кажется бугристой. Нередко форма желточника повторяет форму яичника, но с тою разницей, что вогнутая сторона его обращена кпереди. В большинстве случаев очертания желточника неправильно почковидны, однако у *Oochoristica bivitellobata* желточник состоит из таких же двух латеральных частей, как и яичник. Обе порции соединены между собой узким мостиком. *Linstowia tasmanica* характеризуется желточником в виде узкого лопастного тела (рис. 20), расположенного в поперечном направлении позади апоральной половины яичника. Желточник у катениин имеет асимметричную конфигурацию, как и яичник, и состоит из длинных долей.

У *Paranoplocephala* недоразвитый почковидный желточник имеет симметричные очертания, но по созревании, будучи сдавлен с поральной стороны семеприемником, становится однобоким.

б) Положение желточника. В своем положении желточник всегда следует за яичником. У большинства видов аноплоцефалид и линстовиид он залегает позади и несколько дорзально от яичника, но возможны отклонения от этого типичного положения.

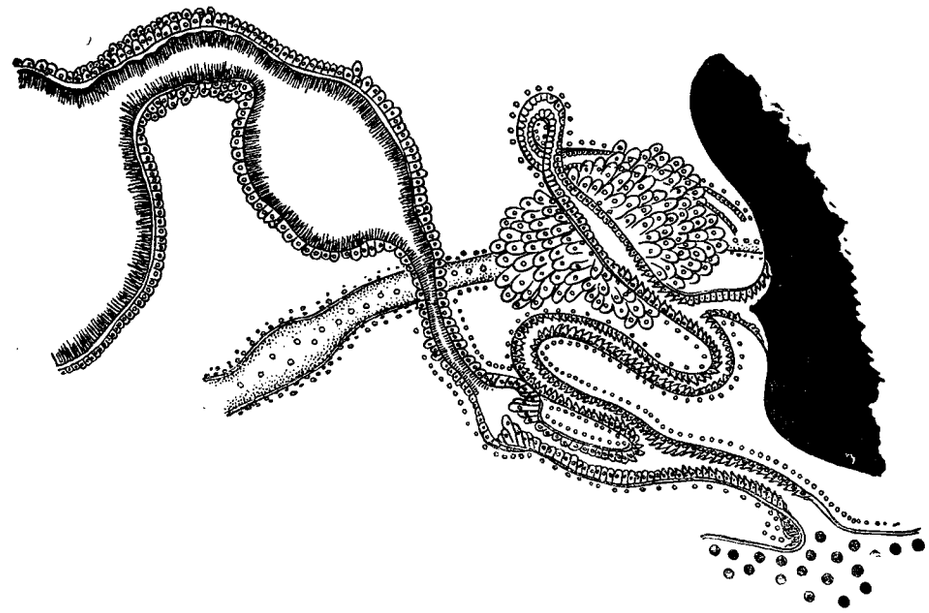
В члениках многих аноплоцефалид боковые доли яичника охватывают желточник справа и слева, что особенно отчетливо заметно у *Moniezia*.

В старых работах зарубежных цестодологов для некоторых видов аноплоцефалин описано положение желточника вентрально от яичника, но эти данные нуждаются в подтверждении.

В. Тельце Мелиса

В передней впадине желточника залегает тельце Мелиса (corpus Mehlisi). Оно имеет неправильно сферическую форму и состоит из крупных колбообразных железистых клеток, расположенных по радиусам от центра, где проходит продолжение яйцевода. Длина каждой клетки у некоторых видов достигает 0,040—0,070 мм. В дистальной вздутой части клеток

располагается крупное пузыревидное ядро, узкий проксимальный конец направлен в сторону яйцевода (рис. 58).



58. Bertiella elongata (Bourquin, 1905)
Схема взаиморасположения женских половых желез и их протоков (по Буркену, 1905)

Тельце Мелиса обнаружено у большинства представителей линстовиид и аноплоцефалид, но у авителлинид, не имеющих желточника, оно также полностью отсутствует.

Г. Женские проводящие пути

а) Протоки женских половых желез. От заднего края центрального коллектора яичника отходит выводной проток — гермидукт, который в данном случае носит название яйцевода (oviductus). Он начинается воронкой, обращенной раструбом в сторону яичника. Воронка имеет мускулистые стенки и может совершать глотательные движения. При этом зрелые яйцеклетки из яичника проталкиваются в яйцевод. Поэтому сама воронка получила название глотательного аппарата — овикапта. Просвет узкого конца воронки может полностью замыкаться.

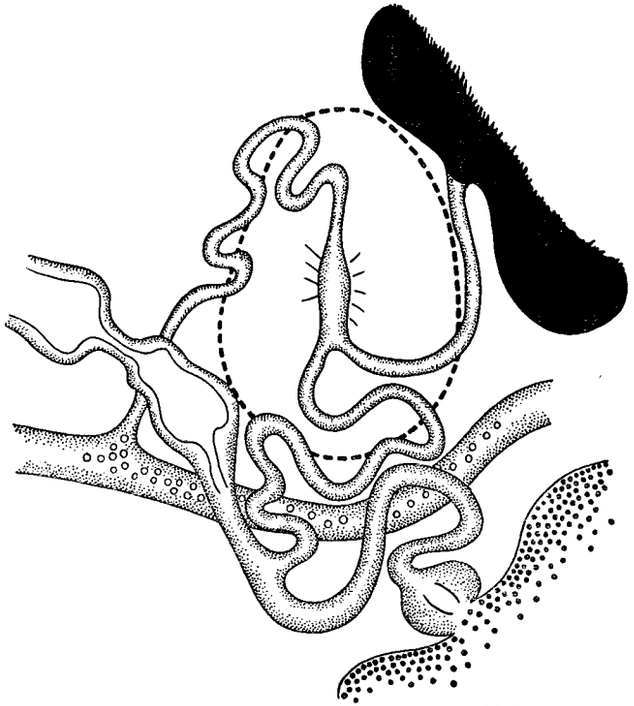
От овикапта следует кзади и дорзально изогнутый канал — яйцевод в тесном смысле слова, стенка которого покрыта мерцательным эпителием. На некотором расстоянии от овикапта в яйцевод впадает проток семеприемника, через который в гермидукт поступают сперматозоиды. В связи с этим отрезок яйцевода, от точки слияния с протоком семеприемника до места впадения протока желточника, называется протоком оплодотворения. Последний отгибается в дорзальном направлении и проникает в тельце Мелиса. В толще тельца Мелиса в яйцевод вливается проток желточника, отходящий от переднедорзальной поверхности последнего. Иногда место впадения протока желточника находится ниже тельца Мелиса. Отсюда начинается общий канал, который следует в дорзальном направлении и по выходе из тельца Мелиса отгибается вперед и вентрально.

Участок гермидукта по выходе из тельца Мелиса носит название маточного канала. Он постепенно расширяется и впадает в матку. Из овикапта движением ресничек эпителия яйцевода зрелая яйцеклетка продвигается в канал оплодотворения, где она встречается со сперматозоидами.

Когда оплодотворенная яйцеклетка переходит в объединенный канал, она обогащается желточным материалом.

Описанная картина свойственна представителям сем. *Anoplocephalidae* (рис. 58, 59).

У линстовиид можно встретить иные соотношения. Например, у всех трех видов линстовиин, которые мы имели возможность изучить по срезам (*Oochoristica sobolevi*, *Mathevotaenia skrjabini*, *M. symmetrica*), вагина



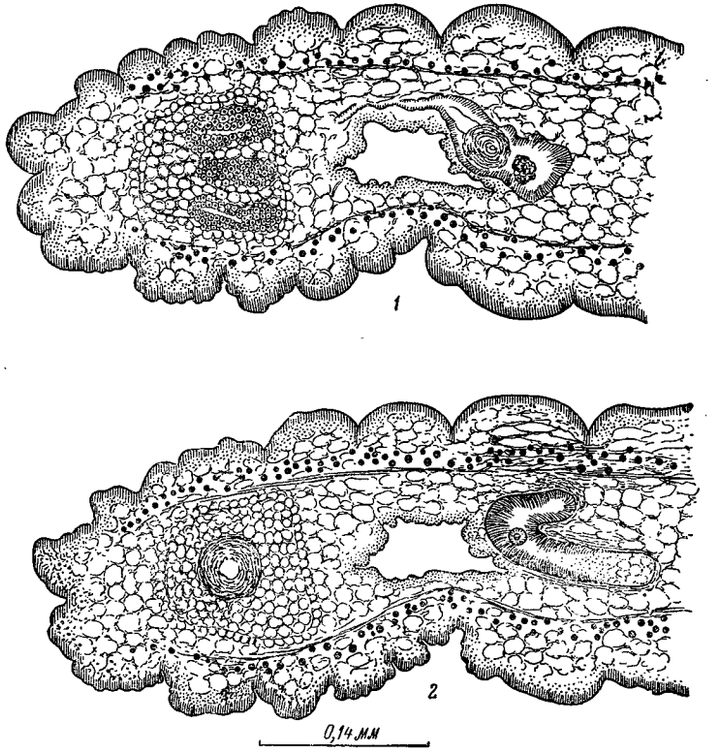
59. Bertiella plastica (Sluiter, 1896)
Схема взаиморасположения женских половых протоков по Буркену, 1905)

совершенно не имеет семеприемника. В яйцевод впадает тончайший капилляр, по которому сперма поступает непосредственно из копулятивной части вагины. Яйцевод сильно расширен и совмещает функцию яйцевода, семеприемника и канала оплодотворения. Описанное строение протоков мы наблюдали на поперечных срезах. На тотальном препарате вздутый овидукт воспринимается глазом как извитой семеприемник.

Oschmarenia oklahomensis, по данным Пири (Peery, 1939), имеет два овикапта и два яйцевода, которые отходят от боковых участков общего резервуара яичника, но вскоре сливаются, образуя непарный яйцевод, дальнейший ход которого не отличается от общей схемы расположения протоков женских желез у аноплоцефалид.

У *Thysaniezia* (сем. *Avitellinidae*) на срезах различных участков стробилы с развитыми половыми железами можно видеть следующее своеобразное соотношение протоков. Концевой участок вагины у места впаде-

ния в овидукт сильно расширен и незаметно переходит в яйцевод, который также имеет очень широкий просвет. Граница между вагиной и яйцеводом выражена неясно, и ее можно определить лишь гистологически, по структуре эпителия. Однако скопление сперматозоидов во всех случаях было обнаружено лишь в той части общего резервуара, который образовался за счет вагины; другая часть резервуара, возникшая за счет яйцевода, содержала яйцеклетки, хотя никакой перегородки между этими двумя отделами не было (рис. 60). Стенки яйцевода покрыты ресничным эпителием



60. Thysaniezia giardi (Moniez, 1879)
Поперечные срезы порального края членика. Виден обособленный участок паренхимы вокруг половых протоков и место слияния вагины с яйцеводом (оригинал)

с очень длинными ресничками. Остается предположить, что доступ сперматозоидов к яйцеклеткам регулируется движением ресничек эпителия.

У *Avitellina* и *Stilesia*, в связи с отсутствием желточника и тельца Мелиса, строение протоков сильно упрощено. Проксимальный конец вагины впадает в изогнутый канал, который следует от яичника в поральном направлении, сливается с вагиной, после чего отгибается апорально и впадает в матку. Таким образом, канал оплодотворения является одновременно и каналом матки.

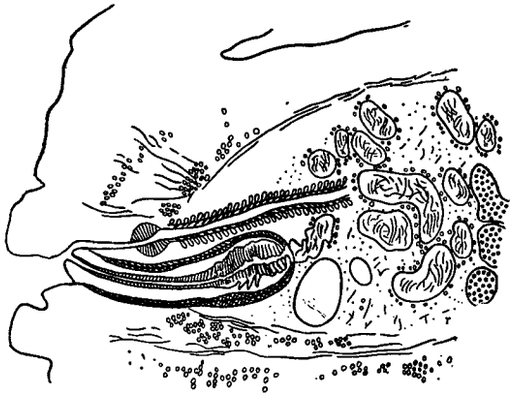
Влагалище (vagina) представляет собой неразветвленную трубку, наружный конец которой открывается в половую клоаку женским половым отверстием — вульвой (vulva).

Под термином «вагина» мы понимаем участок женских половых путей от вульвы до места слияния с яйцеводом.

У разных групп аноплоцефалят вагина дифференцирована по-разному. Мы различаем:

1) наружное половое отверстие;
2) копулятивную часть;
3) проводящую часть;
4) семеприемник с протоком или каналом семеприемника.

1. Вульва (vulva) представляет воронкообразное, щелевидное или точечное отверстие, которое способно замыкаться, что становится возможным при наличии скопления вокруг отверстия кольцевых мышечных волокон, выполняющих функцию сфинктера. Положение женского полового отверстия на дне клоаки различно у разных видов, но относительно константно у каждого вида в отдельности. В большинстве случаев вульва находится позади или позади и вентрально от наружного отверстия бурсы цирруса; гораздо реже она локализуется впереди или дорзально от последнего. Для некоторых аноплоцефалид с парным половым аппаратом, в частности для мониезий, характерно положение вульвы позади и вентрально от мужского отверстия на одной стороне стробилы и позади и дорзально — на другой.



61. Поперечный разрез латерального края членика *Moniezia monardi* Fuhrmann, 1933. Виден сфинктер вагины (по Фурману, 1933)

Подобное разнообразие в расположении вагины свойственно также авителлинам, у которых половой аппарат одинарный, но половые отверстия располагаются то на правой, то на левой стороне стробилы.

2. Дистальный отдел, куда проникает циррус при копуляции, является вагиной в тесном смысле слова; мы его именуем копулятивной частью — (pars copulatrix vaginae). Последняя имеет мускулистую стенку, содержащую кольцевую и продольную мускулатуру. Изнутри она выстлана тонкой кутикулой, несущей нежные щетинки, а снаружи покрыта плотным слоем железистых клеток, роль которых, вероятно, соответствует роли бартолиниевых желез млекопитающих. У аноплоцефалид и линстовиид млекопитающих копулятивный отдел хорошо развит и четко отделяется от следующего отдела сужением просвета и по изменению структуры стенки.

Копулятивная часть по длине соизмерима с длиною цирруса и сравнительно постоянна в пределах данного вида, но у *Avitellina* и *Mosgovoyia* она может быть длиннее или короче бурсы цирруса. Толщина ее вместе с железистой оболочкой почти всегда уступает толщине бурсы, лишь у некоторых цепней (*Mosgovoyia pectinata*, *Bertiella anapolytica*) она может равняться или слегка превосходит по толщине бурсу цирруса.

Форма копулятивного отдела вагины чаще всего бывает цилиндрической или дубинкообразной. У *Mosgovoyia pectinata* она постепенно утолщается к проксимальному (внутреннему) концу, причем это увеличение не сопровождается заметным увеличением толщины стенки и совершается за счет увеличения ширины просвета вагины. У большинства видов просвет

имеет вид узкого канала и расширяется при введении цирруса. Копулятивная часть вагины *Paranoplocephala ryjikovi* ампулообразно расширена.

У некоторых аноплоцефалид, например у *Moniezia monardi*, на некотором расстоянии от вульвы располагается хорошо выраженный сфинктер. Участок канала от вульвы до сфинктера отличается иной структурой стенки, в частности, он не имеет железистой оболочки (рис. 61). Его можно сравнить с аналогичным каналом некоторых гименолепидид, именуемым акад. К. И. Скрябиным canalis femeninus.

Аналогичный сфинктер вагины отмечен также у представителей сем: *Linstowiidae — Linstowia simoni* и *Semenoviella amphisbaenae* (рис. 52, *6*).

3. Проводящий отдел вагины обычно связывает копулятивную часть с семеприемником. Он имеет промежуточное положение, поэтому мы называем его промежуточной частью (pars intermedia). Эта часть вагины у многих представителей родов *Paranoplocephala*, *Ctenotaenia* очень короткая, сводится на положение перехвата, препятствующего обратному току спермы из семеприемника. Так у *Ctenotaenia citelli* она представляет короткий (0,040 мм), узкий канал, стенки которого обладают кольцевой мускулатурой, выполняющей роль сфинктера. У авителлинид она имеет вид тонкой, длинной трубки, впадающей в семеприемник (если таковой имеется).

У линстовиид, например у *Oochoristica sobolevi*, *Mathevotaenia skrjabini*, проводящий отдел вагины представляет тончайший капилляр, соединяющий копулятивный отдел непосредственно с яйцеводом.

4. Семеприемник (receptaculum semenis) в типичных случаях представляет объемистый резервуар, где хранятся запасы спермы, полученные при копуляции от партнера.

Как было отмечено, многие линстовииды лишены этого отдела вагины.

Семеприемник большинства авителлинид выражен слабо (*Avitellina* и *Stilesia*) и нечетко отграничен от проводящей части вагины, однако у *Thysaniezia* семеприемник отчетливо обособляется от промежуточной части, но не отграничен от яйцевода (рис. 60, *1*).

У типичных представителей подсем. *Anoplocephalinae* (роды *Anoplocephala*, *Paranoplocephala*, *Ctenotaenia* и др.) семеприемник имеет вид объемистого овального, иногда волнообразно изогнутого тела, толщина которого может равняться длине сегмента или толщине слоя мозговой паренхимы. У *Catenotaenia* семеприемник может иметь шаровидные очертания (рис. 11).

Проксимальная часть семеприемника постепенно суживается и переходит в узкий канал ductus seminalis, сливающийся с яйцеводом. Ductus seminalis отсутствует у *Thysaniezia*. У некоторых видов *Bertiella* перед началом канала семеприемника имеется местное сужение просвета канала, которое расценивается как аппарат-регулятор поступления спермы в яйцевод.

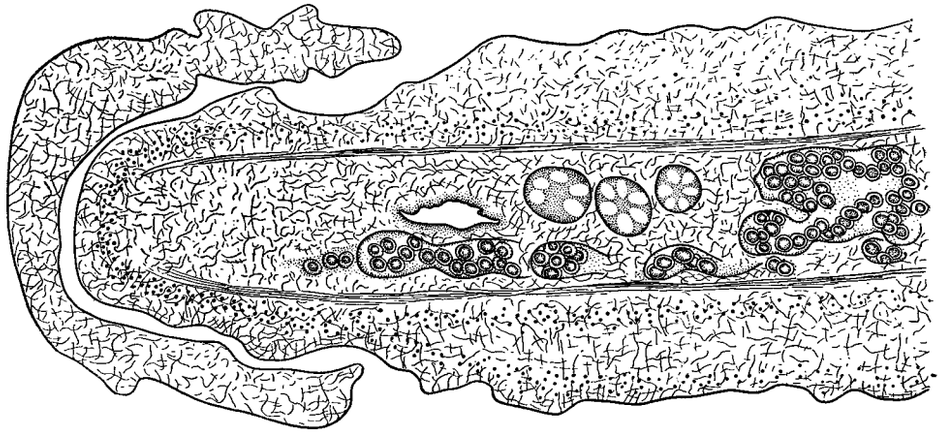
Семеприемник аноплоцефалин нельзя рассматривать как простое расширение вагины, образующееся в результате наполнения спермой. Он представляет самостоятельный орган, который у *Paranoplocephala* и *Ctenotaenia* еще до поступления спермы принимает вид полого вздутия или пузыря, четко отграниченного от смежных отделов вагины. При наполнении он еще больше расширяется, а стенка растягивается и принимает вид тонкой мембраны.

После оплодотворения дистальные отделы вагины некоторых видов аноплоцефалид подвергаются атрофии (например у *Monoecocestus hydrochoeri*), но семеприемник обычно сохраняется до конца периода существования членика.

Д. Матка

Матка (uterus) имеет различное строение в разных группах *Anoplocephaloidea*. Изучая строение матки *Linstowiidae*, *Anoplocephalidae* и *Avitellinidae*, можно видеть все четыре степени ее развития, которые свойственны цепням вообще.

а) Матка линстовиид. Матка как орган, служащий вместилищем развивающихся яиц, у линстовиид, повидимому, еще находится на стадии становления. У ряда видов *Oochoristica* и у *Atriotaenia sandgroundi* матка до сего времени не была обнаружена, а у тех линстовиин, у которых матка отмечена, она отличается кратковременностью периода существования, крайним непостоянством и нечеткостью очертаний. То же самое можно сказать относительно матки *Inermicapsiferinae*.



62. Поперечный разрез гермафродитного членика *Mathevotaenia skrjabini* Spassky, 1949. Видно расселение яйцеклеток в медуллярной паренхиме (оригинал)

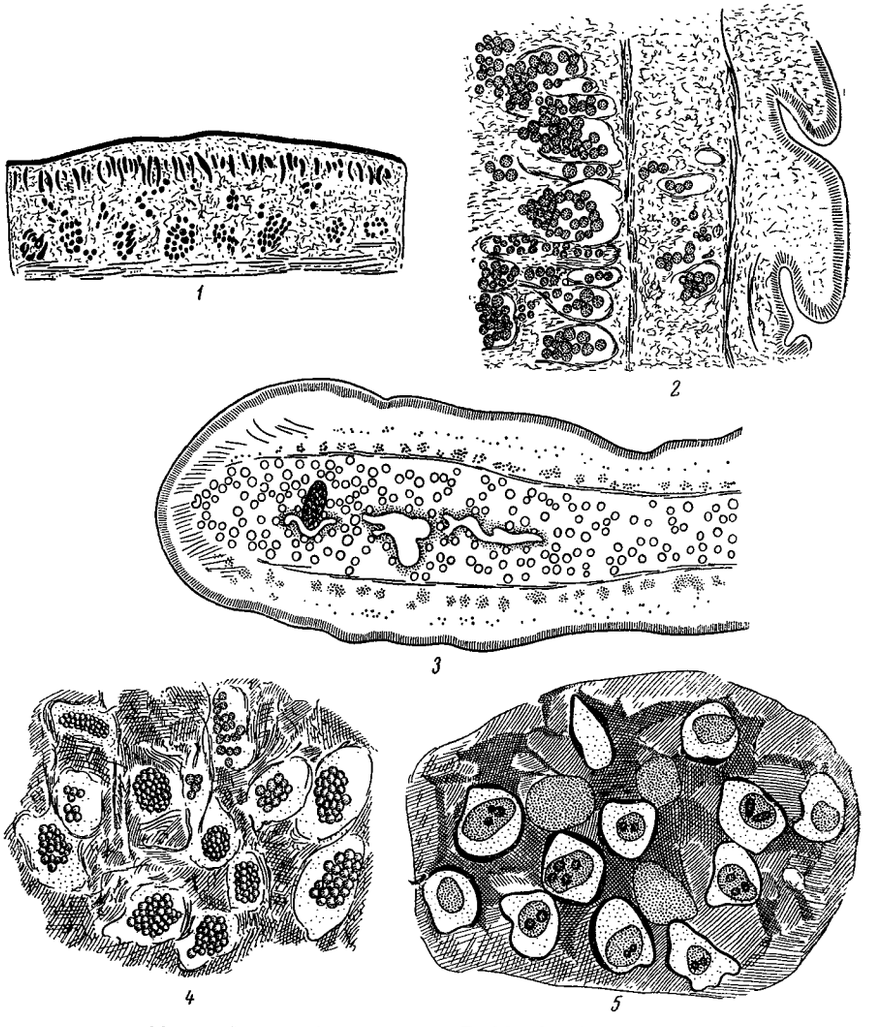
Как в том, так и в другом подсемействе линстовиид развитие онкосфер происходит не в матке, а непосредственно в толще медуллярной паренхимы, и матка (если этот термин применим для обозначения органа, в котором не происходит развитие эмбриона) служит всего лишь передаточным пунктом между яичником и паренхимой (рис. 62).

Сказанное относится в первую очередь к линстовиинам из кишечника рептилий. У паразитов млекопитающих (*Mathevotaenia symmetrica*, *M. skrjabini* и др.) имеется маточный проток, который открывается в щелевидную полость, расположенную вентрально от яичника. От этой полости в разные стороны отходят узкие дивертикулы, быстро зарастающие паренхимой и теряющие связь с основным резервуаром, который также быстро исчезает. Яйцеклетки расселяются в паренхиме и развиваются там до онкосферы (рис. 62 и 63). Сама паренхима остается рыхлой до конца периода развития членика.

б) Паренхиматозные капсулы инермикапсиферин. Начальные этапы развития «матки» инермикапсиферин почти такие же, как и у линстовиин, но после того, как яйцеклетки распределяются в паренхиме, за счет последней формируются толстостенные паренхиматозные капсулы, включающие небольшие группы яиц.

В зарубежной печати глубоко укоренилось представление о том, что

матка *Inermicapsifer* «распадается на паренхиматозные капсулы, содержащие по нескольку яиц» (Baer, 1927a, стр. 149). В действительности капсулы образуются за счет паренхимы, а не за счет матки.



63. Mathevotaenia marmosae (Beddard, 1914) n. comb.

1 — участок кортикальной паренхимы на поперечном срезе; *2* — горизонтальный срез участка стробилы, видно расселение яйцеклеток в паренхиме; *3* — поперечный срез более зрелого участка стробилы, в мозговой паренхиме равномерно распределены яйца; *4* и *5* — участок мозговой паренхимы с вкрапленными яйцами (по Беддару, 1914)

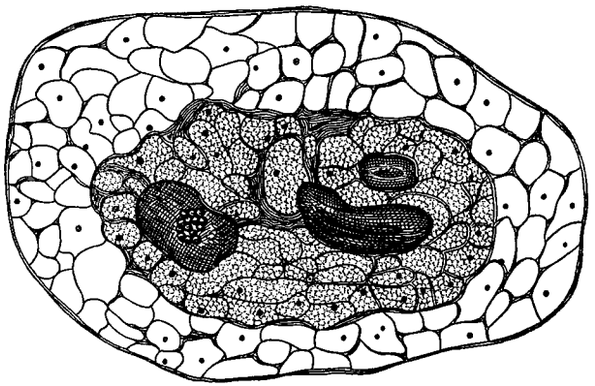
Капсулы *Inermicapsifer* и *Thysanotaenia* состоят из нескольких слоев паренхиматозных клеток. В них можно различить корковое вещество и мозговое, в котором покоятся яйца (рис. 64).

в) Матка аноплоцефалид. У представителей сем. *Anoplocephalidae* матка закладывается очень рано, почти одновременно с яичником, в виде сплошного тяжа (или сети тяжей), состоящего из мелких интенсивно размножающихся клеток, которые по своей структуре на ранних стадиях развития почти не отличаются от клеток зачатка яичника.

В ходе развития внутри сплошного тяжа появляется узкая полость, и орган принимает трубчатый характер.

Позднее, обычно после поступления в матку оплодотворенных яйцеклеток, стенка органа образует многочисленные слепые выросты или карманы, которые могут давать вторичные ответвления.

По мере роста и созревания яиц маточные дивертикулы сильно разрастаются и смыкаются друг с другом, причем разделяющие их участки паренхимы превращаются в тонкие септы (перегородки), вдающиеся в полость органа. Эти перегородки нередко почти или полностью исчезают,



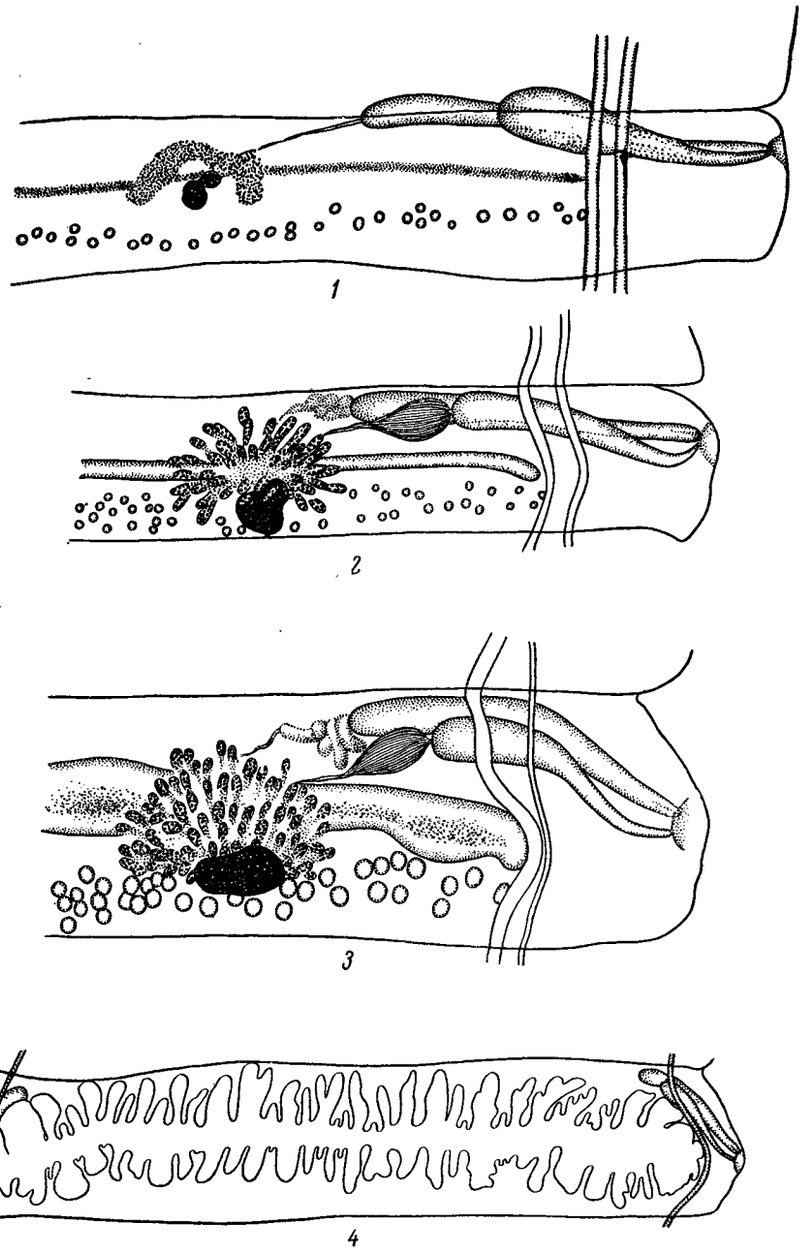
64. Паренхиматозная капсула с яйцами *Inermicapsifer hyracis* (Rud., 1810) (по Беддару, 1912)

и матка принимает мешковидные очертания. Несмотря на то, что формирование матки аноплоцефалид протекает постепенно, можно выделить (рис. 65) следующие основные стадии ее развития:

1) стадия сплошного тяжа,
2) стадия трубки,
3) стадия формирования карманов,
4) стадия мешка.

В отличие от линстовиид, матка аноплоцефалид имеет четко выраженную собственную стенку, которая у типичных представителей (роды *Anoplocephala*, *Paranoplocephala*, *Ctenotaenia* и др.) состоит из нескольких рядов клеток. Матка аноплоцефалид как вполне самостоятельный орган, служащий вместилищем для развивающихся зародышей, сохраняется до конца периода существования членика. Несмотря на то, что конфигурация и строение этого органа в ходе онтогенеза непрерывно изменяются, форма матки на каждой стадии развития сохраняет характерные особенности, присущие данному виду или роду, и поэтому используется в систематике в качестве руководящего таксономического признака. В связи с этим имеет смысл рассмотреть особенности строения матки различных систематических групп, входящих в сем. *Anoplocephalidae*. Это семейство по признаку строения матки распадается на две хорошо очерченные группы, которым мы временно придаем значение подсемейства.

1. Подсем. *Anoplocephalinae* характеризуется маткой сравнительно простого строения. На первой стадии развития последняя имеет вид поперечного тяжа клеток. У типичных представителей подсемейства (роды *Anoplocephala*, *Paranoplocephala*, *Ctenotaenia* и др.) клеточный тяж тянется



65. Mosgovoyia pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951. Гермафродитные членики на разных стадиях развития матки

1 — матка на стадии сплошного тяжа; *2* и *3* — на стадии трубки; *4* — на стадии формирования карманов (оригинал)

поперек среднего поля членика почти прямолинейно, но у *Paronia* и *Hemiparonia* он дугообразно изгибается, причем выпуклая сторона дуги направлена вперед.

На второй стадии матка *Anoplocephalinae* имеет вид узкой трубки, слепые латеральные концы которой могут пересекать экскреторные сосуды с дорзальной или вентральной стороны. Маточный проток впадает в матку сзади на некотором расстоянии от порального конца.

На третьей стадии положение и форма главного ствола матки сохраняется, но очертания органа сильно изменяются за счет образования многочисленных карманов или дивертикулов первого и второго порядка. Эти дивертикулы обычно отходят перпендикулярно от осевого ствола матки по направлению к передней и задней стенкам членика. Если слой медуллярной паренхимы достаточно толстый, то дивертикулы образуются также на дорзальной и вентральной стенках матки.

В цестодологии укоренилось такое представление, что образование маточных отростков и карманов у аноплоцефалин наступает под давлением переполняющих матку яиц. Не отрицая полностью значения механического воздействия содержимого матки на стенку последней, мы можем отметить, что формирование боковых дивертикулов матки — процесс вполне самостоятельный. Нам приходилось наблюдать ветвление матки аноплоцефалин в члениках с недоразвитыми половыми железами, причем, несмотря на отсутствие в матке яиц, передние и задние дивертикулы достигали нормальной длины и даже давали вторичные отростки, однако полость этих отростков оставалась узкой, щелевидной. Наступает ли у таких стерильных сегментов переход матки к последней стадии развития — стадии мешка, нами не установлено.

У большинства представителей этой группы матка закладывается впереди от женских половых желез, но в отношении семенников зачаток матки может занимать различное положение: у *Mosgovoyia* все семенники залегают позади матки, у *Bertiella* — впереди, а у *Anoplocephala* матка находится под семенниками.

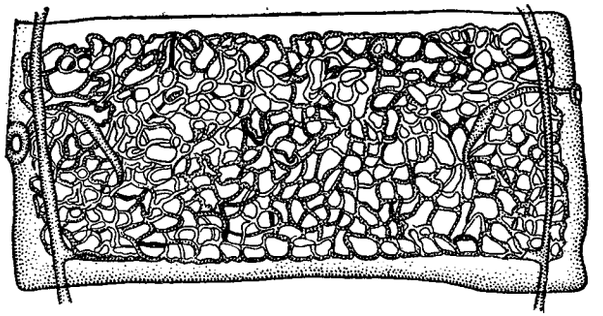
По строению матки *Anoplocephalinae* с парным половым аппаратом мало отличаются от родственных форм, имеющих непарный набор половых органов. Так, например, матка *Ctenotaenia* на второй стадии имеет такую же форму прямой поперечной трубки, как и у *Paranoplocephala*, хотя у первой половой аппарат парный, а у второй — непарный. У некоторых видов аноплоцефалин с парным половым аппаратом матка также парная, у других — непарная. В последнем случае в единую матку впадает два маточных протока — от правого и левого комплекса женских половых желез.

Признак парности матки иногда оказывается непостоянным; так, например, у *Ctenotaenia variabilis* на протяжении одной стробилы могут быть встречены членики с парной и непарной маткой. У *Paronia* в каждом членике закладывается две дугообразно изогнутые матки, но при созревании они могут сливаться по средней линии, причем место слияния варьирует: у одних видов сливаются медиальные ветви маток на значительном протяжении, у других — лишь в концевых участках, у третьих — на некотором расстоянии от медиального конца.

2. Представители подсем. *Monieziinae* отличаются весьма сложным строением матки, которая на первых двух стадиях имеет сетевидный характер. У типичного рода (*Moniezia*) сеть, образованная анастомозирующими трубками матки, очень сложна и запутана. Она занимает все среднее поле во всю толщину мозговой паренхимы и выходит в стороны за линию продольных выделительных сосудов (рис. 66, 67). Наоборот,

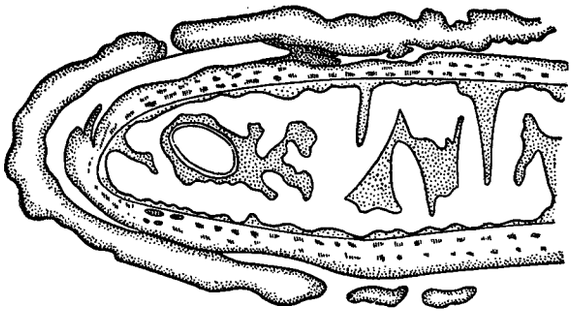
матка *Cittotaenia denticulata* образует сеть весьма несложную, состоящую из небольшого числа ячей.

Весьма своеобразно строение матки *Fuhrmannella*. Она состоит из серии дугообразно изогнутых трубок, которые располагаются в сагиттальной плоскости параллельно друг другу. Выпуклой стороной каждая дуга обращена к передней стенке членика. Дуги соединяются между собой многочисленными анастомозами. Получается сетевидная конструкция, напоминающая положенный на бок каркас тоннеля, внутри которого залегают половые железы.



66. Сетевидная матка *Moniezia benedeni* (Moniez, 1879) (оригинал)

Если матка трубчатая, она обычно располагается на значительном удалении от вентральной и дорзальной стенок членика, вентрально от уровня залегания семенников, но у мониезий и *Fuhrmannella* петли матки



67. Сетевидная матка *Moniezia monardi* Fuhrmann, 1933, на поперечном разрезе (по Фурману, 1933)

простираются преимущественно вдоль вентральной и дорзальной мышечной стенки.

Какие бы формы матка ни принимала, для аноплоцефалид в целом характерно поперечное положение матки, что находится в прямой связи с поперечно вытянутой формой члеников. Однако у аноплоцефалид матка стремится целиком заполнить медуллярную паренхиму, по крайней мере в пределах среднего поля. Простое расширение матки на всю длину сегмента оказывается затруднительным, благодаря наличию довольно многочисленных вертикальных мышечных волокон, и невыгодным, поскольку

наличие внутри членика крупной единой полости без перегородок вызовет деформацию сегмента, потерю его устойчивости к механическим воздействиям, нарушит ход физиологических процессов и пр. Все это допустимо лишь в финальных стадиях развития члеников: когда яйца уже созрели, нарушение жизнедеятельности сегмента не отразится на состоянии дочернего поколения (онкосфер), оно лишь ускорит одряхление и отторжение зрелых члеников. Поэтому мешковидную форму матка аноплоцефалид принимает к концу онтогенетического развития проглоттид. Но яйца достигают значительных размеров задолго до их полного созревания, как только начнется формирование оболочек. В это же время совершается энергичное разрастание матки. Оно осуществляется за счет формирования боковых (по отношению к оси матки) дивертикулов и карманов.

У *Anoplocephala*, которая имеет очень короткие сегменты, дивертикулы отходят преимущественно в дорзальном и вентральном направлениях, но у большинства форм более длинные отростки отходят в направлении продольной оси тела. Поскольку матка чаще бывает приближена к передней стенке членика, ее передние дивертикулы короче задних.

Матка катенотениид родов *Catenotaenia* и *Skrjabinotaenia* имеет совершенно иную ориентировку в отношении осей стробилы: главный ствол матки располагается продольно, а ветви располагаются в поперечном направлении. По общему виду зрелая матка цестод этой группы чрезвычайно похожа на матку типичных тениид (рис. 11). Продольное расположение основного ствола матки *Catenotaenia* соответствует продольно вытянутой форме проглоттид. Матка катенотении проходит приблизительно те же стадии онтогенеза, что и матка катенотении: сначала появляется плотный тяж клеток, затем он превращается в узкую, полую трубку, от которой в стороны начинают отрастать ветвящиеся дивертикулы (рис. 55, *1*). Последние к концу периода развития могут тесно примыкать друг к другу.

г) Матка авителлинид. Околоматочный орган. Матка некоторых авителлинид в начальных стадиях развития напоминает матку аноплоцефалид, но на более поздних этапах онтогенеза сходство нарушается появлением околоматочного органа (organon paruterinum).

Рассмотрим онтогенез матки этой группы цепней на примере *Thysaniezia giardi*.

Первые этапы ее развития такие же, как у аноплоцефалин с трубчатой маткой.

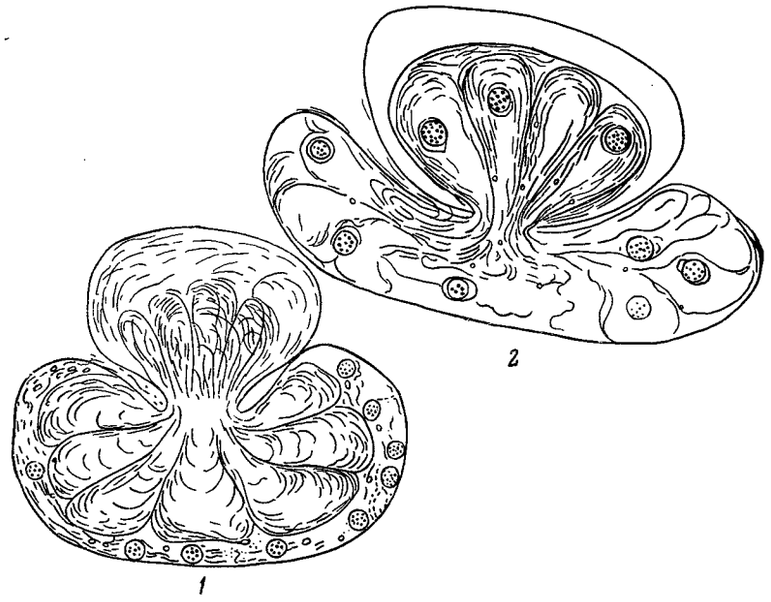
1. Стадия сплошного тяжа. В передней части членика одновременно с яичником, но вполне самостоятельно, во всю ширину среднего поля закладывается сплошной тонкий шнур, к которому сзади от яичника тянется еще более нежный шнур — зачаток маточного канала.

2. Стадия трубки. Эта стадия очень длительна. Вначале матка имеет вид прямой поперечной трубки, затем принимает форму довольно правильной спирали. Петли спирали начинают неравномерно вытягиваться, причем каудальные петли удлиняются сильнее. По мере роста матки стенка ее утолщается, образуя небольшие кармашки, покрытые с поверхности фиброзной тканью (парутеринные органы).

Число парутеринных органов различно у представителей разных родов. У *Avitellina* в каждом членике развивается по одному парутеринному органу, у *Stilesia* — по два, а у *Thysaniezia* и *Thysanosoma* — по нескольку сот. В соответствии с этим парутеринные органы последних двух видов микроскопически малых размеров.

Строение и форма парутеринного органа весьма специфичны. У тизаниезии в зрелом виде он представляет почти округлую, реже грушевидную капсулу, имеющую относительно толстые фиброзные стенки, проявляющие концентрическую слоистость. Внутри капсулы замуровано несколько штук яиц. Одним полюсом такая капсула прикрепляется к стенке маточной трубки.

У *Stilesia* сформированная матка имеет вид гимнастической гири и состоит из двух сферических пузырей, соединенных очень узкой поперечной трубочкой (рис. 53, *2*). На передней поверхности каждого пузыря, залегающего под дорзальным экскреторным сосудом соответствующей стороны, развивается довольно крупное волокнистое цилиндрическое тело,



68. Развивающийся парутеринный орган *Avitellina goughi* Woodland, 1927

1 — на более ранней стадии; *2* — на более поздней стадии, когда внутрь парутеринного органа проникли отдельные яйца (по Гафу, 1911)

толщина которого приблизительно равна диаметру матки, а длина в несколько раз больше. На его переднем конце имеется фиброзный колпачок, развивающийся за счет медуллярной паренхимы.

Первоначально околоматочный орган стилезии представляет сплошное тело, но впоследствии в нем образуется полость, сообщающаяся с полостью матки. Яйца из яйцевода сначала проникают в поральный пузырь матки, где одна часть их задерживается, а другая по узкому протоку переходит в апоральный пузырь. Сформированные яйца из матки поступают в полость парутеринного органа, а матка запустевает и съеживается. С поступлением яиц каждый парутеринный орган стилезии превращается в овальную фиброзную капсулу, лежащую в боковом отделе среднего поля. По средней линии стробилы остается довольно широкое пространство, занятое разделительной пластинкой, возникшей за счет медуллярной паренхимы.

У *Avitellina* матка имеет вид овального мешочка, расположенного по средней линии. Парутеринный орган закладывается очень рано, вместе с зачатком самой матки, до момента созревания половых желез. Сначала по средней линии стробилы можно видеть продольно вытянутую клеточную массу. Она постепенно распадается на узкие поперечные полоски. Каждая такая полоска со временем превращается в матку и парутеринный орган данного сегмента, причем на первых этапах развития трудно бывает различить, где стенка матки переходит в парутеринный орган, так как ткань последнего пронизывает или заполняет полость матки. Из этой ткани формируются волокнистые капсулы, одевающие яйца (рис. 68). В зрелом членике единственный парутеринный орган содержит внутри себя несколько фиброзных капсул, каждая из которых включает небольшое количество яиц.

У некоторых видов авителлин описан парутеринный орган так называемой улиткообразной формы, состоящий из широкого основания, на котором несколько асимметрично располагается вздутый придаток, напоминающий раковину улитки, возвышающуюся над подошвой. Как нам удалось выяснить на примере *Avitellina centripunctata*, подобного рода парутеринный орган представляет лишь одну из стадий его развития. Парутеринным органом в тесном смысле слова здесь является упомянутое вздутие, которое в ходе онтогенеза увеличивается в размерах и, с поступлением в его полость капсул с яйцами, принимает шаровидные очертания. Расширенное основание («подошва») представляет собой производное матки, заросшей волокнистой тканью. После эвакуации яиц «подошва» редуцируется.

д) Биологическое значение околоматочного органа. Предшествующие авторы значение парутеринного органа усматривали прежде всего в создании дополнительной защитной оболочки для яиц в период их пребывания во внешней среде.

Защитную роль парутеринного органа наглядно демонстрируют опыты Дубницкого (1949): если изолированные яйца *Mesocestoides lineatus* (сем. *Mesocestoididae*) погибали при высушивании через 0,5 минуты, то, находясь в парутеринном органе зрелых члеников, яйца сохраняли жизнеспособность при высушивании в течение 25—40 дней.

Кроме того, мы усматриваем значение парутеринного органа авителлинид, парутеринид, идиогенид, мезоцестоидид и других аналогичных образований, как-то: паренхиматозные капсулы инермикапсиферин (рис. 64). давайнеид (рис. 69), дипилидиин, синкапсулы *Neoskrjabinolepis* (рис. 22, 70) и пр., в следующем.

1. Они, повидимому, привлекают внимание промежуточного хозяина, который поедает капсулы с яйцами, принимая их за предмет питания. В этом случае онкосфера, находясь в парутеринном органе, имеет больше шансов попасть в организм промежуточного хозяина, чем затерявшиеся в неровностях почвы яйца.

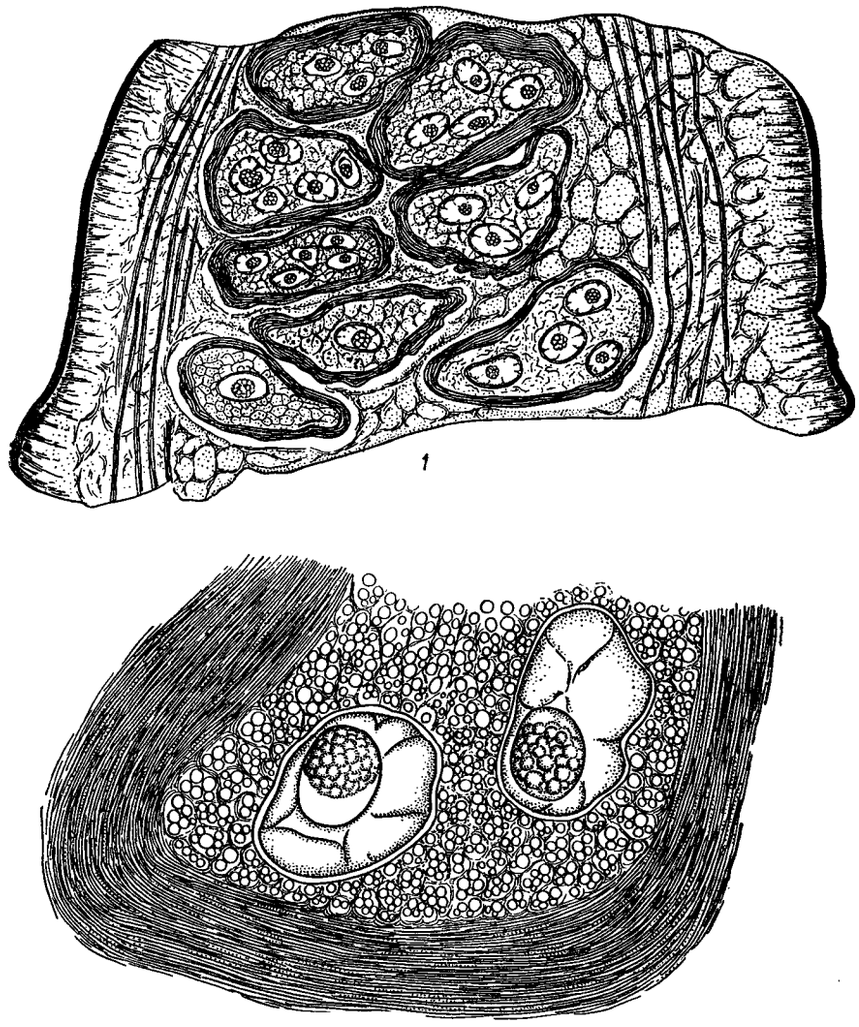
Здесь можно провести аналогию с распространением семян растений, обладающих сочными плодами, с помощью птиц и других животных. Последние активно отыскивают и поедают ягоду или костянку, а вместе с ними и семена, которые могут выходить из кишечника животного, не теряя жизнеспособности.

2. Сопоставляя число парутеринных органов авителлинид с числом яиц, которые вырабатываются в данном членике того же организма, можно обнаружить следующие закономерности:

а) если в членике вырабатывается большое количество яиц, тогда и парутеринные органы многочисленны (пример: *Thysaniezia*, *Thysonosoma*);

б) если яиц в данном членике вырабатывается мало, тогда и парутеринные органы немногочисленны (пример: *Stilesia*);

в) каждый отдельно взятый парутеринный орган авителлинид (или капсула *Inermicapsifer* и пр.) содержит сравнительно небольшое коли-

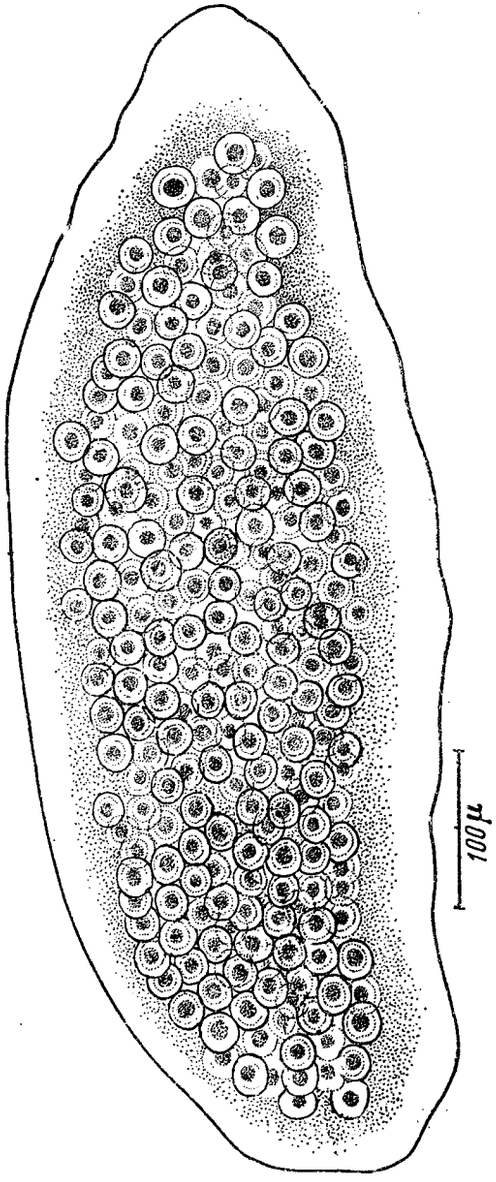


69. Raillietina (Raillietina) frontina (сем. *Davaineidae*)

1 — зрелый членик, содержащий паренхиматозные капсулы с яйцами, в горизонтальном разрезе; *2* — участок капсулы (оригинал)

чество яиц. При этом следует иметь в виду, что промежуточные хозяева авителлинид — орибатиды имеют малые размеры, поэтому в их организме может достичь инвазионной стадии не более 10—13 цистицеркоидов (по данным Потемкиной — до 5 цистицеркоидов мониезий). Если сопоставить это с числом яиц в отдельной капсуле (парутеринном органе), то нетрудно притти к заключению, что от размеров парутеринных органов и подобных образований зависит число инвазионных яиц, попадающих в организм данного промежуточного хозяина.

Весьма показательно, что у *Avitellina*, которая имеет довольно крупные парутеринные органы, внутри последних яйца рассредоточены в несколько капсул, так что в организм одного промежуточного хозяина попадает опять-таки ограниченная доза яиц. Мы предлагаем следующую гипотезу для объяснения роли парутеринных органов и других аналогичных приспособлений.



70. Синкапсула *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947, с яйцами (оригинал)

Возможность возникновения приобретенного иммунитета при гельминтозах теперь можно считать установленной. Мы допускаем предположение, что и промежуточные хозяева из числа членистоногих также окажутся в той или иной степени менее восприимчивыми к повторному заражению личинками гельминтов, чем при первичном заражении. Следовательно, множественная инвазия промежуточного хозяина легче осуществится при одновременном попадании в его организм значительного (оптимального) количества яиц.

Равным образом, множественная инвазия окончательного хозяина облегчается в случае одновременного попадания в его организм соответствующего количества личинок, что произойдет легче всего в том случае, если данный организм промежуточного хозяина будет содержать не одну, но целую группу инвазионных личинок.

Среди цестод насекомоядных нами обнаружено три вида гименолепидид (род *Neoskrjabinolepis*), у которых матки нескольких смежных члеников сливаются в один общий резервуар, внутри которого образуется общий кокон. Если в отдельном членике *Neoskrjabinolepis* образуется немногим более десятка яиц, то общий кокон включает до 200 яиц (рис. 70). Причины образования такого объединенного кокона, именуемого нами синкапсулой, окажутся непонятными, если синкапсуле приписывать лишь роль защитного образования. Предложенная нами иммунобиологическая гипотеза позволяет объяснить, почему членики *Neoskrjabinolepis* перед образованием синкапсулы сливаются с образованием более крупных вместилищ для яиц. Следует иметь в виду, что цестоды рода *Neoskrjabinolepis* в имагинальной стадии обладают ничтожно малыми размерами и число яиц, которое образует данная стробила, весьма ограниченно, но у окончательного хозяина *Neoskrjabinolepis*, подобно эхинококку, обычно вызывает множественную инвазию.

Наконец, у некоторых видов нематод — паразитов насекомых, яйца рассеиваются не в одиночку, а попарно, в небольших капсулах, причем из двух яиц данной пары развиваются два раздельнополых паразита — самец и самка. Этот факт трудно объяснить, если приписывать парутеринному органу лишь роль защитного образования.

Таким образом, формирование капсул с яйцами у паразитических червей есть возникшее в ходе филогенеза приспособление к паразитарному образу жизни, приспособление, обеспечивающее лучшие условия заражения (промежуточного и окончательного) хозяина и лучшие условия существования паразита в организме последнего.

Очевидно, групповое заражение представляет многим паразитам определенные преимущества, так как способность к образованию капсул возникает у гельминтов самых разнообразных групп независимо (конвергентно).

е) Маточные каналы. Выделение зрелых яиц из члеников аноплоцефалид совершается обычно после отторжения данного сегмента от стробилы или еще в кишечнике хозяина или уже во внешней среде. У некоторых цепней яйца покидают членик, когда последний находится в составе стробилы, через разрыв стенки тела и стенки матки.

Бэйлис (Baylis, 1934) у *Bertiella kapul*, *B. anapolytica*, а также у *B. plastica* и *B. elongata* обнаружил появление особых маточных каналов, расположенных в области задних углов членика. Возникновению каналов предшествует появление в паренхиме скопления клеток, с хорошо заметными ядрами. Оно принимает форму узкого тяжа, протянутого от стенки матки до кутикулы. Вскоре внутри этого сплошного тяжа появляется фиброзная сердцевина, в которой образуется канал. Этот канал в дистальном отрезке изнутри выстлан кутикулой. При наличии каналов зрелые членики освобождаются от яиц еще до момента отторжения от стробилы.

Образование маточных отверстий описано у представителей разных групп цепней Cyclophyllidea, обладающих замкнутой маткой, а также у представителей других отрядов цестод, в частности у Tetraphyllidea. Эти отверстия возникают в разных семействах цепней различными путями.

1) У *Gyrocoelia* (сем. *Acoleidae*) маточные поры формируются по средней линии, с дорзальной и вентральной сторон стробилы.

2) У *Bertiella* (сем. *Anoplocephalidae*) они образуются по краям стробилы, в области задних углов члеников.

3) У *Taeniarhynchus* и *Taenia* (сем. *Taeniidae*) яйца изгоняются из члеников при активных сокращениях мускулатуры через разрыв стенки матки, возникающий в момент отторжения от стробилы зрелых проглоттид.

4) У *Mathevolepis petrotschenkoi* (сем. *Hymenolepididae*) мы описали (1948) образование маточного канала на заднем конце члеников. Возможно, что в данном случае для вывода яиц используется терминальный канал и терминальная экскреторная пора, которые обычно существуют на конце последнего членика стробилы цепней.

Во всех перечисленных случаях связь матки с внешней средой устанавливается к моменту созревания яиц, но пока яйца не созреют, матка остается замкнутой. Отсюда можно сделать следующие выводы.

1. Образование маточных каналов у цестод отряда *Cyclophyllidea* (цепни) не представляет случайного явления. Мы склонны его рассматривать как особое направление эволюции полового аппарата цепней, обладающих замкнутой маткой.

2. У представителей различных филогенетических групп цестод это явление возникало независимо и осуществляется различными путями, представляя один из примеров параллелизма в развитии органов у ленточных червей.

3. Маточные отверстия перечисленных выше групп отряда цепней не гомологичны друг другу и поэтому не могут соответствовать выводному отверстию открытой матки лентецов или трематод.

4. Возникновение замкнутой матки у предков современных цепней, повидимому, создавало им некоторые преимущества, обеспечивая лучшие условия формирования зародышей. Однако это новоприобретение ограничивало возможность равномерного распределения (личинок) во внешней среде.

Создавшееся противоречие устраняется путем формирования маточных отверстий. При этом в ходе онтогенеза долгое время (достаточное для образования зародышей) матка остается замкнутой и открывается лишь к концу интраутеринного периода формирования личинок. Указанные условия могут быть соблюдены лишь в случае одновременного созревания яйцеклеток в яичнике, что в действительности свойственно представителям отряда цепней (*Cyclophyllidea*).

Е. Яйца

Яйца *Anoplocephaloidea* имеют довольно разнообразное строение.

Весьма характерно строение яиц аноплоцефалид, которые в типичных случаях обладают специфическим парным рожковидным придатком эмбриофоры (оболочки, окружающей зародыш). При наличии двух сближенных придатков эмбриофора приобретает грушевидные очертания, вследствие чего она получила наименование «грушевидного аппарата».

Рассмотрим строение яйца аноплоцефалид на примере яйца *Moniezia expansa*, строение которого на разных стадиях развития было изучено относительно подробно.

Развивающиеся яйца округлой формы, зрелые имеют форму многогранника (по Синицыну — форму почти правильного гексаэдра с закругленными углами и ребрами). Их скорлупа состоит из трех оболочек.

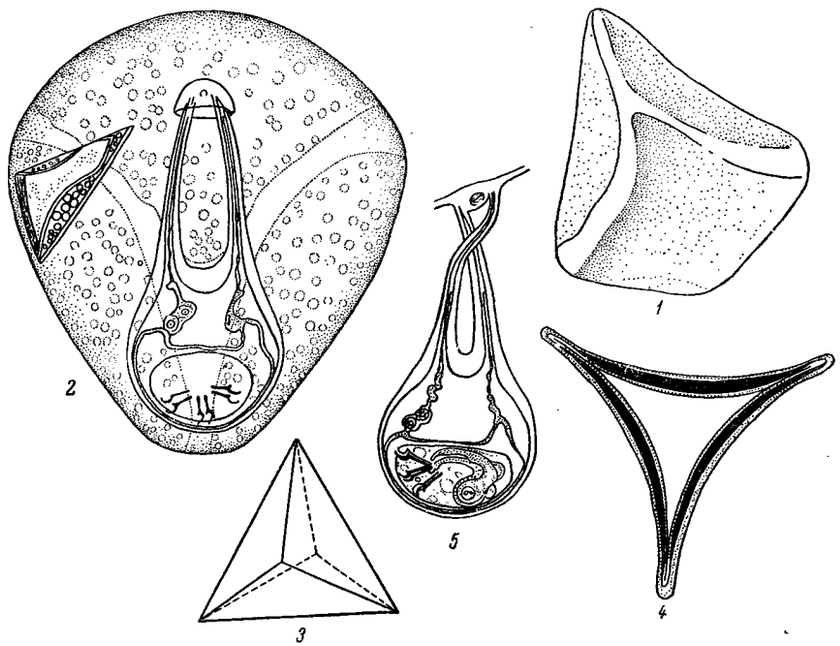
1. Наружная твердая, гомогенная, относительно тонкая. Она проницаема для воды и растворима в пищеварительных соках.

2. Средняя, более толстая, содержит большое количество капелек жироподобного вещества и потому практически непроницаема для воды.

3. Внутренняя очень нежная, фибриллярной структуры.

Первая и третья оболочки равномерной толщины, вторая утолщается к середине каждой грани и утончается по мере приближения к ребрам гексаэдра, где наружная и внутренняя оболочки почти соприкасаются. Таким образом, средняя оболочка практически отсутствует в области граней, благодаря чему в целом скорлупа яйца оказывается водонепроницаемой в области граней и проницаемой в области ребер.

Во влажной среде яйцо наполняется водой и заметно округляется, но в воздушной среде быстро теряет часть запасов влаги, которая испаряется через водопроницаемые участки в области граней. При этом яйцо становится гексаэдрическим или кубическим, его углы и ребра выступают, а грани прогибаются, благодаря чему липоидная оболочка смежных граней смыкается и образует как бы непрерывный слой (рис. 71). Как только липоидные оболочки смежных граней сблизятся, дальнейшая



71. Яйца *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810)

1 — зрелое яйцо, внешний вид; *2* — зрелое яйцо с грушевидным аппаратом и онкосферой; в оболочке яйца треугольная вырезка; *3* — гексаэдр; *4* — схематический разрез оболочек яйца при его усыхании; *5* — грушевидный аппарат с онкосферой (по Синицыну, 1931)

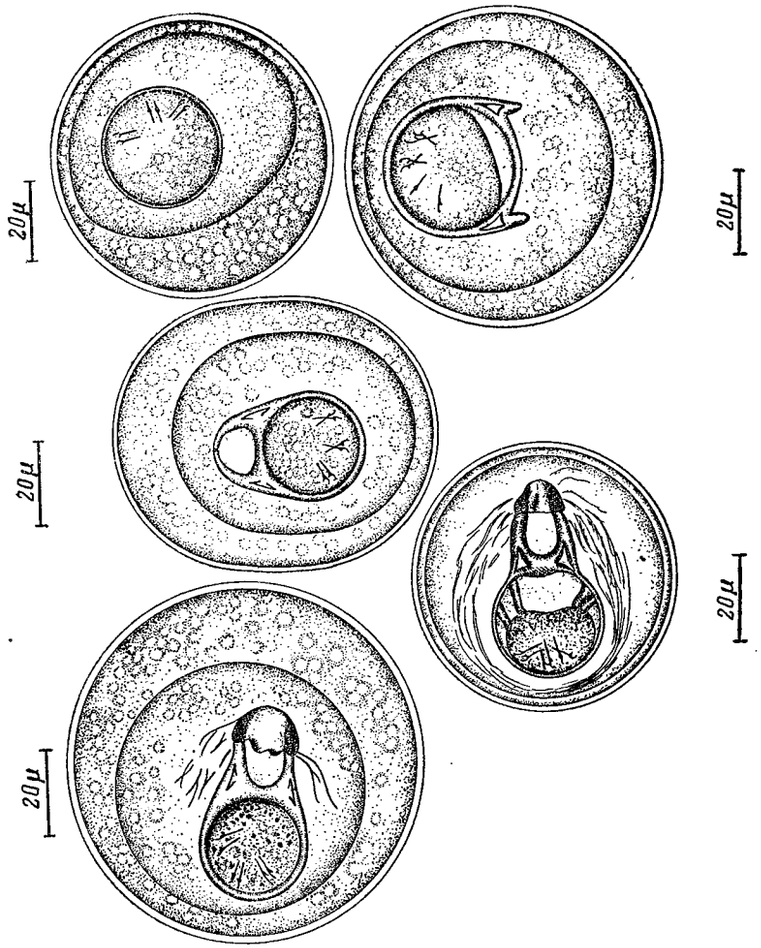
потеря воды приостанавливается, поскольку водопроницаемые участки оболочки теперь не имеют контакта с жидким содержимым яйца, а сама поверхность контакта содержимого с оболочкой значительно сокращается.

Описанное строение оболочек обеспечивает сохранение жизнедеятельности эмбриона при повторном высыхании и увлажнении и способность яиц переносить длительное высушивание (по Синицыну — $1^1/_2$ месяца).

Грушевидный аппарат состоит из вздутой части — бульбуса, от которого отходят сидящие рядом, постепенно утончающиеся рожки. Концы последних бывают прикрыты общим колпачком или диском, к которому от оболочки яйца подходят нежные нити (рис. 72).

Стенка грушевидного аппарата неравномерной толщины, она более толстая у основания рожек (задний полюс) и убывает к противоположному полюсу. Последний условно можно именовать передним полюсом. Столь же постепенно оболочка утончается по направлению от основания к вершине рожек, которые обычно переходят в нитевидные окончания — филаменты.

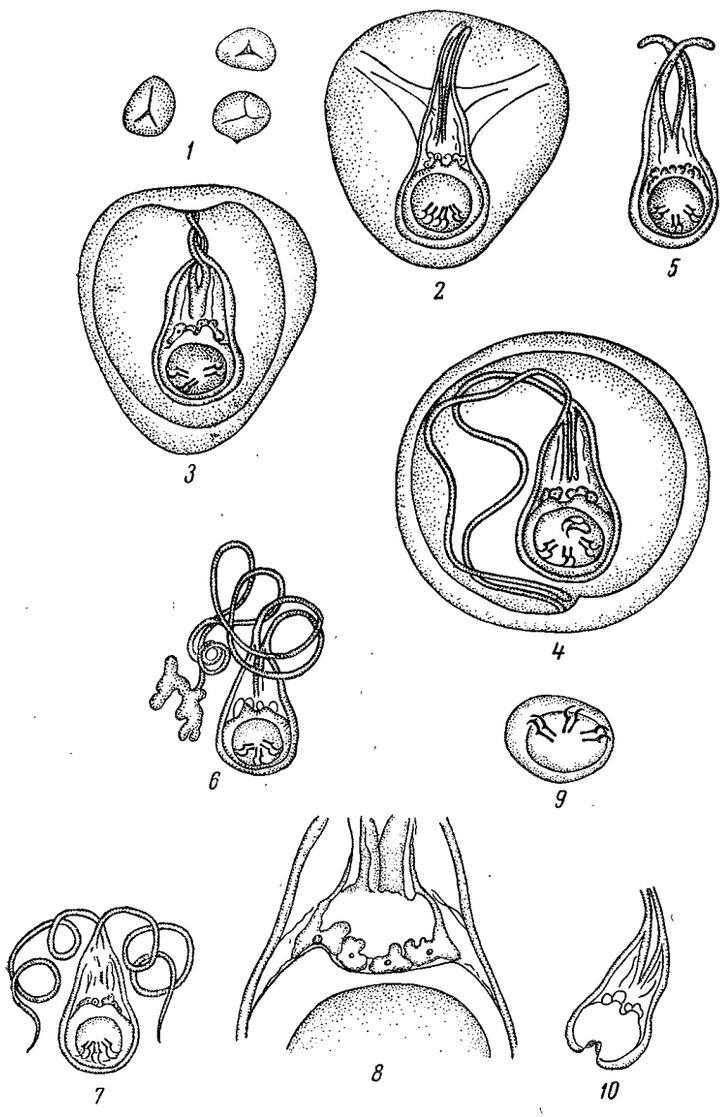
В полости бульбарной части находится личинка — онкосфера, которая окружена тонкой оболочкой и занимает лишь переднюю часть камеры, в задней части которой остается свободное пространство, где находятся четыре клетки, сидящие попарно у основания каждого рожка. От одной из клеток каждой пары вдоль канала, пронизывающего рожок, тянется плазматический тяж. Эти клетки, повидимому, обеспечивают рожкам возможность питаться и расти (рис. 71, 73).



72. Яйца *Moniezia expansa* (Rud., 1810) на разных стадиях развития (по Матевосян, 1938)

По наблюдениям Синицына над *M. expansa* и Риса (Rees, 1933) над *Mosgovoyia pectinata*, рожки продолжают удлиняться еще длительное время после выделения яиц из зрелых члеников и прикрепляются своим колпачком (*M. expansa*) или диском (*Mosgovoyia pectinata*) к внутренней оболочке скорлупы яйца, которую Бланшар именует хорионом.

Значение грушевидного аппарата до сего времени остается нерасшифрованным. Синицын (1931), наблюдавший явление перекручивания рожек, высказал предположение, что при попадании на слизистую



73. Mosgovoyia pectinata (Goeze, 1782) n. comb.

1 — яйца, внешний вид; *2*, *3*, *4* — зрелые яйца с грушевидным аппаратом; *5*, *6*, *7* — грушевидный аппарат с онкосферой; *8* — участок грушевидного аппарата с трофическими клетками *9* — онкосфера, вышедшая из грушевидного аппарата; *10* — грушевидный аппарат после выхода онкосферы (по Рису, 1933)

оболочку окончательного хозяина грушевидный аппарат ввинчивается в ткани животного.

Это мнение вытекает из двух неправильных положений: 1) из гипотезы прямого заражения рогатого скота мониезиозом; 2) из утверждения о том, что перекручивание рожек в период пребывания яиц во внешней среде есть одно из основных проявлений зрелости и инвазионного состояния онкосферы.

После того как было установлено участие промежуточного хозяина в цикле развития различных аноплоцефалид, несостоятельность гипотезы прямого заражения мониезиозом стала очевидной и нацело отвергнута. Отсюда следует, что ввинчивание грушевидного аппарата в слизистые овец и коров за счет перекручивания и раскручивания рожек ни в коей мере не может способствовать завершению биологического цикла мониезий и не должно иметь места. Далее, фактическая сторона гипотезы Синицына также не получила подтверждения: как русские авторы (Лосев, Петров, Мурашкинцев, Потемкина и др.), внимательно наблюдавшие ход развития яиц *Moniezia* во внешней среде, так и иностранные приходят к такому заключению, что перекручивание рожек грушевидного аппарата или не наступает или же носит случайный характер.

Развитие грушевидного аппарата яйца в период его пребывания в матке материнского организма, по Матевосян (1938), совершается следующим образом (рис. 72). Вначале эмбриофора имеет округлые очертания без каких-либо выростов или утолщений, затем на значительном удалении друг от друга появляются два зачаточных рожковидных отростка, направленных остриями в одну и ту же сторону, параллельно друг другу, причем расстояние между ними почти равно диаметру эмбриофоры. Рожковидные отростки постепенно удлиняются, смыкаются вершинами и сближаются у основания. После этого рожки продолжают удлиняться, и на их вершинах возникает общий колпачок, к которому прикрепляется большое количество нежных нитей.

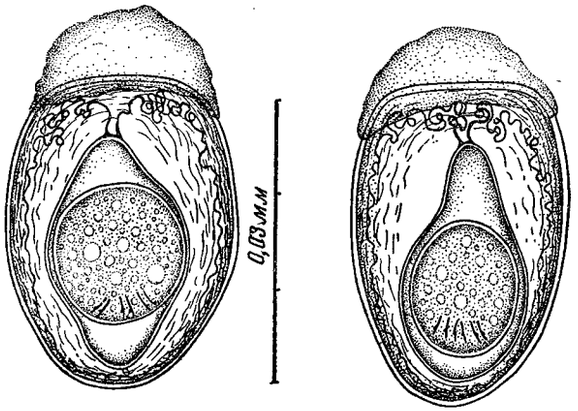
У *Anoplocephala*, *Paranoplocephala* и у многих других аноплоцефалят с трубчатой маткой колпачок на рожках не развивается. Сравнение грушевидного аппарата *Moniezia* в начальных стадиях развития с эмбриофорой представителей других семейств цепней приводит нас к предположению о том, что рожки грушевидного аппарата аналогичны полярным утолщениям эмбриофоры гименолепидид, например *Drepanidotaenia lanceolata*. Мы даже склонны предполагать, что эти образования не только аналогичны, но и гомологичны. В пользу такого мнения говорят особенности развития грушевидного аппарата аноплоцефалид:

а) зачатки рожковидных придатков располагаются на значительном удалении друг от друга, около полюсов и сближаются на поздних стадиях формирования грушевидного аппарата;

б) к полярным утолщениям гименолепидид прикрепляются нежные нити; подобные образования развиваются и в яйцах аноплоцефалид, причем нити в обоих случаях прикрепляются к вершинам утолщений эмбриофоры.

Нам представляется, что рожки грушевидного аппарата представляют сильно развитые полярные утолщения, сместившиеся на одну сторону, вместе с прикрепляющимися к ним тонкими нитями. Отсюда вытекает предположение, что и функция рожковидных придатков грушевидного аппарата существенно не отличается от функции полярных утолщений яиц других семейств подотряда *Anoplocephalata* и состоит в поддержании эмбриофоры во взвешенном состоянии внутри яйца.

Грушевидный аппарат является характерным признаком строения яиц цестод сем. *Anoplocephalidae*, среди которых можно видеть паразитов сумчатых и плацентарных млекопитающих. Его имеют аноплоцефалины с парным и непарным половым аппаратом, с трубчатой и сетчатой маткой. Однако аноплоцефалины от птиц, как правило, не обладают грушевидным аппаратом (роды *Aporina*, *Paronia*, *Hemiparonia*, *Coelodela*, *Triuterina*). У некоторых аноплоцефалин млекопитающих, например у *Pseudanoplocephala*, грушевидный аппарат не обнаружен, тем не менее мы не можем в категорической форме говорить о его отсутствии, так как те аноплоцефалины млекопитающих, у которых грушевидный аппарат не найден, оказываются, как правило, очень слабо изученными и описанными на основании единичных находок. Наоборот, для представителей сем. *Linstowiidae* и *Avitellinidae* отсутствие грушевидного аппарата — вполне постоянное явление, не имеющее исключения.



74. Яйца *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) (оригинал)

III. ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ У АНОПЛОЦЕФАЛЯТ

Тератологические нарушения (уродства) у аноплоцефалят довольно разнообразны. Можно отметить следующие основные типы нарушений.

I. Нарушения, связанные с изменением типа симметрии или с полной утерей симметрии. Они могут проявляться по-разному.

1) Изменения характера антимерии (см. раздел работы, посвященный проморфологии).

а) Возникновение трехлучевой симметрии сколекса или всего организма. Случаи наиболее полного нарушения симметрии этого типа описаны Нейманом (Neumann, 1890) и Меггитом (Meggitt, 1916) для *Anoplocephala perfoliata*, у которой сколекс и вся стробила может приобретать трехлучевое строение (рис. 75).

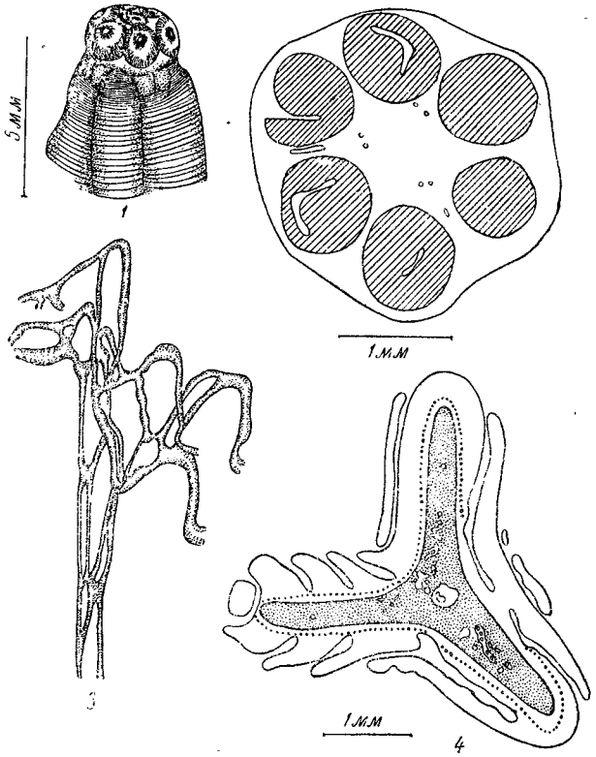
б) Утеря билатеральной симметрии в связи с утерей парности полового аппарата (рис. 76) или в связи с возникновением дополнительного набора половых органов (рис. 77, *1*). Эта группа тератологических явлений свойственна лишь цестодам, в члениках которых нормально формируется по два набора половых органов.

в) Возникновение билатеральной симметрии в связи с возникновением парности полового аппарата. Они имеют место лишь у цестод с непарным половым аппаратом, например у тизаниезии.

Симметричное строение приобретают стерильные экземпляры, лишенные половых желез. Особенно часто стерильные сегменты или даже целые стробилы встречаются у представителей рода *Anoplocephala*.

г) Утеря билатеральной симметрии отдельных члеников в связи с нарушением их конфигурации или в связи с частичным недоразвитием органов половой системы.

2) Нарушения метамерного строения тела. Они, как правило, затрагивают лишь отдельные участки стробилы цестод и проявляются в частичном или полном слиянии двух-трех смежных члеников. Обычно частичное слияние члеников сопровождается частичным слиянием половых органов, особенно концевых (латеральных) отделов половых путей (рис. 77).



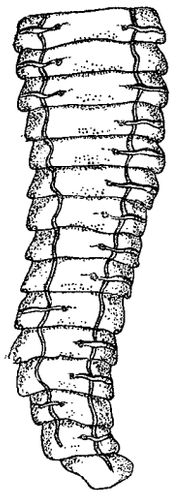
75. Трилучевая симметрия (уродство) *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782)

1 — общий вид переднего конца тела; *2* — поперечный срез сколекса; *3* — участок экскреторной системы сколекса; *4* — поперечный срез стробилы (по Меггиту, 1916)

3) Нарушения, связанные с изменением характера антимерии и метамерии одновременно. Этот сложный тип тератологических изменений свойственен прежде всего цестодам с парным половым аппаратом, в частности мониезии (рис. 78—80).

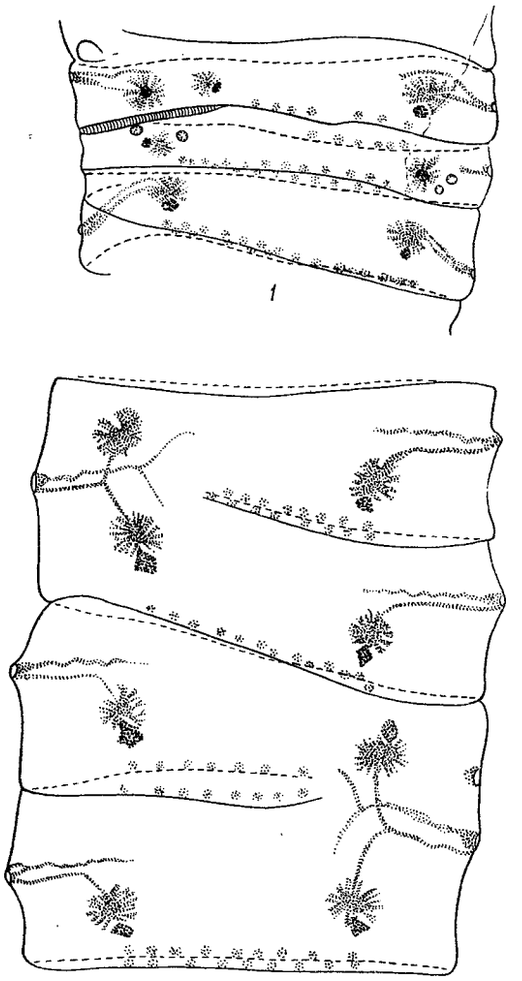
II. Тератологические изменения, не связанные с нарушением типа симметрии. Эта категория изменений объемлет многочисленные, как правило, незначительные нарушения отдельных органов. Лишь у цестод с непарным половым аппаратом недоразвитие или даже утеря отдельных органов может не отразиться на характере симметрии паразитов.

Различного рода уродства аноплоцефалят отмечены не только по отношению к их половозрелой стадии, но и в отношении их личинок, в частности — онкосфер, которые могут иметь по 8, 9 и 12 эмбриональных крючьев.



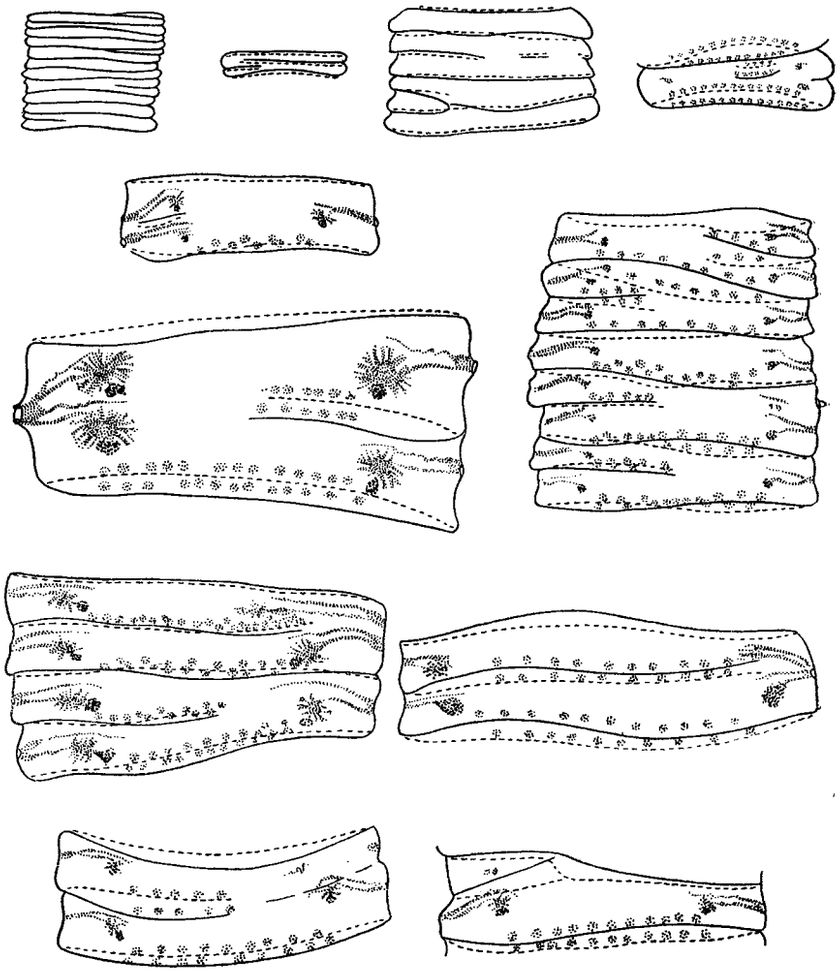
76. Частичная утеря парности полового аппарата *Ctenotaenia* sp. (уродство)

(по Стайлсу, 1895)

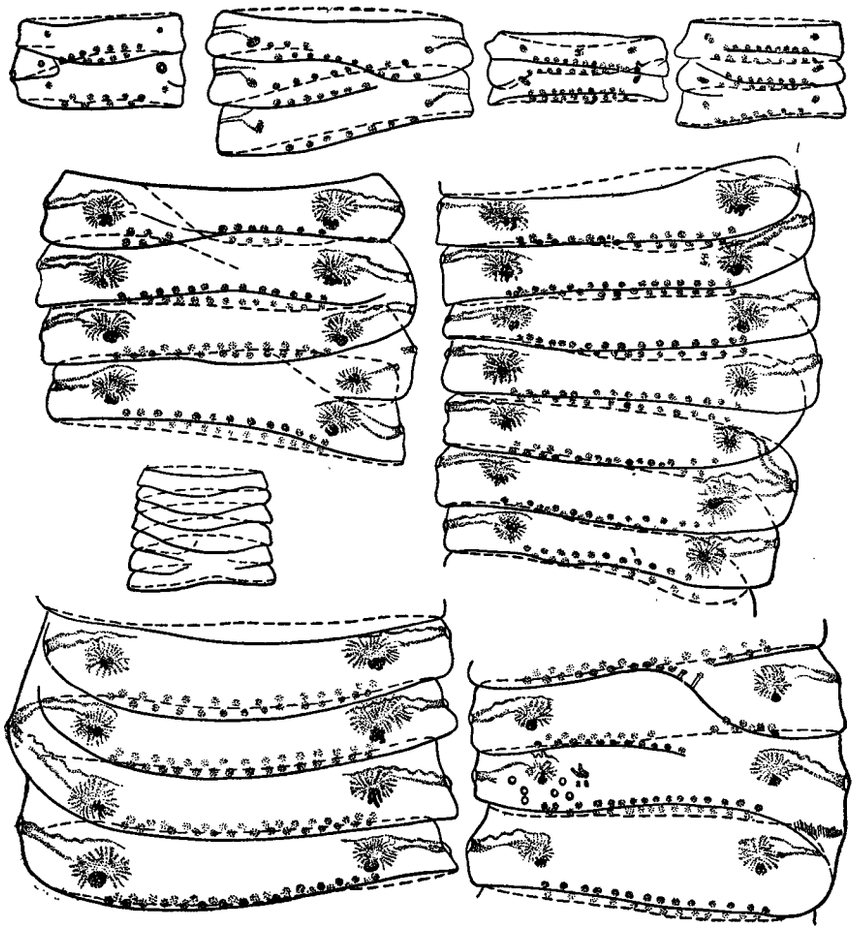


77. Тератологические изменения стробилы *Moniezia expansa* (Rud., 1810)

1 — нарушение билатеральной симметрии в результате появления дополнительного комплекта женских половых желез и недоразвития отдельных органов половой системы; *2* — одновременное нарушение метамерии и антимерии в результате частичного слияния члеников (по Чайльду, 1900)

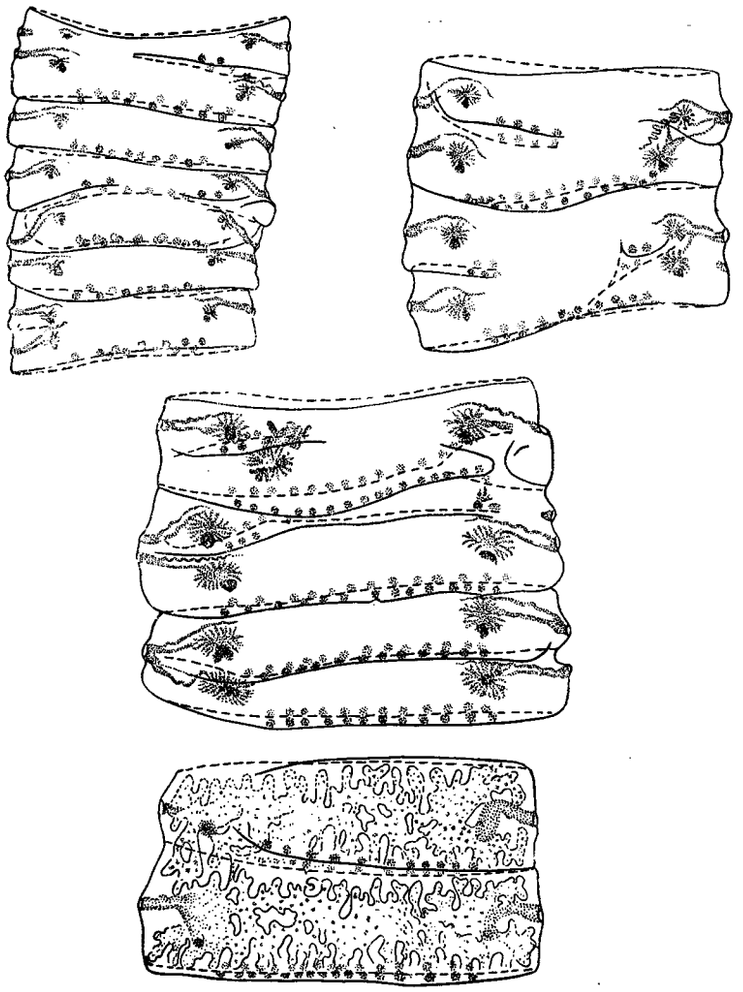


78. Тератологические нарушения стробилы *Moniezia expansa* (Rud., 1810) в результате изменения конфигурации члеников
(по Чайльду, 1900)



79. Тератологические изменения стробилы *Moniezia expansa* (Rud., 1810) в связи с изменением конфигурации члеников (спиральный тип нарушения)
(по Чайльду, 1900)

В общем тератологические изменения аноплоцефалид принципиально не отличаются от изменений, свойственных представителям других групп



80. Тератологические нарушения стробилы *Moniezia expansa* (Rud., 1810) в связи с изменением конфигурации члеников и строения половой системы
(по Чайльду 1900)

цепней. Они достаточно подробно изложены в работе К. И. Скрябина и Р. С. Шульца «Основы общей гельминтологии» (1940), поэтому мы ограничимся приведением общей классификации этих изменений и приведением серии рисунков (рис. 75—80).

Глава III

СТАДИИ ОНТОГЕНЕЗА И ЦИКЛ РАЗВИТИЯ АНОПЛОЦЕФАЛЯТ

Онтогенетическое развитие представителей надсем. *Anoplocephaloidea* осуществляется с участием двух хозяев — промежуточного и окончательного, перечень которых дается в фаунистической части работы.

Промежуточным хозяином аноплоцефалид являются почвенные (панцырные) клещи надсем. *Oribatoidea* (рис. 5). Благодаря работам отечественных гельминтологов (Башкировой, Потемкиной), а также из работ, опубликованных в зарубежной печати, стало известно 27 видов клещей — промежуточных хозяев аноплоцефалид, список которых с указанием состава паразитов мы прилагаем к списку дефинитивных хозяев. Распределение орибатид и других членистоногих, которые участвуют в жизненном цикле аноплоцефалоидей, по видам гельминтов дается в систематической части нашей работы.

К настоящему времени расшифрован цикл развития следующих видов сем. *Anoplocephalidae*.

Anoplocephala perfoliata, *A. magna*, *Paranoplocephala mamillana* — Башкирова (1941).

Moniezia expansa — Станкэрд (Stunkard, 1937—1948), Потемкина (1941, 1946, 1948).

Moniezia benedeni — Потемкина (1941, 1946, 1948).

Bertiella studert — Станкэрд (1940).

Cittotaenia denticulata, *Ctenotaenia ctenoides* — Станкэрд (1939, 1941).

Monoecocestus americana и *M. variabilis* — Фриман (Freeman, 1949).

Кроме того, Потемкина (1941, 1944) установила, что панцырные клещи служат промежуточным хозяином авителлинид рода *Thysaniezia* (*T. giardi*).

Из числа видов сем. *Catenotaeniidae* известен цикл развития *Catenotaenia pusilla*. По данным Жуайе и Бэра (Joyeux et Baer, 1945), промежуточным хозяином *C. pusilla* служит тироглифидный клещ *Clyciphagus domesticus*.

Таким образом, во всех перечисленных случаях развитие аноплоцефалид, авителлинид и катенотениид протекает с участием клещей.

Из числа линстовиид цикл развития изучен лишь у одного вида цестод грызунов — *Oochoristica ratti*, которую мы, вслед за Жуайе и Бэром (1945), считаем синонимом *Mathevotaenia symmetrica*.

По данным Рендторфа (Rendtorff, 1948), для Северной Америки промежуточным хозяином *Oochoristica ratti*, инвазирующей домовых мышей и крыс, могут служить различные жуки сем. *Dermestidae* и *Tenebrionidae*

(*Trogloderma versicolor*, *Attagenus piceus*, *Anthrenus verbascis*, *Tribolium confusum*, *T. ferrugineum*), а также мучная моль *Plodia interpunctella*, которые могут содержать цистицеркоидов, пребывая на стадии личинки, куколки или же во взрослом состоянии.

Можно думать, что многие другие линстовиины млекопитающих (*Mathevotaenia*, *Oschmarenia*, *Cycloskrjabinia*, *Atriotaenia*, *Linstowia*) и рептилий (*Oochoristica*, *Pancerina*) также используют насекомых в качестве промежуточных хозяев.

Об этом свидетельствуют данные фаунистической части нашей работы. В самом деле, огромному большинству видов млекопитающих, подверженных заболеванию различными линстовиидозами, свойственно в той или иной мере питание насекомыми; некоторые из них, например летучие мыши, питаются исключительно насекомыми.

В ходе онтогенеза аноплоцефалиды проходят три основные стадии развития.

1. Стадия шестикрючной личинки — онкосферы, которая развивается внутри оболочек яйца и освобождается от них лишь в организме промежуточного хозяина. Она представляет небольшое (чаще 0,01—0,02 мм) округлое или овальное тело, несущее на одном полюсе (который впоследствии становится задним концом лярвоцисты) шесть подвижных крючьев, расположенных попарно по углам небольшого треугольника. Крючья представляют зародышевое приспособление цестоды, которое со временем перестает функционировать и отбрасывается вместе с церкомером при переходе в имагинальную стадию (сем. *Anoplocephalidae*).

Описаны аномальные случаи, когда некоторые онкосферы аноплоцефалид обладали 12, 9 и 8 крючьями, однако последние всегда располагаются в три группы (по 4, по 3 и по 2).

Синицын (1931) описывает у онкосферы *M. expansa* две крупные железистые клетки, открывающиеся у основания крючьев.

Рендторф (1948) у онкосфер *Mathevotaenia symmetrica* обнаружил два овальных тела гранулярной структуры, расположенных у основания крючьев. Функциональное значение этих образований не установлено (рис. 9—*3*).

2. Стадия лярвоцисты. Характер строения инвазионной лярвоцисты аноплоцефалид и авителлинид позволяет отнести ее к числу личинок типа цистицеркоида. По классификации цистицеркоидов, предложенной акад. К.И. Скрябиным и Е. М. Матевосян (1942, 1945), личинок *Moniezia*, *Cittotaenia*, *Anoplocephala*, *Thysaniezia* можно причислить к типу церкоцисты.

Развитие лярвоцисты в полости тела орибатид и всех изученных в этом отношении аноплоцефалид и авителлинид протекает по одному и тому же руслу. Развивающаяся личинка претерпевает сходные превращения (рис. 81—84). Морфология цистицеркоидов различных аноплоцефалид настолько сходна, что по церкоцисте трудно бывает определить не только видовую, но даже их родовую принадлежность. Более того, церкоциста *Thysaniezia giardi*, которая относится к сем. *Avitellinidae*, морфологически почти неотличима от личинки *Moniezia* — сем. *Anoplocephalidae* (см. рис. 3, 81).

Поэтому мы ограничимся здесь изложением онтогенеза одного широко известного представителя аноплоцефалид — *Moniezia expansa* (по работе Потемкиной, 1948).

Панцырные клещи активно поедают зрелые яйца, содержащие онкосферу. Вышедшая из оболочек яйца онкосфера 0,02 мм в диаметре, проникает сквозь стенку кишечника членистоногого и через 48 часов оказывается в полости тела.

В ходе онтогенетического развития лярвоциста аноплоцефалид, как это установила Потемкина (1948), проходит те же этапы своего формирования, что и лярвоциста гименолепидид.

1. Онкосфера, как исходная стадия развития.

2. Стадия «большого шара». Онкосфера в полости тела клеща увеличивается в размерах до 0,177 мм и претерпевает внутреннюю перестройку; последняя выражается в деградации мускулатуры крючьев, которые теряют свое правильное расположение, и в заполнении тела круглыми однородными клетками.

3. Стадия «вытянутой личинки». Тело вытянуто, 0,345—0,525 мм длины и 0,145—0,180 мм ширины, состоит из мелкозернистой массы, покрыто тонкой кутикулярной оболочкой. В передней расширенной части закладываются присоски размером в 0,095 × 0,0075 мм; позади них появляется скопление известковых телец.

4. Стадия «сегментированной личинки». Тело вытягивается и резким сужением подразделяется на две части. Передняя, бóльшая часть, 0,227—0,340 × 0,145—0,170 мм, снабжена четырьмя присосками и группой известковых телец. Вторая часть приобретает форму сферической капсулы 0,150—0,200 × 0,130 мм, с уплотненной наружной оболочкой. Позади капсулы располагается длинный церкометр 0,040—0,050 мм толщины, на котором располагаются эмбриональные крючья.

5. Стадия инвагинации. На этой стадии передний отдел личинки, из которого формируется сколекс цестоды, втягивается внутрь капсулы, стенки которой утолщены и слагаются из нескольких слоев. Диаметр капсулы при этом увеличивается до 0,210 мм.

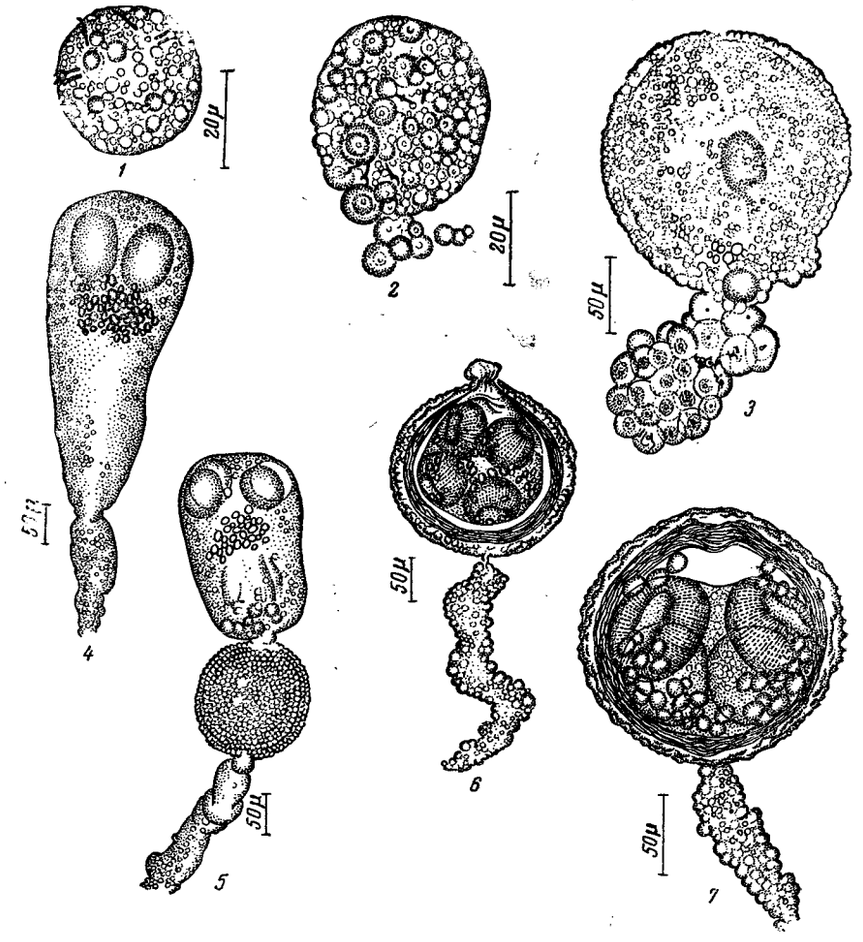
6. Стадия цистицеркоида. На этой стадии личинка становится инвазионной. Сформированная церкоциста представляет шаровидное тело 0,140—0,180 мм в диаметре, одетое плотной оболочкой 0,006 мм толщины. К заднему полюсу тела прикрепляется церкомер 0,050 мм в поперечнике. Стенка цисты имеет слоистое строение. Внутри оболочки цисты находится сформированный сколекс с бокаловидными присосками 0,055—0,040 мм в диаметре, а также крупные известковые тельца.

Следует оговориться, что у аноплоцефалид процесс образования сколекса и закладки присосок начинается на стадии так называемой «вытянутой личинки» еще до перехода на стадию метамеры (сегментированной личинки), поэтому сколексогенез (образование сколекса) мы рассматриваем как процесс, но не как стадию развития, установленную для гименолепидид. В поименовании этапов развития лярвоцисты мы использовали терминологию Потемкиной (1948), которая также не выделяет особой стадии сколексогенеза.

Лярвоциста линстовииды *Mathevotaenia symmetrica* имеет иное, и, в сравнении с личинкой аноплоцефалид, несколько менее сложное строение.

После проникновения в полость тела насекомого онкосфера, которая вначале имеет гомогенную структуру, проходит период роста. В ней развивается центральная группа крупных клеток, из которых, повидимому, позднее формируется сколекс с четырьмя присосками. Развитие сколекса протекает в быстром темпе. Сформированная лярвоциста принимает форму овоида 0,180 мм длины и 0,141 мм ширины. В отличие от церкоцисты аноплоцефалид: а) личинка *Mathevotaenia* лишена церкомера и эмбриональные крючья располагаются на заднем конце овоида; б) сколекс в момент инвагинации выворачивается наизнанку. На заднем конце тела, возле

терминальной поры, развивается экскреторный пузырь, в который вливаются четыре канала (два дорзальных и два вентральных), образующих у вершины ввернутого сколекса кольцевой анастомоз. При высвобождении головки экскреторная система сразу же принимает форму, свойственную взрослым цепням.

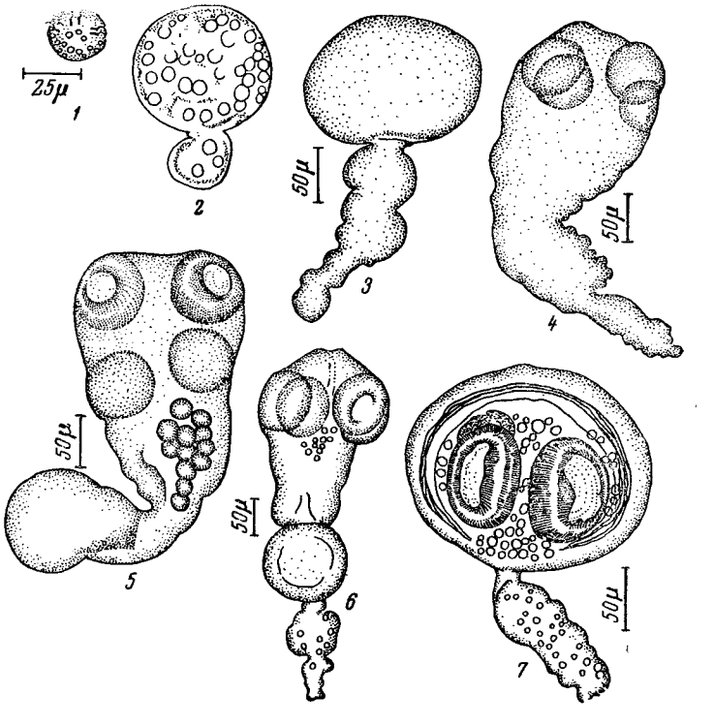


81. Moniezia expansa (Rudolphi, 1810). Стадии развития церкоцисты

1 — онкосфера; *2—3* — стадия «большого шара»; *4* — стадия «вытянутой личинки»; *5* — стадия «сегментированной личинки»; *6* — стадия инвагинации; *7* — сформированная церкоциста (по Потемкиной, 1948)

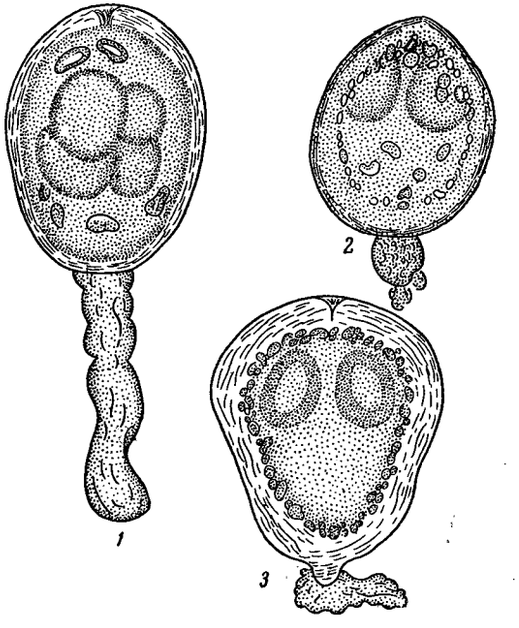
Как видно из описания, лярвоциста линстовиид не подходит ни под один из типов цистицеркоида, установленных Скрябиным и Матевосян для гименолепидид, от которых она отличается ввернутым сколексом и отсутствием вышеперечисленных стадий развития, свойственных лярвоцисте аноплоцефалид, авителлинид и гименолепидид. Вворачивание головки свойственно финне тениид, но личинка *Mathevotaenia* отличается от нее отсутствием полости, наполненной жидкостью.

Цикл развития катенотениид. Из числа катенотениид цикл развития расшифрован лишь у одного представителя — *Cate-*



82. Стадии развития *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782)

1 — онкосфера; *2—3* — стадия «большого шара»; *4—5* — стадия «вытянутой личинки»; *6* — стадия «сегментированной личинки»; *7* — сформированный цистицеркоид (церкоциста) (по Башкировой, 1941)

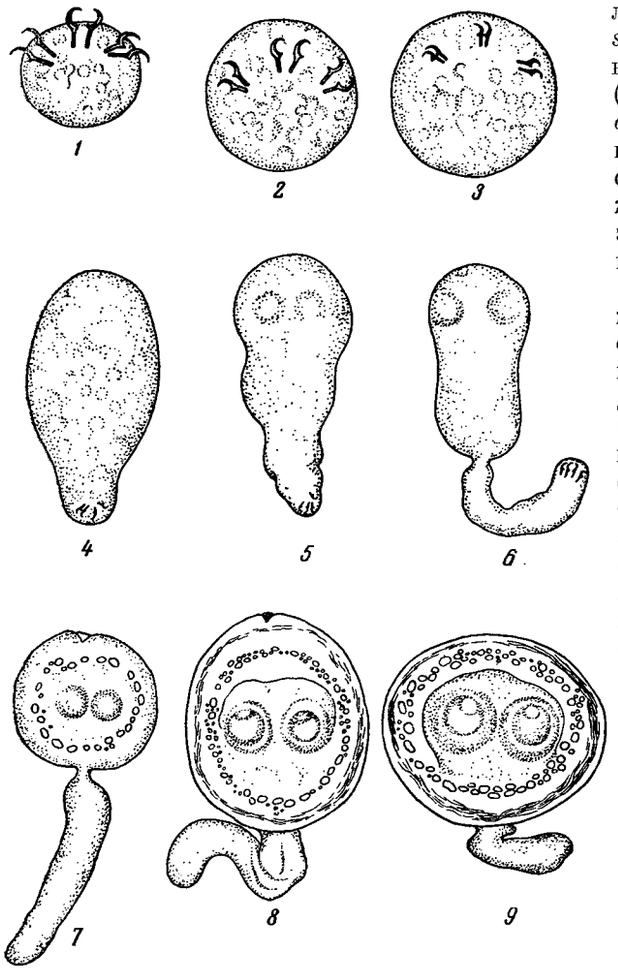


83. Bertiella studeri (Blanchard, 1891). Цистицеркоиды

1 — 2 — не вполне сформированные; *3* — сформированный (по Станнэрду, 1940)

notaenia pusilla, который является типичным видом данной систематической группы паразитов.

В 1945 г. Жуайе и Бэр, после неудачных попыток осуществить прямое заражение окончательного хозяина (мыши) скармливанием зрелых члеников катенотении, а также привлечь в качестве промежуточного хозяина насекомых, обнаружили личинок *Catenotaenia pusilla* в теле тироглифидных клещей *Glyciphagus* (*Oudemansium*) *domesticus* (de Geer). Вначале ими был установлен факт спонтанного заражения клещей, который затем подтвержден экспериментально.



84. Этапы формирования цистицеркоида *Ctenotaenia ctenoides* (Railliet, 1890)

1—3 — онкосферы; *4* — стадия большого шара; *5—6* — стадия «вытянутой личинки»; *7—8—9* — стадия цистицеркоида (по Станкэрду, 1934)

Заражению подвержены лишь взрослые формы клещей и дейтонимфы. На более молодых стадиях клещи не заражаются катенотенией. Жуайе и Бэр объясняют это явление тем, что проходимость кишечника *G. domesticus* устанавливается лишь на стадии дейтонимфы. У протонимфы функционирует лишь передний кишечник, а средняя и задняя кишка представлена компактной массой клеток. Лярвоцисты катенотении встречаются в полости тела клеща по соседству со средней или слепой кишкой.

Наибольшее число личинок, обнаруженных в организме одного клеща, равняется семи. Обычно при спонтанном заражении их бывает 2—3 в одном хозяине.

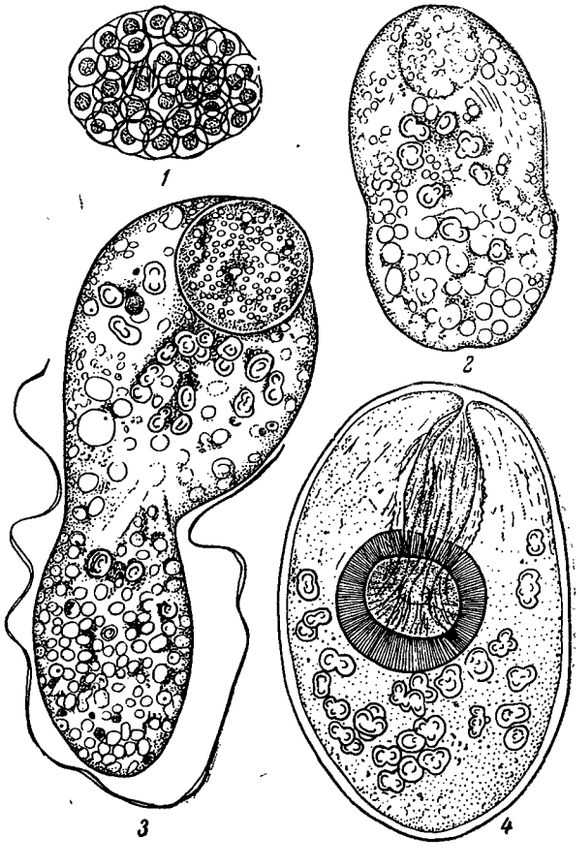
Молодые личинки (моложе 8 дней) имеют вид овальной клеточной массы, состоящей из небольшого количества крупных клеток (рис. 85). На этой стадии личинка еще имеет эмбриональные крючья, которые вскоре исчезают.

Личинки 6 дней имеют размеры 0,046 × 0,035 мм. Размеры личинок 8-дневного возраста составляют 0,069 × 0,050 мм. В последующее время личинка очень быстро растет, теряет эмбриональные крючья; на одном

из полюсов у нее развивается апикальная присоска. Зачаток апикальной присоски заметен уже у личинки 8-дневного возраста.

Молодая лярвоциста довольно подвижна и окружена тонкой оболочкой, не имеющей клеточной структуры. У личинки размером 0,195 × 0,080 мм в средней части тела имеется пара протонефридиев; ее апикальная присоска достигает 0,041 мм в диаметре.

Начиная с этого возраста у личинки отмечена дифференциация клеток. Кутикула ее покрыта мелкими шипиками; присоска приобретает мышечную структуру; передний конец инвагинируется (втягивается); стенка цисты утолщается, и личинка становится менее подвижной. В таком состоянии которое достигается, максимум, на 15-й день, личинка становится инвазионной (рис. 86).



85. Этапы формирования лярвоцисты *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782)

1 — личинка через 8 дней после заражения промежуточного хозяина; *2* — личинка в возрасте старше 8 дней в период образования апикальной присоски; *3* — личинка, извлеченная из цисты; *4* — личинка в цисте с инвагинированной апикальной присоской (по Жуайе и Бэру, 1945)

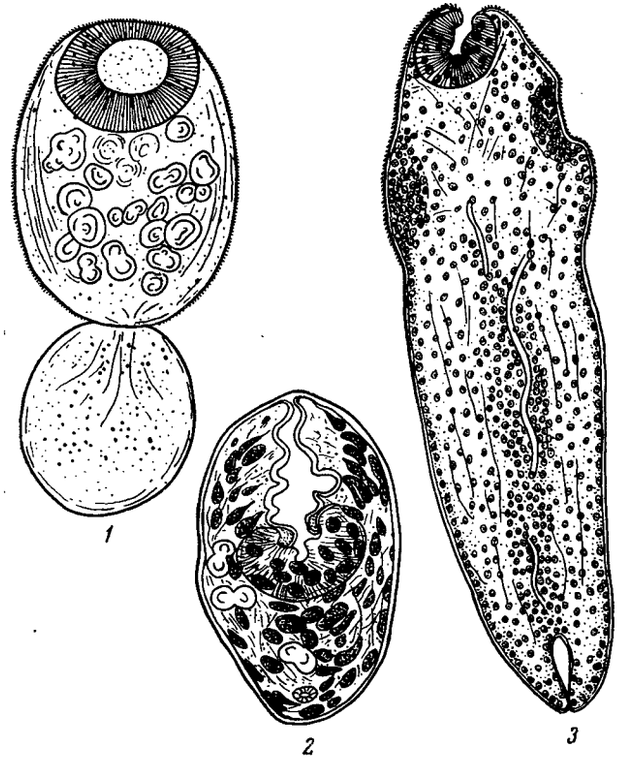
Инвазионная инцистированная личинка имеет 0,095—0,103 мм в длину 0,080 мм в ширину; диаметр ее апикальной присоски составляет 0,046 мм. В теле лярвоцисты имеются многочисленные известковые тельца. На заднем конце тела существует экскреторный пузырь.

При погружении инцистированной личинки в кишечний сок при 38° С оболочка цисты растворяется, личинка высвобождается, передний конец тела ее выворачивается (эвагинируется).

Личинка присасывается к слизистой мыши своей апикальной присоской (латеральные четыре присоски у инвазионной личинки отсутствуют). Молодая цестода, длиною 0,350 мм, обнаруженная в кишечнике мыши, еще не имела четырех окончательных присосок, однако на месте их закладки уже заметны скопления ядер (рис. 86). Латеральные присоски развиваются в постлярвальный период и довольно медленно (рис. 16). По мере их развития апикальная присоска постепенно редуцируется и в конце концов полностью исчезает (рис. 87).

Указанные авторы вполне справедливо отмечают, что личинка *C. pusilla* сходна с плероцеркоидом по строению тела и по наличию экскреторного

пузыря, но отличается от него в том отношении, что структура сколекса плероцеркоида соответствует таковой взрослых цестод, тогда как у *Catenotaenia pusilla* сколекс личинки существенно отличается от сколекса imago. В этом смысле личинка *C. pusilla* отличается также от личинок всех других цестод. На этом основании Жуайе и Бэр (1945) относят лярвоцисту *C. pusilla* к особому типу мероцеркоида (merocercoid), расценивая его как недоразвитый плероцеркоид (*«plerocercoide incomplète»*).



86. Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782)

1 — лярвоциста, вышедшая из цисты под влиянием кишечного сока мыши; *2* — продольный разрез зрелой личинки, находящейся в теле промежуточного хозяина; *3* — горизонтальный разрез молодой цестоды из кишечника мыши. Видны зачатки латеральных присосок и вполне развитая апикальная (по Жуайе и Бэру, 1945)

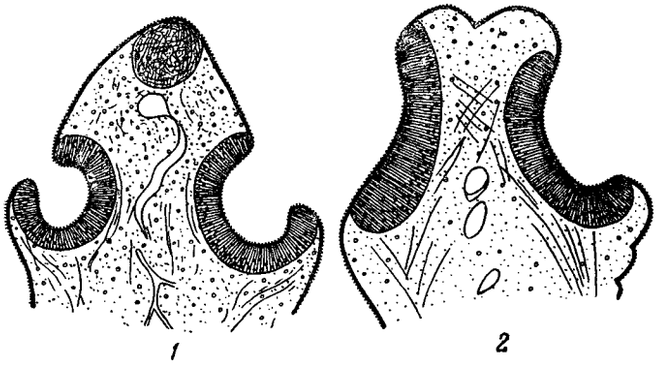
С другой стороны, резорбция апикальной присоски в постлярвальный период отмечена у некоторых ихтиотениид, однако их личинка имеет, кроме апикальной, еще четыре латеральные присоски.

Среди ихтиотениид имеются виды (*Ophiotaenia perspicua* La Rue), у плероцеркоида которых, по данным Герда (Herde, 1938), апикальный орган развивается ранее латеральных присосок.

Жуайе и Бэр (1945) обращают внимание на сходство мероцеркоида *C. pusilla* с личинками цестод, описанных от различных водяных (морских) животных — медуз, пластинчатожаберных моллюсков и рыб. Эти данные со временем могут быть использованы для установления филогенетических связей катенотениид.

3. Имагинальная (половозрелая) стадия онтогенеза описана в морфолого-анатомическом обзоре, однако самые начальные этапы развития имаго с момента попадания лярвоцисты в кишечник окончательного хозяина изучены недостаточно.

По данным Рендорфа (1948), через час после скармливания мышам зараженных жуков (*Trogoderma*) лярвоцисты *Mathevotaenia* были обнаружены в двенадцатиперстной кишке. Они проявляли большую подвижность, но сколекс еще не был вывернут. Через 24 часа сколекс уже принял нормальное положение, причем организм гельминта весьма походил на лярвоцисту из полости тела жука, но с высвобожденным сколексом. Молодая цестода имела 2,9 мм длины и 0,72 мм ширины, которая постепенно убывала от сколекса к заднему концу. Размер присосок 0,054 мм, т. е. такой же, как у личинки. Тело червя способно сильно вытягиваться и округляться.



87. Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782)

1 — молодой экземпляр с рудиментарной апикальной присоской (срез); *2* — взрослый экземпляр. Апикальная присоска редуцирована (срез)
(по Жуайе и Бэру, 1945)

Крупные известковые тельца, возникшие еще на стадии лярвоцисты, равномерно разбросаны по телу цестоды. Дальнейшее развитие в кишечнике мыши выражалось в росте в длину и в увеличении общих размеров, в усложнении экскреторной системы и в появлении сегментации. При этом личиночные крупные (до 0,009 мм) известковые тельца и эмбриональные крючья оказывались в самой последней проглоттиде.

Четырехдневная цестода имела 7,1 мм длины и 0,95 мм ширины, одиннадцатидневная — 20 мм длины, тринадцатидневная — 25 мм. Экземпляр в 21-дневном возрасте 55 мм длины уже приступил к образованию яиц, лишь последний членик оставался стерильным. Матевотения в 23-дневном возрасте имела 75 мм длины, т. е. достигала размера взрослых и начинала отторжение зрелых члеников. По мере развития черви постепенно мигрировали вниз по кишечнику; вполне взрослые экземпляры чаще фиксировались на расстоянии 5—7 дюймов ниже желудка и задним концом могли достигать слепой кишки.

В связи с тем что молодые членики, образующиеся в области шейки, не имеют сформированных органов половой системы, порядок их развития может быть различным в разных группах аноплоцефалид.

У линстовиид мужские и женские половые железы развиваются приблизительно одновременно. В период расселения оплодотворенных яиц в паренхиме членика яичники и семенники довольно быстро исчезают. Из числа половых желез лишь остатки желточника на срезах можно видеть довольно долго после исчезновения яичника.

У большинства аноплоцефалид мужские и женские половые железы также достигают зрелости почти одновременно, но у цестоды кенгуру *Fuhrmannodes proterogyna* сначала развиваются женские половые органы, а мужские сильно запаздывают. Весьма своеобразен порядок развития половых органов у *Progamotaenia*. Так, у *P. zschokkei* в молодых сегментах при первом появлении зачатков половых желез уже видна вполне сформированная вагина, имеющая семеприемник, заполненный спермой. Семенники и бурса цирруса в это время пребывают в зачаточном состоянии. Вполне очевидно, что оплодотворение *P. zschokkei* совершается до того, как мужские и женские половые железы данного членика достигнут зрелости. Эти сегменты в момент копуляции ведут себя, как женские.

Глава IV

ХОЗЯЕВА АНОПЛОЦЕФАЛЯТ

Цестоды надсем. *Anoplocephaloidea* паразитируют у наземных позвоночных, относящихся к группе амниотических животных (*Amniota*), обнимающей классы рептилий, птиц и млекопитающих.

В литературе отмечено также два случая нахождения линстовиид у *Anamnia*, в частности у амфибий. Однако проверка показала, что в одном случае окончательный хозяин (*Boyga cyanea*) относится к классу рептилий (змеи), но не к земноводным; во втором случае линстовиида *Oochoristica agamae*, один из самых обычных паразитов ящериц, была зарегистрирована у земноводных (*Rana occipitalis*), однако авторы, опубликовавшие эти сведения,— Саутвел и Лейк (Southwell et Lake, 1939), не присутствовали при вскрытии позвоночного и высказывают предположение, что хозяин был заэтикетирован ошибочно.

Таким образом, до сего времени достоверных фактов нахождения линстовиид, аноплоцефалид и тизанозоматид у амфибий гельминтологическая наука не имеет.

I. КЛАСС РЕПТИЛИЙ

Представители класса рептилий являются хозяевами одних лишь линстовиид подсем. *Linstowiinae*, которые представлены 36 видами трех очень близких родов: *Oochoristica*, *Pancerina*, *Semenoviella*.

Их разделение по отрядам хозяев представлено в табл. 1.

Приведенные цифры показывают, что наибольшее число видов линстовиин паразитирует у чешуйчатых гадов, в частности у ящериц, для паразитов которых можно также отметить более высокую интенсивность и экстенсивность инвазии, тогда как единственный вид *Oochoristica* от черепах был встречен всего лишь один раз.

Видовой состав рептилий, являющихся хозяевами линстовиид, приведен в общем списке дефинитивных хозяев, который включает 71 вид черепах, ящериц и змей. Они относятся к трем отрядам.

В списке хозяев совершенно отсутствуют клювоголовые и крокодилы, а черепахи представлены всего одним видом наземных черепах; наиболее обильно представлены чешуйчатые (*Squamata*), особенно ящерицы (*Lacertilia*).

Сопоставление числа видов хозяев и паразитов показывает, что видовой состав рептилий по численности вдвое превышает видовой состав их паразитов из числа *Anoplocephaloidea*.

Таблица 1

Распределение линстовиин по отрядам класса рептилий

Наименование отрядов рептилий	Число видов цепней			Всего паразитов		Всего хозяев	
	Oochoristica	*Pancerina*	*Semenoviella*	видов	родов	видов	родов
Черепахи	1	—	—	1	1	1	1
Ящерицы	25	1	1	27	3	48	28
Змеи	11	—	—	9	1	22	17
Всего	34	1	1	36	3	71	46

Примечания: 1) Для фаунистических исследований мы привлекаем лишь тех гельминтов, видовая принадлежность которых более или менее твердо установлена. Виды паразитов, определенные с пометкой «species», в таблицу не включены.

2) Итоговые данные не всегда соответствуют сумме цифр в колонке, так как один и тот же вид цестод может быть встречен у разных отрядов рептилий.

По данным Кашкарова и Станчинского (1940), в природе существует почти одинаковое число видов ящериц и змей (приблизительно по 1800 видов). Однако число видов линстовиид у ящериц более чем вдвое превышает число видов линстовиид от змей. Это преобладание мы объясняем биологическими особенностями хозяев и паразитов: промежуточными хозяевами линстовиин (а другие группы *Anoplocephaloidea* не встречаются у рептилий), по данным Рендторфа, 1948, служат насекомые, которые в большей мере поедаются ящерицами, тогда как змеи, особенно ядовитые, ведут преимущественно хищный образ жизни.

Водяные пресмыкающиеся, в частности крокодилы и черепахи, не заражаются линстовиидами. Но у наземных черепах цестоды также почти не встречаются, что, повидимому, объясняется растительноядным образом жизни этих рептилий.

Обращает на себя внимание факт отсутствия у рептилий цестод семейств *Anoplocephalidae*, *Catenotaeniidae* и *Avitellinidae*. Эти паразиты также являются биогельминтами, но их промежуточными хозяевами служат преимущественно сапрофитные клещи, которые, вследствие ничтожно малой величины, не могут активно поедаться хищными и насекомоядными рептилиями.

Отсутствие аноплоцефалид и авителлинид у травоядных пресмыкающихся, очевидно, объясняется высокой специфичностью указанных паразитов по отношению к окончательным хозяевам, каковыми являются теплокровные позвоночные и преимущественно млекопитающие, поскольку некоторая возможность к пассивному поеданию орибатид у наземных травоядных черепах имеется.

II. КЛАСС ПТИЦ

Представители класса птиц в общей сложности заражаются 27 видами аноплоцефалоидей, подавляющая масса которых (24 вида) относится к подсем. *Anoplocephalinae* и три вида условно относят к линстовиинам которые теперь выделены в сем. *Linstowiidae*.

В их число входит цестода от *Centropus superciliosus* (сем. *Cuculidae*, Бельгийское Конго), которую Саутвел и Лейк (Soutwell et Lake, 1939) ошибочно причислили к виду *Zschokkeella guineensis* (= *Inermicapsifer guineensis*), что нельзя считать правильным, поскольку род *Zchsokkeella* (= *Multicapsiferina*) не имеет паренхиматозных капсул с яйцами, а *Inermicapsifer guineensis* обладает капсулами, включающими по нескольку яиц. Кроме того, *I. guineensis* является типичным обитателем кишечника грызунов и не встречается у птиц.

Два других вида — *Multicapsiferina linstowi* и *Sobolevina otidis* изучены весьма недостаточно и могут быть отнесены к сем. *Davaineidae* Fuhrmann, 1907.

Таким образом, самое явление инвазии птиц линстовиидами мы еще не можем считать твердо установленным.

Аноплоцефалины от птиц распределяются между восемью родами следующим образом.

Род *Paronia* — одиннадцать видов. Список видов этого рода включает преимущественно цестод тропической зоны.

Род *Aporina* — пять видов. Они встречаются у голубиных птиц и попугаев. Кроме того, *Aporina delafondi*, обычный паразит голубиных, была обнаружена один раз у хищника (*Nephron*). Повидимому, эта находка носит случайный характер.

Род *Ctenotaenia*. У птиц разных отрядов зарегистрировано три вида ктенотении: *C. rheae* от нанду, *C. avicola* от утки и *C. «arvicola»* от диких куриных, но достоверным можно считать лишь факт обнаружения ктенотении у американских страусов (нанду). Однако ввиду того, что за 45 лет повторных находок аноплоцефалид у страусов не было, мы не рискуем указывать их в списке облигатных хозяев *Ctenotaenia*, тем более что все прочие виды того же подрода этого рода обитают в кишечнике грызунов.

Род *Hemiparonia*—два вида, встречающихся у австралийских какаду.

Роды *Paramoniezia*, *Coelodela*, *Moniezioides* и *Triuterina* среди паразитов птиц имеют по одному виду каждый. Три последних рода монотипичны, встречаются крайне редко и потому недостаточно изучены.

Характер распределения аноплоцефалин и линстовиин по хозяевам класса птиц отражен в табл. 2.

Список окончательных хозяев включает 55 видов птиц, которые распределяются между 10 отрядами.

Отряд *Columbae* содержит двадцать два вида окончательных хозяев, отряд *Psittaci* — пятнадцать видов, отряд *Pici* — семь видов, отряд *Passeres* — три вида, отряд *Coracii* — два вида и пять отрядов птиц (*Rehae*, *Accipitres*, *Calli*, *Cuculi* и *Otides*) дают по одному представителю.

Если оставить в стороне одиночные и случайные находки, то станет очевидным, что цестоды подсем. *Anoplocephalinae* встречаются главным образом у птиц, объединяемых русскими орнитологами в группы куроподобных (*Alectoromorphae*) и сизоворонкоподобных (*Coraciimorphae*).

Если рассматривать состав этих птиц с экологической точки зрения, то нетрудно заметить, что все виды окончательных хозяев данного класса ведут вполне сухопутный образ жизни и питаются преимущественно растительной пищей, чаще плодами.

Наоборот, водоплавающие или болотные птицы, а также хищники, свободны от заражения аноплоцефалидозами, что становится понятным, если учесть биологию развития аноплоцефалид, известные промежуточные хозяева которых (клещи) также являются типичными представителями сухопутной фауны и доступны к поеданию лишь растительноядным сухопутным птицам.

Сопоставление числа видов хозяев и паразитов показывает, что видовой состав хозяев вдвое богаче (табл. 2).

Таблица 2

Распределение аноплоцефалят различных родов по различным отрядам птиц

Наименование отрядов птиц	*Linstowiinae*			*Anoplocephalinae*								Всего паразитов		Всего хозяев	
	Multicapsiferina	*Sobolevina*	Gen. sp.	*Avorina*	*Ctenotaenia*	*Coelodela*	*Hemiparonia*	*Moniezioides*	*Paramoniezia*	*Paronia*	*Triuterina*	видов	родов	видов	родов
Нанду					1							1	1	1	1
Дневные хищники				1								1	1	1	1
Куры	1				1							2	2	1	1
Дрофы		1										1	1	1	1
Голуби				3		1				1		5	3	22	11
Кукушки			1												
Попугаи				2			2	1	1	5	1	12	6	15	11
Сизоворонки . .										1		1	1	1	1
Дятлы										2		2	1	7	3
Воробьиные . . .										3		3	1	3	2
Птицы неизвестного систематич. положения				1								1	1	1	1
Всего . .	1	1	1	5	2	1	2	1	1	11	1	27	10	53	33

III. КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Подавляющее большинство видов и родов *Anoplocephaloidea* относится к числу паразитов млекопитающих. Если отбросить виды, не получившие точного определения, то на долю цестод млекопитающих выпадает 167 видов, принадлежащих к 44 родам и подродам.

Из них к сем. *Linstowiidae* относится 45 видов 14 родов и подродов, к сем. *Anoplocephalidae* относится 96 видов 24 родов и подродов, к сем. *Avitellinidae* относится 18 видов 4 родов, к сем. *Catenotaeniidae* относится 8 видов 2 родов. Таким образом, основная масса аноплоцефалоидей приходится на долю млекопитающих.

Распределение *Anoplocephaloidea* по отрядам млекопитающих отражено в табл. 4.

Анализ цифрового материала показывает следующее.

1. Наиболее богатый видовой состав цепней имеет место среди паразитов грызунов (61 вид); за ними следуют в убывающем порядке:

отр.	парнокопытные	30 видов
»	сумчатые	25 »
»	даманы	13 »
»	непарнокопытные	11 »
»	хищные	10 »
»	насекомоядные	5 »
»	обезьяны	5 »

У представителей прочих отрядов млекопитающих, перечисленных в таблице, встречаются лишь единичные виды аноплоцефалид.

2. Цестоды подсем. *Linstowiinae* свойственны более всего сумчатым — 7 видов, насекомоядным — 5 видов, грызунам — 7 видов, хищным — 9 видов.

3. Цестоды подсем. *Inermicapsiferinae* встречаются главным образом у даманов — 12 видов, а также у грызунов — 5 видов, 2 вида отмечены у человека.

4. Цестоды сем. *Anoplocephalidae* свойственны прежде всего грызунам — 39 видов, затем — сумчатым — 18 видов, парнокопытным — 13 видов и непарнокопытным — 11 видов, 2 вида аноплоцефалид могут инвазировать человека. Некоторые систематики два последних отряда млекопитающих объединяют в один отряд копытных, которому свойственны 24 вида аноплоцефалид.

5. Все представители сем. *Catenotaeniidae* обитают только у грызунов, а виды сем. *Avitellinidae* встречаются лишь у парнокопытных.

6. Список хозяев включает 300 видов 156 родов млекопитающих.

Отряд однопроходных представлен 2 видами рода *Tachyglossus*. Этим исчерпывается список хозяев из подкласса *Prototheria*. Отряд сумчатых (подкласс *Metatheria*) включает 33 вида 15 родов.

Подкласс *Eutheria* (высшие звери) представлен 265 видами (151 рода) хозяев, которые относятся к 12 отрядам.

Более трети видового состава хозяев подкласса плацентарных *Eutheria* приходится на долю грызунов — 112 видов (55 родов), за ними следуют:

отр.	парнокопытных	61 вид	(36 родов)
»	обезьян	33 вида	(15 родов)
»	непарнокопытных	14 видов	(6 родов)
»	хищных	14 видов	(13 родов)
»	насекомоядных	9 видов	(5 родов) и т. д.

В отношении экологических особенностей хозяев можно высказать следующее.

1) Хозяевами цестод надсем. *Anoplocephaloidea* являются наземные позвоночные. Представители морской фауны полностью свободны от заражения аноплоцефалидозами.

2) Основная масса видов сем. *Anoplocephalidae* принадлежит травоядным плацентарным (грызуны и копытные), а также травоядным сумчатым (кенгуру и др.).

Таблица 3

Соотношение количества видов и родов хозяев и аноплоцефалоидей

Наименование классов окончательных хозяев	Хозяева		Паразиты	
	виды	роды	виды	роды
Рептилии	71	46	36	3
Птицы	53	33	27	10
Млекопитающие . . .	300	156	167	44
Итого	424	235	230	57

Таблица 4

Распределение аноплоцефалят различных родов по различным отрядам млекопитающих

Название отрядов млекопитающих	Сем. *Linstowiidae*														Сем. *Anoplocephalidae*										
	п/р. *Linstowia*	п/р. *Paralinstowia*	п/р. *Oprosumia*	р. *Cycloskrjabinia*	п/р. *Atriotaenia*	п/р. *Ershovia*	р. *Malhevotaenia*	п/р. *Oschmarenia*	п/р. *Inversia*	п/р. *Morosovella*	р. *Inermicapsifer*	р. *Metacapsifer*	р. *Paricapsifer*	р. *Thysanotaenia*	р. *Anoplocephala*	р. *Andrya*	п/р. *Aprostatandrya*	п/р. *Sudaricovina*	р. *Fuhrmannodes*	р. *Baerietella*	р. *Cittotaenia*	р. *Ctenotaenia*	р. *Mosgovoyia*	*Cittotaenia* s. lato	р. *Diandrya*
Однопроходные	1																								
Сумчатые	2	1	1	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	9	—	—	—	—	—
Насекомоядные							5																		
Рукокрылые				1																					
Шерстокрылы																				4					
Неполнозубые							3																		
Грызуны							2				4	1	—	—	—	6	5	2	—	1	2	7	3	—	1
Хищные					1	2	3		1	2	1														
Даманы											9	—	3		1										
Слоны															1										
Парнокопытные																								1	
Непарнокопытные															6										
Полуобезьяны														1											
Обезьяны															1					3					
Человек														1						1					
Всего	2	1	1	1	1	2	15	1	1	2	12	1	3	2	9	6	5	2	1	17	2	7	2	1	1

Таблица 4 (продолжение)

Название отрядов млекопитающих	Сем. *Anoplocephalidae*														Сем. *Catenotaeniidae*		Сем. *Avitellinidae*				Всего паразитов		Всего хозяев	
	р. *Fiabelloskrjabinia*	р. *Fuhrmannella*	п/р. *Moniezia*	п/р. *Blanchardieziа*	п/р. *Baerietzia*	*Monieziа* s. lato	р. *Monoecocestus*	р. *Parabertiella*	р. *Paramonieziа*	р. *Paranoplocephala*	р. *Progamotaenia*	р. *Pseudanoplocephala*	р. *Schizorchis*	р. *Triplotaenia*	р. *Catenotaenia*	р. *Skrjabinotaenia*	р. *Avitellina*	р. *Stilesia*	р. *Thysaniezia*	р. *Thysanosoma*	видов	родов и подродов	видов	родов
Однопроходные																					1	1	2	1
Сумчатые	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	5	—	—	2	—	—	—	—	—	—	25	10	33	14
Насекомоядные																					5	1	9	5
Рукокрылые																					1	1	1	1
Шерстокрылы																					4	1	2	1
Неполнозубые																					3	1	5	4
Грызуны	—	1	—	—	—	—	6			10			2		6	2					61	27	112	55
Хищные																					10	6	14	13
Даманы																					13	3	8	1
Слоны																					1	1	1	1
Парнокопытные			2	1	2	2	1		2			1					11	4	2	1	30	12	61	36
Непарнокопытные	2			1		1				1											11	5	14	6
Полуобезьяны																					2	2	4	2
Обезьяны					1																6	4	33	15
Человек																					2	2	1	1
Всего	2	1	2	2	3	3	7	1	2	11	5	1	2	2	7	2	11	4	2	1	167	44	300	156

3) Линстовиины встречаются у тех сумчатых и плацентарных млекопитающих, которым свойственно в той или иной степени питание насекомыми.

Сопоставление числа видов (и родов) цестод и хозяев различных классов (табл. 3, 4) показывает следующее.

1. Число видов хозяев в 1 $^1/_2$—2 раза, а число родов в 4 раза превышает аналогичные показатели цепней.

Если сравнить более крупные систематические группы, то отмеченное отставание у цестод проявится в еще более резкой форме: хозяева изучаемой группы цепней принадлежат трем классам и 27 отрядам позвоночных, тогда как их цестоды пока еще не дали ни одного класса, ни одного отряда и причисляются к одному надсемейству — *Anoplocephaloidea*.

2. Наиболее обширные группы хозяев обладают наибольшим количеством видов паразитов (грызуны, парнокопытные, приматы, сумчатые).

Систематический перечень окончательных и промежуточных хозяев с указанием видового состава гельминтов даем в приложении.

Глава V

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ АНОПЛОЦЕФАЛЯТ

I. ВВЕДЕНИЕ

Существующее зоогеографическое районирование построено почти исключительно на основании материалов по распространению свободноживущих животных организмов и в первую очередь позвоночных.

Несмотря на то, что значение данных гельминтологии для зоогеографии было доказано более полувека тому назад, работа по установлению закономерностей распределения гельминтов по земной поверхности еще только начинается.

Первые серьезные исследования в этом направлении проведены советскими учеными (проф. В. А. Догель, 1947, проф. А. А. Соболев, 1947, и др.).

Зоогеографическое районирование фауны гельминтов «может быть производимо исходя из двух отправных точек. С одной стороны, можно построить картину зоогеографического районирования отдельных систематических групп паразитов, например сосальщиков, цестод и т. п. С другой стороны, можно дать отражение систематической характеристики всей паразитофауны определенной группы животных — хозяев в местах распространения последних — распространение паразитов рептилий, птиц и т. п.» (Догель, 1947, стр. 280).

Отмеченная работа проф. Догеля развивает второе направление и по своему объему охватывает значительную часть территории Палеарктики. В ней дается опыт зоогеографического деления территории СССР на основании изучения паразитофауны рыб. Вместе с тем автор устанавливает ряд общих положений, касающихся особенностей распространения паразитов в сравнении с распространением свободноживущих организмов. Разработка закономерностей географического распространения крупных систематических групп гельминтов по территории всего земного шара проведена впервые проф. А. А. Соболевым на примере обширной группы нематод подотряда *Spirurata*.

Имеющийся в нашем распоряжении фактический материал далеко не может считаться исчерпывающим, но, тем не менее, он позволяет провести подобное исследование в отношении цестод надсем. *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949, особенности географического распространения которых до настоящего времени оставались неразработанными.

Проф. А. А. Соболев вначале проводит работу по географическому районированию спирурат на основе разделения суши на следующие шесть частей: Австралия, Азия, Африка, Европа, Северная Америка, Южная Америка, каждая из которых приобретает значение континента, и после

этого переходит к рассмотрению фауны спирурат по зоогеографическим областям.

Предварительное изучение распространения аноплоцефалоидей направило нашу работу по несколько иному пути.

Исследуя пути решения поставленной задачи, мы исходили из следующих положений.

1. Ареал паразита, как правило, не может во всех пунктах совпадать с ареалом какого-либо из его промежуточных и окончательных хозяев. Полного совпадения не будет уже потому, что факторы распространения паразитов — не те факторы, которые определяют характер распространения и пути расселения свободноживущих организмов, что наглядно показано в работах проф. Соболева (1947), проф. Догеля (1947, 1947а).

2. Распространение различных групп паразитов, в свою очередь, в зависимости от характера их биологического цикла, подвержено действию разнообразных факторов и будет подчиняться различным закономерностям. Так, например, факторы внешней среды не в одинаковой степени влияют на геогельминтов и биогельминтов, поскольку первые часть своего цикла развития совершают во внешней среде, а вторые могут непосредственно переходить из организма одного (промежуточного) хозяина в организм другого (окончательного).

Геогельминты, личинки которых развиваются во внешней среде, не покидая оболочек яйца (например человеческая аскарида), и геогельминты, личинки которых имеют период свободного существования во внешней среде (например паразиты человека *Ancylostoma duodenale*, *Necator americanus*, паразиты домашних животных из числа *Strongyloidea*, *Trichostrongyloidea* и др.), в своем распространении зависят от разных факторов.

Равным образом, факторы распространения биогельминтов со сменой двух и трех хозяев не могут быть тождественны. Пути и способы расселения паразитов животных, совершающих сезонные миграции, резко отличаются от способов расселения оседлых и малоподвижных хозяев. Более того, проф. Догель (1947в) в паразитофауне перелетных птиц Палеарктики, которые, естественно, не охватывают всех экологических групп хозяев, выявляет целых три категории паразитов, резко различающихся в эколого-географическом отношении: а) северные паразиты заражают птиц в их гнездовой области; б) южные — на их зимовках; в) убиквисты — сопутствуют хозяевам во всех их миграциях.

Основные особенности географического распространения паразитов изложены в перечисленных работах Соболева и Догеля, но для нас в данном случае важно подчеркнуть самый факт существования этих особенностей.

3. Коль скоро факторы распространения паразитов разных биологических и систематических групп различны и коренным образом отличаются от факторов, влияющих на расселение свободноживущих форм, неизбежны различия в самой картине их распределения по земной поверхности.

Это в полной мере относится и к распространению аноплоцефалид. Так, например, зайцы в Западной Европе имеют богатый ассортимент цестод сем. *Anoplocephalidae* (*Cittotaenia denticulata*, *Ctenotaenia ctenoides*, *Mosgovoyia pectinata*, *Paranoplocephala wimerosa*, *Andrya rhopalocephala*, *A. cuniculi* и др.), тогда как восточная половина ареала хозяев (европейская часть СССР и Западная Сибирь) характеризуется наличием всего лишь одного вида аноплоцефалид (*M. pectinata*).

Поэтому, начиная работу по зоогеографии цестод подотряда *Anoplocephalata*, мы не могли принять какую-либо из схем районирования, разработанную в отношении свободноживущих организмов. Это положение наглядно подтверждается несоответствием характера зоогеографического районирования рыб СССР и их паразитов, установленное Догелем (1947).

С другой стороны, мы не склонны начинать зоогеографическое исследование с разделения суши на материки или «страны света», поскольку зоогеографическое районирование не соответствует районированию, принятому в физической географии.

Мы должны принять такое разделение территорий, которое подсказывается распределением самих аноплоцефалоидей. Это возможно (в самых грубых чертах) после нанесения на карту пунктов обнаружения отдельных видов. При этом выявляются иногда довольно отчетливо ограниченные территории распространения аноплоцефалоидей, что создает возможность установления границ отдельных зоогеографических областей в отношении данной группы паразитов. Затем мы производим сравнение фауны различных (в первую очередь смежных) участков земной поверхности и определяем их зоогеографическое значение, а также определяем характер распределения отдельных видов и родов аноплоцефалят и их отношения к той или иной зоогеографической области.

Дальнейшую работу по зоогеографии мы будем проводить с учетом паразитов дикой фауны, так как цестоды домашних животных в большинстве имеют повсеместное распространение; они в своем расселении зависят главным образом от характера трудовой деятельности человека и требуют специального рассмотрения.

II. ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ СХЕМА ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ СУШИ В ОТНОШЕНИИ АНОПЛОЦЕФАЛОИДЕЙ

После занесения данных о распределении аноплоцефалоидей по земной поверхности на карту выявляется резкая неравномерность их распространения. Это справедливо как в отношении отдельных видов и родов, так и для фауны *Anoplocephaloidea* в целом.

Выявляются следующие довольно резко ограниченные территории распространения этих гельминтов: а) Австралия, б) юго-восточная Азия, в) эфиопская Африка, г) Северная Америка, д) Южная Америка, е) Европа, ж) группа островов, расположенных между Азией и Австралией. О фауне аноплоцефалят Полинезии и других групп островов мы сведений почти не имеем.

С другой стороны, имеются значительные участки земной поверхности, почти или полностью свободные от аноплоцефалоидей.

В связи с тем что промежуточными и окончательными хозяевами аноплоцефалоидей служат сухопутные организмы, все моря и океаны, а также континентальные водоемы совершенно не имеют представителей упомянутой группы цепней.

Равным образом, полностью свободны от аноплоцефалоидей следующие сухопутные территории: Антарктида, Гренландия (если не считать случай обнаружения *Moniezia expansa*, которая, повидимому, завезена туда вместе с рогатым скотом) и северная часть Канады. Мы не имеем также сведений о нахождении аноплоцефалоидей у диких животных северо-восточной Сибири.

Намеренно избегая применять к аноплоцефалатам какую-либо из схем зоогеографического районирования, мы вынуждены, в соответствии с характером их распространения (в предварительных границах), различать следующие зоогеографические территории, которые в общем

соответствуют зоогеографическим областям свободноживущих организмов (их хозяев):

1) Австралийскую,
2) Восточную,
3) Эфиопскую,
4) С.-Американскую,
5) Ю.-Американскую,
6) Европейско-Сибирскую.

Острова, расположенные между Индией и Австралией, как будет показано ниже, не имеют значения самостоятельной зоогеографической области и примыкают частью к Австралийской, частью к Восточной области.

III. УТОЧНЕНИЕ ГРАНИЦ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ ОБЛАСТЕЙ

Начнем с Западного полушария. Здесь намечаются две зоогеографические области. Одна из них объемлет Северную Америку, другая — Южную Америку. Остается уяснить принадлежность Центральной Америки и Антильских островов.

На территории Центральной Америки обнаружено два вида гельминтов изучаемой группы: *Linstowia bivittata* и *Oochoristica parvula*. Последняя представляет эндемический вид очень древнего и широко распространенного рода и потому не дает нам ключа для решения поставленного вопроса, тогда как ареал *L. bivittata* связывает полуостров Юкатан с Южной Америкой.

На Больших Антильских островах встречаются также два вида: *Thysanotaenia cubensis* и *Bertiella mucronata*; ареалы этих видов связывают Большие Антильские острова с материком Южной Америки.

Как бы скудны ни были перечисленные факты, они говорят о близости фауны Центральной Америки и Больших Антильских островов к фауне Южной Америки.

Таким образом, деление суши Западного полушария для аноплоцефалоидей полностью соответствует ее разделению на Неотропическую и Неоарктическую области, установленному для свободноживущей наземной фауны.

Переходим к Восточному полушарию. Начнем с Австралии, которая по своему положению и характеру фауны легко может быть обособлена от других участков суши.

а) Австралийская область, кроме всей Австралии, вне сомнения, должна включать остров Тасманию, который связан с ней наличием линстовиин подрода *Linstowia*. Последние представлены на острове Тасмания эндемичным видом *L.* (*L.*) *tasmanica*, sp. nov.

б) На территории Новой Гвинеи и архипелага Бисмарка зарегистрировано три вида аноплоцефалоидей млекопитающих, относящихся к двум родам (*Bertiella kapul*, *B. rigida*, *Progamotaenia zschokkei*), и три вида паразитов птиц (*Paronia trichoglossi*, *P. beauforti*, *Coelodela kuvaria*), также причисленных к двум родам, итого шесть видов четырех родов. Из их числа все три вида цестод млекопитающих являются эндемиками, причем два из них относятся к роду *Bertiella*, который имеет пантропическое распространение. Третий вид — *Progamotaenia zschokkei*, входит в состав монорегионального (распространенного в одной области) рода, ареал которого охватывает Австралию вместе с Новой Гвинеей. Среди трех видов аноплоцефалид птиц нет строгих эндемиков, что объясняется высокой вагильностью хозяев. Один из них — *Paronia trichoglossi* — связывает в своем распространении Новую Гвинею с Австралией и островом Суматра, второй вид — *P. beauforti* — с островом Тайван, третий вид — *Coelodela kuvaria* — с островом Суматра.

Таким образом, Новая Гвинея обладает достаточно самостоятельной фауной, имеющей более надежные связи с Австралией, чем с Индией. Следовательно, Новую Гвинею вместе с архипелагом Бисмарка можно считать подобластью Австралийской географической области.

в) Группа островов, включающая Малайский архипелаг, Филиппины, а также остров Тайван, обладает четырнадцатью видами аноплоцефалид, а также тремя видами линстовиид — *Oochoristica excelsa*, *O. lygosomatis* (оба эндемики гексарегионального рода) и *Mathevotaenia symmetrica*. Последняя, вероятно, завезена на остров Тайван с крысами на пароходе.

Аноплоцефалиды от птиц представлены пятью видами: *Aporina delafondi*, *A. oenopopeliae*, *Paronia pycnonoti* (с острова Тайван), *P. trichoglossi* и *Coelodela kuvaria* (с острова Суматра). Из их числа — *A. delafondi* имеет почти повсеместное распространение; *A. oenopopeliae* и *P. pycnonoti* — эндемики острова Тайван; *Paronia trichoglossi* и *Coelodela kuvaria* связывают остров Суматра с Новой Гвинеей.

Аноплоцефалоидеи от млекопитающих представлены девятью видами рода *Bertiella*, из которых шесть — эндемики пантропического рода, один вид соединяет территорию архипелага с материком Австралии и два — с Индией.

В итоге на перечисленных островах зарегистрировано семнадцать видов цестод рептилий, птиц и млекопитающих, из которых более половины (десять видов) эндемики, один вид связывает Большие Зондские острова с Австралией и два — с Индией. Следовательно, фауна аноплоцефалоидей перечисленных островов значительно обособилась от фауны ближайших материков (Австралии и Азии), тем не менее выделение ее в особую зоогеографическую область (в отношении *Anoplocephaloidea*) не имеет достаточных оснований, поскольку на этой части суши не образовалось (по данным современной цестодологии) ни одного эндемичного рода или более крупной систематической группы цепней. Поэтому, несмотря на ограниченное количество связей, мы причисляем Малайский архипелаг и Филиппины к Индии в качестве особой Малайской подобласти.

г) Эфиопская Африка (к югу от Сахары) имеет в значительной мере самостоятельную фауну аноплоцефалоидей; в другой части континента, лежащей к северу от тропика Козерога, обнаружено значительное количество палеарктических видов.

В северной части Африки зарегистрировано 20 видов аноплоцефалоидей и в том числе шесть эндемиков, однако нет ни одного эндемичного рода. Последнее говорит о необходимости включения данного участка суши в одну из зоогеографических областей.

Ареалы подавляющего большинства полирегиональных и бирегиональных видов связывают интересующую нас территорию или с Палеарктикой или с эфиопской Африкой, причем число этих связей почти одинаково: девять в пользу Палеарктики и восемь в пользу эфиопской Африки. Однако эти связи качественно различны: ими представлено только три эфиопских и пять палеарктических родов.

Таким образом, фауна цестод северной части Африки тяготеет к палеарктической, что вполне соответствует установившемуся мнению в зоогеографии, согласно которому рассмотренная часть суши входит в состав Средиземноморской подобласти Палеарктики.

д) Как было отмечено выше, материк Евразии в отношении фауны *Anoplocephaloidea* отличается крайней неоднородностью. Восточная и

северная части Сибири характеризуются бедностью аноплоцефалоидей (в дикой фауне).

Западная Сибирь также весьма бедна цестодами изучаемой группы: на ее обширной территории совершенно нет линстовиид; авителлиниды представлены всего одним-двумя видами; аноплоцефалиды в Западной Сибири представлены семью видами, которые относятся к европейскому типу фауны и свидетельствуют о том, что Европа и Северная Азия входят в состав одной зоогеографической области (и подобласти).

е) Фауна Индии в отношении аноплоцефалоидей полностью изолирована от фауны Сибири. У диких животных Индии не зарегистрировано ни одного вида этого надсемейства, свойственного позвоночным Сибири, что позволяет выделить Индию (вместе с Малайским архипелагом и Филиппинами) в особую Восточную, или Индо-Малайскую, область.

ж) Вопрос о зоогеографической принадлежности территории Малой Азии, Ирана, Ирака, Афганистана, Китая и Аравии остается открытым, поскольку отсутствие данных о нахождении аноплоцефалоидей в этих местах объясняется их крайне слабой изученностью. В связи с этим самостоятельность индийской фауны может оказаться преувеличенной.

з) Наша Средняя Азия по своему географическому положению занимает промежуточное место между Индией и европейско-сибирской территорией. В Средней Азии отмечено три вида линстовиид: *Mathevotaenia skrjabini*, *Oochoristica truncata* и *O.* sp., и семь видов аноплоцефалид: *Andrya cuniculi*, *Aporina* sp., *Paranoplocephala ryjikovi*, *P. transversaria*, *Schizorchis altaica*, *Catenotaenia pusilla*, *C. rhombomidis*. Из них четыре вида (*M. skrjabini*, *P. ryjikovi*, *C. rhombomidis* и *Oochoristica* sp.) отмечены только в Средней Азии.

Aporina sp., повидимому, идентична *Aporina delaphondi*, которая имеет почти повсеместное распространение. *Oochoristica truncata* связывает Среднюю Азию с бассейном Средиземного моря, с Европой, в частности. Другие три вида также устанавливают связь Средней Азии с Европой, что говорит о принадлежности Средней Азии к Палеарктике.

Таким образом, предварительный анализ позволяет притти к заключению (которое не может считаться окончательным) о том, что границы рассмотренных территорий распространения аноплоцефалят в основных чертах соответствуют границам зоогеографических областей: Неотропической, Неоарктической, Австралийской, Эфиопской, Индо-Малайской и Палеарктической. Взаимоотношения фаун этих областей будут рассмотрены ниже.

IV. ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ АНОПЛОЦЕФАЛОИДЕЙ

Изучаемая группа цепней насчитывает в своем составе около 230 правомочных видов 46 родов паразитов, однако для целей зоогеографии могут быть использованы лишь 216 видов (тех же родов). В это число мы не включаем, во-первых, виды недостаточно изученные и, во-вторых, виды, распространение которых определяется деятельностью человека (паразиты домашнего скота); последние являются предметом специального рассмотрения.

Характер распространения аноплоцефалоидей представлен в табл. 5.

Приведенный цифровой материал показывает следующее.

1. Надсемейство *Anoplocephaloidea* имеет в своем составе всего лишь один род (*Oochoristica*), представители которого у диких животных встречаются во всех шести зоогеографических областях. Однако и этот единственный род мы не можем назвать космополитным, так как его ареал в северном полушарии не поднимается выше 55° с. ш., а в южном полушарии почти не выходит за линию тропика Козерога.

Таблица 5

Характер зоогеографического распространения аноплоцефалоидей

Характер распространения систематических групп аноплоцефалоидей	Роды	Виды				
		6-региональные виды	2—5-региональные	монорегиональные	среднее число видов в одном роде	всего
I. Гексарегиональные роды . .	1					
В их составе видов	—	—	2	32	34	34
II. Пентарегиональные роды . .	2					
В их составе видов	—	—	2	17	10	19
III. Тетрарегиональные роды . .	5					
В их составе видов	—	—	6	39	9	45
IV. Трирегиональные роды . . .	6					
В их составе видов	—	—	4	35	6—7	39
V. Бирегиональные роды . . .	13					
В их составе видов	—	—	6	43	3—4	49
VI. Монорегиональные роды . .	19					
В их составе видов	—	—	—	30	1—2	30
Итого	46		20	196	5	216

Следует заметить, что гексарегиональным распространением обладают некоторые аноплоцефалиды рогатого скота и лошадей, например *Moniezia expansa*, *M. benedeni*, *Anoplocephala perfoliata*, *A. magna*, однако их расселение определяется обитанием у домашних животных при повсеместном наличии промежуточных хозяев — почвенных клещей. На карту X и в табл. 5 мы нанесли лишь случаи нахождения цестод у диких животных, поэтому роды *Moniezia* и *Anoplocephala* оказались в числе три- и тетрарегиональных родов, а перечисленные виды в числе моно-, би- и трирегиональных видов.

2. Список пентарегиональных родов включает роды *Aporina* и *Mathevotaenia*.

Род *Aporina* объединяет всего пять видов паразитов птиц. Широкое распространение такой небольшой группы гельминтов можно объяснить, во-первых, высокой степенью подвижности ее хозяев (птицы) и, во-вторых, домашним и полудомашним содержанием голубя *Columba livia*—облигатного хозяина *Aporina delafondi*. В самом деле, наибольшей распространенностью отличается именно *Aporina delafondi*; она обнаружена во всех пяти областях распространения рода, тогда как другие виды встречаются лишь в какой-либо одной области — в Индо-Малайской или в Неоарктической.

Второй пентарегиональный род — *Mathevotaenia* (подсем. *Linstowiinae*) объединяет паразитов кишечника сумчатых, насекомоядных, хищных, неполнозубых и обезьян. Они встречаются на территории пяти областей и не затрагивают лишь Австралию.

Если не брать в расчет род *Aporina*, заражающий птиц и, в частности, домашних, то можно видеть, что наиболее широко распространены члены подсем. *Linstowiinae*, которые обитают у древних групп наземных позвоночных (рептилии, сумчатые и др.) В связи с этим, учитывая морфологическую примитивность линстовиин, широкое распространение *Oochoristica* и *Mathevotaenia* мы склонны объяснять значительной давностью их возникновения.

3. Группа тетрарегиональных родов имеет пять представителей, группа трирегиональных — шесть, бирегиональных — тринадцать, монорегиональных — девятнадцать. Таким образом, численность этих групп нарастает по мере сужения ареала родов, входящих в их состав. Наиболее многочисленна группа монорегиональных родов. Она включает семь родов линстовиид, один род авителлинид и одиннадцать родов аноплоцефалид. Следовательно, около половины общего контингента родов (19 из 46) имеет монорегиональное распространение:

Anoplocephalidae	11 родов из 28
Linstowiidae	7 родов из 14
Avitellinidae	1 род из 4
Итого	19 родов из 46

Характерно, что основная масса родов паразитов, обитающих у птиц, имеет узкое (монорегиональное) распространение. У птиц паразитируют представители десяти родов, из них только два — *Aporina* и *Paronia* имеют полирегиональное распространение. Остальные восемь родов носят эндемический характер или же в иных областях встречаются у представителей других классов позвоночных, преимущественно млекопитающих. В последнем случае (роды *Ctenotaenia* и *Paramoniezia*) виды, паразитирующие у птиц, опять-таки представлены лишь в какой-либо одной зоогеографической области.

Далее, $^3/_4$ общего количества родов, точнее — семь из десяти имеют у птиц по одному виду гельминтов, которые встречаются крайне редко. Многие из них зарегистрированы однократно.

Эти данные позволяют высказать предположение о том, что фауна аноплоцефалоидей проходила свое формирование в организме не птиц, а других позвоночных. Так, хозяевами линстовиид, вероятно, служили рептилии, затем млекопитающие—однопроходные, сумчатые, а также предки современных насекомоядных, неполнозубых, хищных и приматов.

Аноплоцефалиды и авителлиниды развивались у млекопитающих, а паразиты птиц образовали лишь мелкие побеги боковых ветвей эволюционного древа аноплоцефалид.

Авителлиниды и катенотенииды птиц совершенно не инвазируют.

Обратимся теперь к видовому составу различных зоогеографических групп аноплоцефалоидей.

1) подавляющая масса видов имеет монорегиональное распространение — 195 из 216, т. е. 90,7%.

2) Пентарегиональные виды имеют лишь одного представителя (*Aporina delafondi*), да и тот нередко встречается у домашних птиц (голуби). Гексарегиональные виды, если не считать цестод рогатого скота и лошади, полностью отсутствуют в составе изучаемой группы цепней.

3) Весьма показательно падение числа видов по мере сужения ареала рода.

Если на долю единственного гексарегионального рода приходится 34 вида, то на долю каждого пентарегионального падает в среднем 10 видов, на долю тетрарегионального 9, на долю трирегионального 6 или 7, на долю бирегионального 3—4, а на долю каждого монорегионального — 1 или 2 вида.

Это означает, что половина монорегиональных родов в то же время и монотипичны, тогда как среди три-, тетра-, пента- и гексарегиональных родов монотипичных нет совершенно, а среди бирегиональных имеется только один монотипичный род гельминтов — род *Coelodela*, который очень слабо изучен. Не лишне отметить, что в литературе было описано два вида цестод, отвечающих диагнозу рода *Coelodela* — *Coelodela kuvaria* Shipley, 1900, и *Cittotaenia columbae* Skrjabin, 1915. Эти виды Бэр (1927а) рассматривает как синонимы. Данные зоогеографии подсказывают предположение о том, что вид, описанный Скрябиным, — *Cittotaenia columbae* Skrjabin, 1915, повидимому, должен сохранить свою самостоятельность. Фактический материал, изложенный в табл. 5, доказывает, что широко распространенные роды наиболее богаты видами. Это полностью согласуется с выводом и проф. А. А. Соболева (1950), касающимся распространения круглых червей подотряда *Spirurata* о том, что основная масса видов спирурат принадлежит небольшой, но широко распространенной группе родов и что большинство видов спирурат, во-первых, является моноконтинентальным по своему распространению, а во-вторых, принадлежит к широко распространенным родам. Коль скоро этот вывод справедлив в отношении двух столь далеких групп паразитических червей, как цестоды и нематоды, мы осмелимся предположить, что он будет приложим и к прочим крупным группам паразитов. Тем самым мир гельминтов подтверждает положение Дарвина о том, что виды, широко расселенные, чаще дают начало новым видам. Последнее полностью согласуется с основным положением мичурйнской биологии об изменении наследственности организмов под влиянием внешней среды, ибо различные особи широко расселенного вида в разных местах попадают в различную экологическую обстановку.

V. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АНОПЛОЦЕФАЛОИДЕЙ ПО ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИМ ОБЛАСТЯМ

1) Общая характеристика областей

Если упомянутые 216 видов аноплоцефалят распределить по месту их обнаружения в шести зоогеографических областях, то можно увидеть картину, представленную в табл. 6.

Итоговые цифры показывают, что по богатству видами среди других областей на первом месте стоит Эфиопская — 56 видов, за нею следуют в убывающем порядке: Палеарктическая — 47, Неоарктическая — 42, Восточная (Индо-Малайская) — 38, Австралийская — 30 и Неотропическая — 30 видов.

По богатству родами также на первом месте стоит Эфиопская область, фауна аноплоцефалоидей которой насчитывает 23 рода, т. е. половину всех родов данного семейства. Второе место по богатству родами занимает Палеарктика (18 родов), а также Неотропическая область (18 родов).

Мы не можем гарантировать, что наши данные точно отражают реальное состояние фауны аноплоцефалят каждой области, так как ряд областей исследован весьма и весьма недостаточно. Наиболее подробные

Таблица 6

Распределение аноплоцефалоидей по зоогеографическим областям

Характеристика родов и видов	Палеарктика		Неоарктика		Эфиопская		Индо-Малайская		Австралийская		Неотропическая		Всего	
	виды	роды	виды	роды	виды	роды	виды	роды	виды	роды	виды	роды	виды	роды
I. 6-региональные роды		1		1		1		1		1		1		1
В их составе:														
2-рег. виды	2		—		2		—		—		—		2	
Монорегион. виды	4		12		2		8		2		4		32	
II. 5-региональные роды		2		2		2		2		—		2		2
В их составе:														
5-регион. виды	1		1		1		1		—		1		1	
3-регион. виды	1		1		—		1		—		—		1	
Монорегион. виды	4		—		2		4		—		7		17	
III. 4-региональные роды		3		3		4		4		2		4		5
В их составе:														
3-регион. виды	2		2		—		2		—		—		2	
2-регион. виды	1		1		2		3		1		—		4	
Монорегион. виды	6		3		3		13		8		6		39	
IV. 3-регион. роды		4		4		4		1		1		4		6
В их составе:														
3-регион. виды	1		1		1		—		—		—		1	
2-регион. виды	3		1		2		—		—		—		3	
Монорегион. виды	6		12		10		3		1		3		35	
V. 2-регион. роды		5		4		6		2		3		6		13
В их составе:														
2-регион. виды	4		1		4		1		1		1		6	
Монорегион. виды	8		5		17		1		5		7		43	
VI. Монорегиональные роды		3		2		6		1		6		1		19
В их составе:														
Монорегион. виды	4		2		10		1		12		1		30	
Всего	47	18	42	16	56	23	38	11	30	13	30	18	216	46

сведения мы имеем по гельминтофауне Палеарктики, в частности по СССР и Западной Европе. Тем более показателен факт преобладания видового и родового состава аноплоцефалят Эфиопской области, которая в гельминтологическом отношении изучена относительно слабо.

Сравнение численного состава аноплоцефалоидей Восточного и Западного полушарий показывает значительный перевес на стороне первого.

2) Выявление самостоятельности фауны отдельных областей

Степень самостоятельности фауны отдельных зоогеографических областей можно определить путем сопоставления процента монорегиональных форм.

Необходимые сведения приведены в табл. 7, которая показывает, что наибольшей самостоятельностью отличается Австралия, у которой около половины родов имеют монорегиональное распространение при высоком проценте (93%) монорегиональных видов. Столь же высокий процент монорегиональных видов имеет Южная Америка — 93%, но в Южной Америке отмечен всего один эндемичный род (*Semenoviella*), поэтому мы отдаем предпочтение Австралии, принимая во внимание, что подавляющее большинство видов *Anoplocephaloidea* (90,7%) имеет монорегиональное распространение.

Таблица 7

Распределение монорегиональных форм аноплоцефалоидей по зоогеографическим областям

Наименование областей	Число родов			Число видов		
	всего	из них монорегиональных		всего	из них монорегиональных	
		в абсолютных числах	в % (приблизительно)		в абсолютных числах	в % (приблизительно)
I. Палеарктическая	18	3	17	47	32	68
II. Неоарктическая	16	2	13	42	34	81
III. Эфиопская	23	6	26	56	44	79
IV. Индо-Малайская	11	1	9	38	30	79
V. Австралийская	13	6	46	30	28	93
VI. Неотропическая	18	1	7	30	28	93
Итого	46	19	41,4	216	196	90,7

Наименьший процент эндемизма показывает Индо-Малайская область, где имеется всего один эндемичный род — *Pseudanoplocephala* и невысокий процент монорегиональных видов, составляющий 79%, а также Неоарктическая, где имеется два эндемичных рода и сравнительно немного монорегиональных видов (81%).

Рассмотрим взаимоотношение фаун отдельных областей между собой.

Австралийская область. Австралийская область в отношении фауны аноплоцефалоидей почти полностью изолирована от прочих областей. Так, например, в Палеарктике, Неоарктике, Эфиопии и Южной Америке нет ни одного вида изучаемой группы цепней, который одновременно встречался бы и в Австралии. Лишь ареал двух видов — *Coelodela kuvaria* и *Paronia trichoglossi* связывает ее с Индо-Малайской областью, но оба вида паразитируют у весьма подвижных хозяев, в частности у птиц, заселяющих архипелаг островов, расположенных между Индией и Австралией. Иными словами, эти виды занимают пограничное положение и ни один из них не встречается ни на азиатском, ни на австралийском континентах. Кроме того, видовая идентичность представителей каждого из этих видов, полученных с различных островов, вызывает сомнение.

Родовые связи с другими областями у Австралии также очень бедны и осуществляются почти исключительно за счет широко распространенных тетра- и гексарегиональных родов. Лишь один бирегиональный род *Linstowia* связывает Австралию с Южной Америкой (но и он представлен на этих материках разными подродами) и один род — *Paramoniezia* — с Эфиопской областью. Третий бирегиональный род — *Coelodela* можно скинуть со счета по вышеуказанным соображениям.

Таким образом, Австралия и в отношении фауны аноплоцефалоидей вполне заслуживает выделения в самостоятельную область (или царство).

Неотропическая область. Неотропическая область обособлена от всех других областей приблизительно в равной степени. Если отбросить пентарегиональный вид *Aporina delafondi*, повидимому, завезенный в Южную Америку с домашним голубем, то мы не сможем назвать ни одного вида аноплоцефалоидей, свойственного диким позвоночным Южной Америки, который встречался бы и на территории других областей. Как и в случае Австралии, родовые связи Неотропической области с другими областями осуществляются главным образом за счет полирегиональных родов.

В Южной Америке имеется шесть бирегиональных родов. Один из них (*Linstowia*) связывает ее с Австралией, другой (*Monoecocestus*) — с Неоарктикой, третий (*Thysanotaenia*) встречается также на Мадагаскаре (Эфиопская область), четвертый род (*Flabelloskrjabinia*) устанавливает связь с Индо-Малайской областью, пятый и шестой (*Thysanosoma* и *Thysaniezia*) встречаются преимущественно у домашних животных и не могут дать ключа для решения данного вопроса.

Таким образом, Неотропическая область в гельминто-фаунистическом отношении не проявляет тяготения к какому-либо определенному другому участку суши.

Восточная или Индо-Малайская область. Восточная область в составе фауны аноплоцефалоидей практически не имеет бирегиональных родов, ареалы которых могли бы связывать ее с другими областями (по вышеуказанным соображениям мы не берем в расчет род *Coelodela*; относительно рода *Flabelloskrjabinia* также нельзя высказать определенного мнения, ввиду его слабой изученности).

Из числа бирегиональных видов следует отметить два вида аноплоцефалин млекопитающих — *Bertiella studeri* и *Moniezia monardi*, ареалы которых связывают Восточную область с Эфиопской, и два вида аноплоцефалин птиц (*Paronia trichoglossi* и *Coelodela kuvaria*), которые обитают в Индо-Малайской и Австралийской областях.

Ареалы полирегиональных родов и видов соединяют Восточную область с Эфиопской областью, Палеарктикой, Неоарктикой и в меньшей мере — с Неотропической и Австралийской областями.

В целом Индо-Малайская область обладает значительной самостоятельностью фауны аноплоцефалоидей, которая проявляет некоторое тяготение к фауне других областей, так называемого Арктогейского царства, которое охватывает материки Евразии, Африки и Северной Америки.

Эфиопская область. Фауна аноплоцефалоидей Эфиопской области не имеет тесных (бирегиональных) видовых связей с фауной Южной Америки, Австралии и почти не имеет — с фауной Индии и Северной Америки. В противоположность этому ареалы бирегиональных видов, связывающие Эфиопскую область с Палеарктикой, особенно многочисленны. Из десяти бирегиональных видов, встречающихся в Эфиопской области, восемь видов распространены также и в Палеарктике и лишь два вида встречаются одновременно и Эфиопской и Восточной областях.

Родовые связи распределяются следующим образом. Из шести бирегиональных родов Эфиопской области три рода встречаются одновременно и в Палеарктике, два рода — в Южной Америке и один род — в Австралии. Из одиннадцати полирегиональных родов в Палеарктике встречается семь родов, в Неоарктике—восемь родов, в Неотропической области—шесть родов, в Восточной области — четыре рода и в Австралии — четыре рода.

Рассмотренные факты свидетельствуют о том, что наибольшую близость фауна Эфиопской области имеет с фауной Палеарктики. Обилие родовых полирегиональных связей Эфиопской области с Палеарктикой и Неоарктикой свидетельствует о родстве фаун этих областей между собою.

Неоарктическая область. Неоарктическая область среди паразитов диких позвоночных практически не имеет общих видов аноплоцефалоидей, связывающих ее с другими областями. Два вида — *Thysanosoma actinioides* и *Aporina delafondi*, кроме диких, инвазируют также и домашних животных и поэтому факты их одновременного обнаружения в Северной и Южной Америке существенно не меняют общей картины.

Родовые связи аноплоцефалоидей Неоарктики в отношении фауны других областей распределяются следующим образом. Из четырех бирегиональных родов Неоарктики два рода распространены также в Палеарктике и два рода — в Неотропической области. Из двенадцати полирегиональных родов десять родов встречаются также и в Палеарктике, восемь родов — в Эфиопской области, шесть родов — в Неотропической области, пять родов — в Восточной и три рода — в Австралийской.

Приведенные цифровые данные показывают, что фауна аноплоцефалоидей Неоарктики имеет наиболее родственные отношения с фауной Палеарктики (12 общих родов из 16), а также Эфиопской области (8 родов из 16) и Неотропической (8 родов из 16).

Вместе с тем, наличие в Неоарктике большого количества видов, весьма близких видам палеарктическим (*Paranoplocephala brevis* близка *P. troeschi*, *Aprostatandrya caucasica* — *A. macrocephala*, *Schizorchis ochotonae* — *Sch. altaica* и др.), и обилие общих родов свидетельствуют о генетической близости фауны этих двух обширных территорий и о возможности объединения их в одну зоогеографическую область или «сушу» — Голарктику, оставляя за ними значение самостоятельных подобластей. (Для окончательного решения вопроса требуется дополнительное накопление фактов.)

Палеарктическая область. Изложенный выше анализ взаимоотношения фаун различных зоогеографических областей показывает, что Палеарктика теснее прочих увязана ареалами аноплоцефалоидей с Неоарктической областью и несколько менее — с Индо-Малайской и Эфиопской областями. Эти четыре области сближены между собой более тесно, нежели с Австралийской и Неотропической, что дает нам основание говорить о возможности разделения суши в отношении аноплоцефалоидей на три основных зоогеографических области, или царства: Арктогейское (включающее Палеарктическую, Неоарктическую, Восточную и Эфиопскую области), Неогейское (включающее Неотропическую область) и Нотогейское (включающее Австралийскую область).

3) Распространение отдельных систематических и экологических групп аноплоцефалоидей

Подавляющее большинство видов аноплоцефалоидей имеет монорегиональное распространение, поэтому, беря в основу ареалы видов, мы рассмотрим характер распространения этих цестод по группам, образованным по систематическому и экологическому признакам. Последнее оправды-

вается высокой специфичностью аноплоцефалоидей в отношении их окончательных хозяев.

Линстовиины рептилий. Ареалы видов рода *Oochoristica*, а также других линстовиин рептилий (роды *Pancerina*, *Semenoviella*) распределяются таким образом, что группе в целом свойственно пантропическое распространение. В северном полушарии некоторые виды *Oochoristica* встречаются (см. карту I) в странах с достаточно теплым климатом к северу от линии тропика. В общих чертах границы распространения *Oochoristica* соответствуют границам массового распространения рептилий, преимущественно ящериц и змей.

Линстовиины млекопитающих. Группа в целом имеет приблизительно такое же распространение, как и предшествующая, но места обнаружения отдельных видов носят более разрозненный характер. Лишь ареал *Mathevotaenia symmetrica*, которая, наряду с дикими мышевидными, инвазирует домовых мышей и крыс, занимает субтропический (и частично умеренный) пояс во всю ширину северного полушария (см. карту II).

Инермикапсиферины млекопитающих. Ареал подсемейства *Inermicapsiferinae* (карта III) приурочен к Эфиопской области. Лишь некоторые виды рода *Inermicapsifer* встречаются в Северной Африке и на восточном побережье Средиземного моря. Род *Thysanotaenia* имеет одного представителя (*Th. cubensis*) в Южной Америке и на острове Куба, тогда как типичный вид (*Th. lemuris*) встречается на Мадагаскаре. Ареал родов *Inermicapsifer*, *Pericapsifer* и *Metacapsifer* имеет сравнительно небольшое простирание и лимитирован границами распространения их основных хозяев — даманов (*Hyracoidea*).

Аноплоцефалины сумчатых. Эта группа включает пять родов, из которых четыре — *Fuhrmannodes*, *Progamotaenia*, *Parabertiella* и *Triplotaenia* — эндемичны для Австралийской области, пятый род — *Bertiella* — имеет пантропическое распространение и, помимо Австралии, весьма характерен для сумчатых и обезьян Восточной или Индо-Малайской области (см. карту IV).

Аноплоцефалины грызунов. Сюда относятся четыре рода: *Ctenotaenia*, *Paranoplocephala*, *Mosgovoyia* и *Schizorchis*. Данная группа цепней имеет в основном голарктическое распространение, т. е. занимает Палеарктическую и Неоарктическую области или подобласти Голарктики (см. карту V). Следует, однако, отметить три исключения: 1) один вид рода *Mosgovoyia* — *M. viscacii* — встречается лишь в Южной Америке; 2) в составе рода *Paranoplocephala* имеются виды, встречающиеся также и в Южном полушарии, это — *P. acanthocirrosa*, которая паразитирует у грызунов Южной Африки, и *P. forcipata*, отмеченная у грызунов Южной Америки; 3) один вид рода *Ctenotaenia* — *C. quadrata* — описан от грызунов Южной Америки.

Кроме того, в литературе имеются сведения о нахождении аноплоцефалин у зайцев Цейлона, однако видовая принадлежность этих цестод пока еще точно не установлена. Бэр (1927) относит их к сборному виду «*Cittotaenia pectinata*».

Можно предполагать, что ареал распространения паразитов грызунов подсем. *Anoplocephalinae* покрывает почти всю площадь Палеарктики, Неоарктики, а также Неотропической, Эфиопской и Восточной областей и не распространяется лишь на Австралию, поскольку оковчательные хозяева (грызуны) в местной фауне Австралии почти отсутствуют. Недостаток фактических данных о распространении аноплоцефалин грызунов по трем областям: Эфиопской, Восточной и Неотропической, повидимому, объясняется слабой степенью изученности этих территорий.

Мониезиины грызунов. Эта группа аноплоцефалид включает шесть родов: *Andrya*, *Aprostatandrya*, *Diandrya*, *Fuhrmannella*, *Cittotaenia* и *Monoecocestus*. Ее представители обнаружены в четырех областях — Палеарктической, Неоарктической, Эфиопской и Неотропической (карта VI), но отсутствуют в Австралии, что связано с отсутствием там аборигенных видов грызунов, а также в Восточной области. Однако не исключена возможность, что в Индо-Малайской области эти паразиты со временем будут найдены.

Распространение отдельных родов рассматриваемой группы характеризуется следующими чертами:

а) Род *Andrya* зарегистрирован в Северной Америке и в западной части Палеарктики, включая европейскую часть СССР, Среднюю Азию и Северную Африку, но в литературе нет сведений о нахождении андрии в Сибири;

б) род *Aprostatandrya* обнаружен в Северной Америке и в СССР (подрод *Aprostatandrya*), а также в Эфиопской области (подрод *Sudarikovina*);

в) род *Diandrya* зарегистрирован лишь в США, а род *Fuhrmannella* — в Южной Африке;

г) род *Monoecocestus* довольно широко распространен в Северной и Южной Америке, но не обнаружен на территории Восточного полушария.

Аноплоцефалины непарнокопытных. Аноплоцефалины непарнокопытных все относятся к подсем. *Anoplocephalinae*; исключение составляет лишь *Moniezia pallida*, описанная Мённигом (1926) от лошадей африканского континента. Однако самостоятельность этого вида мониезий еще с достоверностью не установлена, и сам факт наличия у лошадиных облигатных видов цестод с сетчатой маткой пока мы не можем считать доказанным.

Аноплоцефалины с поперечнотрубчатой маткой отмечены у всех групп диких непарнокопытных в тех зоогеографических областях, где имеются представители данной группы хозяев (мы не располагаем лишь сведениями по диким лошадиным Азии). Так, например, цестоды рода *Flabelloskrjabinia* (паразиты тапиров) отмечены в Индо-Малайской области и в Южной Америке; цестоды рода *Anoplocephala* обнаружены у носорогов Индо-Малайской и Эфиопской областей (карта VII).

Весьма показателен факт обнаружения разных, но близких видов *Anoplocephala* у даманов (отр. *Hyracoidea*), слонов (отр. *Proboscidea*), лошадей (сем. *Equidae*) и носорогов (сем. *Rhinocerotidae*), что подтверждает данные маммологии о филогенетической близости перечисленных групп хозяев, объединяемых некоторыми авторами в один сверхотряд *Ungulata*.

Аноплоцефалиды жвачных парнокопытных. Названные цестоды жвачных (включая и мозоленогих) все имеют сетчатую матку и относятся к подсем. *Monieziinae*. Исключением является лишь так называемся «*Cittotaenia dratschynskii*» (подсем. *Anoplocephalinae*), описанная Романовичем в 1915 г. от северного оленя СССР, которая относится к числу случайных находок и не может быть принята во внимание.

Имеющиеся данные о распространении аноплоцефалид у диких жвачных носят разрозненный характер и не дают оснований для надежных зоогеографических выводов. Положение усугубляется фактом весьма широкого распространения аноплоцефалид (род *Moniezia*) у домашних жвачных (крупный и мелкий рогатый скот, верблюды, северные олени и пр.).

Аноплоцефалиды нежвачных парнокопытных. Данные о распространении аноплоцефалид у нежвачных парнокопытных весьма недостаточны, но они могут дать основание для заключения о наличии самостоятельных видов аноплоцефалид у диких свиней (сем. *Suidae*) Эфиопской, Индо-Малайской и Неотропической областей (карты VII и VI).

К числу этих цепней можно отнести ряд видов: *Paramoniezia phacochoeri*, *P. suis*, *Pseudanoplocephala crawfordi*, *Monoecocestus decrescens*.

Аноплоцефалины птиц. Все представители аноплоцефалид, инвазирующие птиц, относятся к подсем. *Anoplocephalinae*. Из восьми родов цестод этой группы для целей зоогеографии могут быть использованы три: *Aporina*, *Hemiparonia* и *Paronia*. Прочие роды — *Triuterina*, *Moniezioides*, *Paramoniezia*, *Coelodela* и *Ctenotaenia* дают лишь единичные, случайные находки (карта VIII), которые изучены весьма недостаточно. Особенно туманным остается вопрос об их филогенетических отношениях между собой и с другими группами цепней.

Характерной чертой распространения аноплоцефалин птиц является их обитание в тропической и субтропической зонах во всех шести зоогеографических областях — у птиц растительноядных, причем подавляющая масса этих паразитов найдена у птиц, питающихся сочными плодами (перцеяды, попугаи и др.).

Из трех отобранных нами родов аноплоцефалин наиболее широким распространением отличается род *Aporina*, который отмечен в пяти областях и не заходит лишь в Австралию. Это связано с широким распространением его дефинитивных хозяев и, в частности, голубиных.

Род *Hemiparonia* встречается у попугаев Австралии; ареал рода *Paronia* тянется узкой полосой почти точно по экватору через Южную Америку, Африку, Индо-Малайскую и Австралийскую области (карта VIII).

Катенотениниды. Все они являются паразитами грызунов. Наиболее часто катенотениниды встречаются у грызунов Палеарктики, особенно в западной ее половине, включая и европейскую часть Советского Союза.

Сем. *Catenotaeniidae* объединяет два рода: *Catenotaenia* и *Skrjabinotaenia*. Ареал катенотении охватывает Неоарктику, Эфиопскую область и Палеарктику, включая Японию, куда эта цестода, повидимому, завезена человеком вместе с мышами или крысами.

Скрябинотения обнаружена в Южной и Северной Африке и в Западной Европе. У нас отмечена на Кавказе и Кубани (карта IX).

Авителлиниды. Авителлиниды в качестве дефинитивных хозяев используют четко ограниченный круг животных, именно жвачных парнокопытных. Однако составить ясную картину распространения авителлинид у диких жвачных не представляется возможным в силу их широкого распространения у домашних животных, а также вследствие эпизодичности их обнаружения у диких копытных и территориальной разобщенности пунктов обнаружения (карта X). Можно лишь отметить относительное богатство фауны авителлинид Эфиопской области и полное их отсутствие в Австралийской области, а также приуроченность рода *Tysanosoma* к Южной и Северной Америке, рода *Stilesia* — к Африке (у диких животных) и рода *Avitellina* — к Восточному полушарию.

Рассмотренные выше факты, в особенности то, что подавляющая масса видов аноплоцефалят имеет монорегиональное распространение, дают все основания считать, что многие паразитические организмы и, в частности, аноплоцефаляты могут и должны быть включены в число руководящих форм, характеризующих фауну той или иной зоогеографической области.

В настоящее время мы можем дать лишь предварительный список аноплоцефалоидей, которые нам представляются наиболее характерными для современных зоогеографических областей.

Для Палеарктики

Сем. *Anoplocephalidae*. Паразиты млекопитающих.

1) *Cittotaenia denticulata*, 2) *Ctenotaenia citelli*, 3) *Paranoplocephala omphalodes*, 4) *P. ryjikovi*, 5) *P. transversaria*, 6) *P. wimerosa*, 7) *Andrya rhopalocephala*.

Для Неоарктики

Сем. *Linstowiidae*. Паразиты рептилий.

1) *Oochoristica bivitellobata*, 2) *O. gracewileyae*, 3) *O. phrynosomatis*.

Сем. *Anoplocephalidae*. Паразиты млекопитающих.

1) *Cittotaenia variabilis*, 2) *Diandrya composita*, 3) *Monoecocestus americana*.

Для Эфиопской области

Сем. *Linstowiidae*.

a) Паразиты рептилий.

Oochoristica theileri.

b) Паразиты млекопитающих.

Mathevotaenia herpestis и целое подсемейство *Inermicapsiferinae* с родами *Inermicapsifer* и *Pericapsifer*. Лишь несколько видов рода *Inermicapsifer* заходит в Палеарктику и один вид тизанотении — *Thysanotaenia cubensis* обитает в Неотропической области.

Сем. *Anoplocephalidae*. Паразиты млекопитающих.

1) *Paranoplocephala acanthocirrosa*, 2) *Fuhrmannella transvaalensis*, 3) *Aprostatandrya africana*, 4) *A. monodi*, 5) *Anoplocephala gigantea*, 6) *A. spatula*.

Для Восточной области

Сем. *Anoplocephalidae*.

a) Паразиты млекопитающих.

1) *Bertiella elongata*, 2) *B. edulis*, 3) *Anoplocephala latissima*, 4) *A. manubriata*.

b) Паразиты птиц.

1) *Paronia calcauterina*, 2) *P. columbae*.

Для Австралийской области

Сем. *Linstowiidae*.

a) Паразиты рептилий.

1) *Oochoristica australiensis*.

b) Паразиты млекопитающих.

Род *Linstowia* и подрод *Linstowia* с видами *L.(L.) echidnae*, *L.(L.) semoni*, *L.(L.) tasmanica*.

Сем. *Anoplocephalidae*.

a) Паразиты млекопитающих.

1) Роды *Parabertiella*, *Progamotaenia*, *Triplotaenia*.

2) Многие виды рода *Bertiella* — *B. aberrata*, *B. pseudohiri*, *B. rigida* и др.

b) Паразиты птиц.

Hemiparonia cacatuae, *H. merotomocheta*, *Paronia trichoglossi*.

Для Неотропической области

Сем. *Linstowiidae*.

Паразиты млекопитающих.

1) *Linstowia jheringi*, 2) *Linstowia bivittata*, 3) *Mathevotaenia megastoma*,

4) *M. tetragonocephala* и др.

Сем. *Anoplocephalidae*.

a) Паразиты млекопитающих.

1) *Monoecocestus decrescens*, 2) *M. hydrochoeri*, 3) *Bertiella mucronata*.

b) Паразиты птиц.

1) *Paronia ambigua*.

VI. РАСПРОСТРАНЕНИЕ АНОПЛОЦЕФАЛЯТ В СССР

На территории СССР зарегистрировано 43 вида шестнадцати родов цепней, входящих в состав надсем. *Anoplocephaloidea*. В их числе можно видеть представителей всех четырех семейств изучаемой группы паразитов.

Распространение возбудителей цестодозов домашнего скота уже было рассмотрено выше, поэтому нам остается отметить расселение паразитов диких животных.

1. Сем. *Linstowiidae* имеет в нашей фауне пять представителей: 1) *Mathevotaenia symmetrica*, 2) *M. skrjabini*, 3) *Oochoristica tuberculata*, 4) *O. sobolevi*, 5) *O. truncata*.

Первая из них встречается у мышевидных грызунов Закавказья, вторая — у насекомоядных Средней Азии, остальные паразитируют у рептилий Средней Азии и южных районов европейской части СССР.

2. Из сем. *Anoplocephalidae* на нашей территории наиболее многочисленны представители подсем. *Anoplocephalinae*. У водяных крыс и полевок (подсем. *Microtinae*) европейской части СССР и Западной Сибири паразитирует *Paranoplocephala omphalodes* и *P. brevis*. У сурков Тянь-Шаня встречаются *Paranoplocephala ryjikovi* и *P. transversaria*. У пищух Алтая и Прибайкалья описана *Schizorchis altaica*.

Различные виды сусликов СССР имеют особый вид аноплоцефалин — *Cittotaenia citelli*, которую Киршенблат (1941; 1947) обнаружил на широкой территории от Украины до Забайкалья.

Весьма распространенным паразитом зайцев является *Mosgovoyia pectinata*, которая может инвазировать также и домашних кроликов. Кроме того, у представителей сем. заячьих на территории Союза зарегистрированы: *Andrya rhopalocephala* и *A. cuniculi*, однако эти виды встречаются лишь в южных широтах (Украина, Таджикистан).

Третий вид рода *Andrya* — *A. montana* обнаружен у мышевидных грызунов Закавказья. Последние могут также заражаться цестодозом, вызываемым *Aprostatandrya caucasica* (или *A. macrocephala*; эти виды могут оказаться синонимами).

3. Сем. *Catenotaeniidae* на нашей территории имеет четыре представителя из восьми описанных, и все они свойственны грызунам.

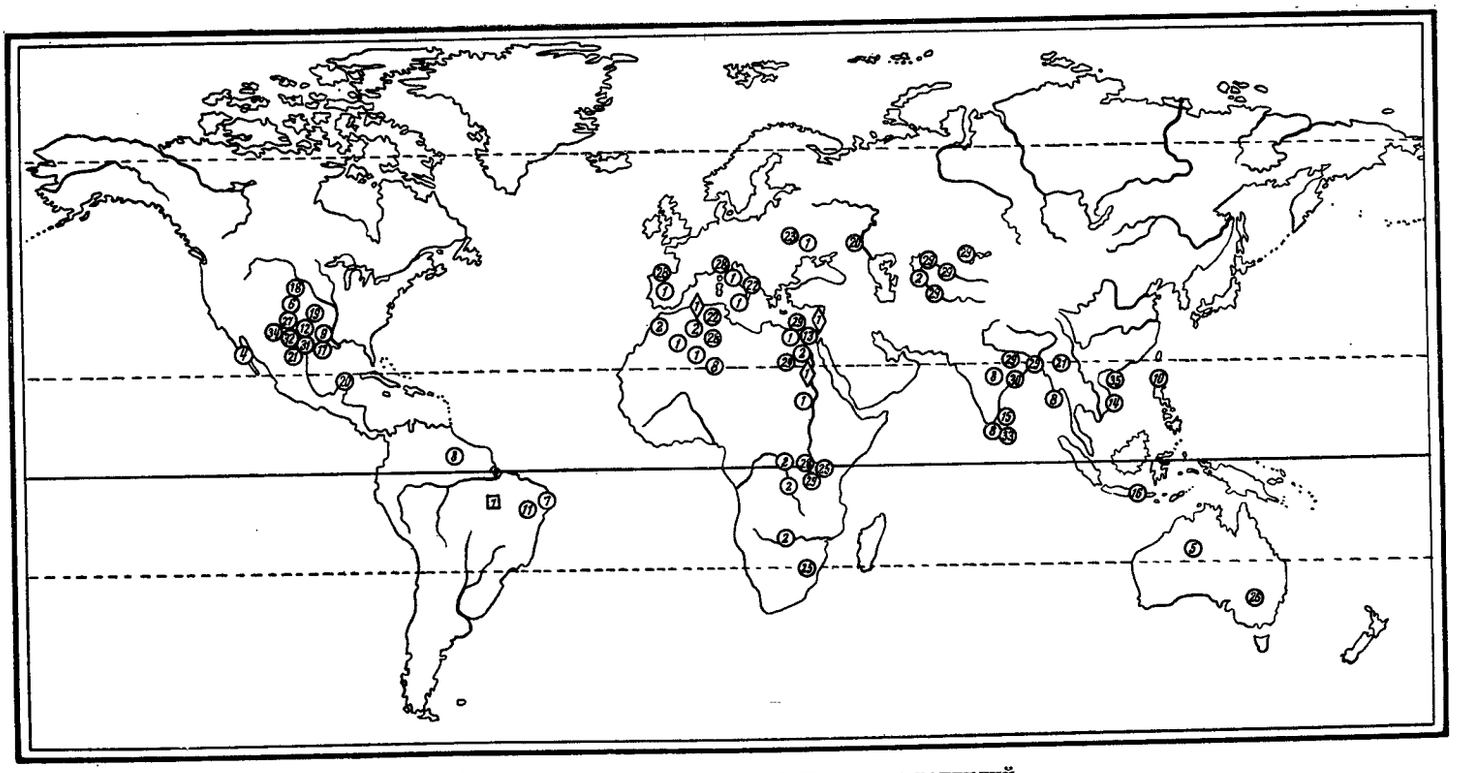
1) *Catenotaenia pusilla* довольно часто встречается у домовых мышей европейской части Союза, Сибири и Средней Азии. 2) *C. dendritica* многократно обнаружена у белок в европейской части СССР и в Западной Сибири. 3) *C. rhombomidis* отмечена у песчанок Туркмении. 4) *Skrjabinotaenia lobata* паразитирует у мышевидных грызунов Закавказья и бассейна р. Кубани.

Как уже было отмечено, дикие копытные — лоси и косули, охраняемые в многочисленных госзаповедниках Советского Союза, а также дикие северные олени могут заражаться цестодозом и домашних животных. Помимо того, у косули Алтая Холодковским в 1902 г. отмечен особый вид авителлинин — *Avitellina pygargi*, которая еще ни разу не была зарегистрирована у домашнего скота.

У птиц СССР аноплоцефалиды встречаются довольно редко. Лишь у голубей европейской части Союза зарегистрирована *Aporina delafondi*, а у голубей Средней Азии — *Aporina* sp.

Места обнаружения паразитов диких позвоночных нашей страны отмечены на картах I, II, V, VI, VII, VIII, IX, X.

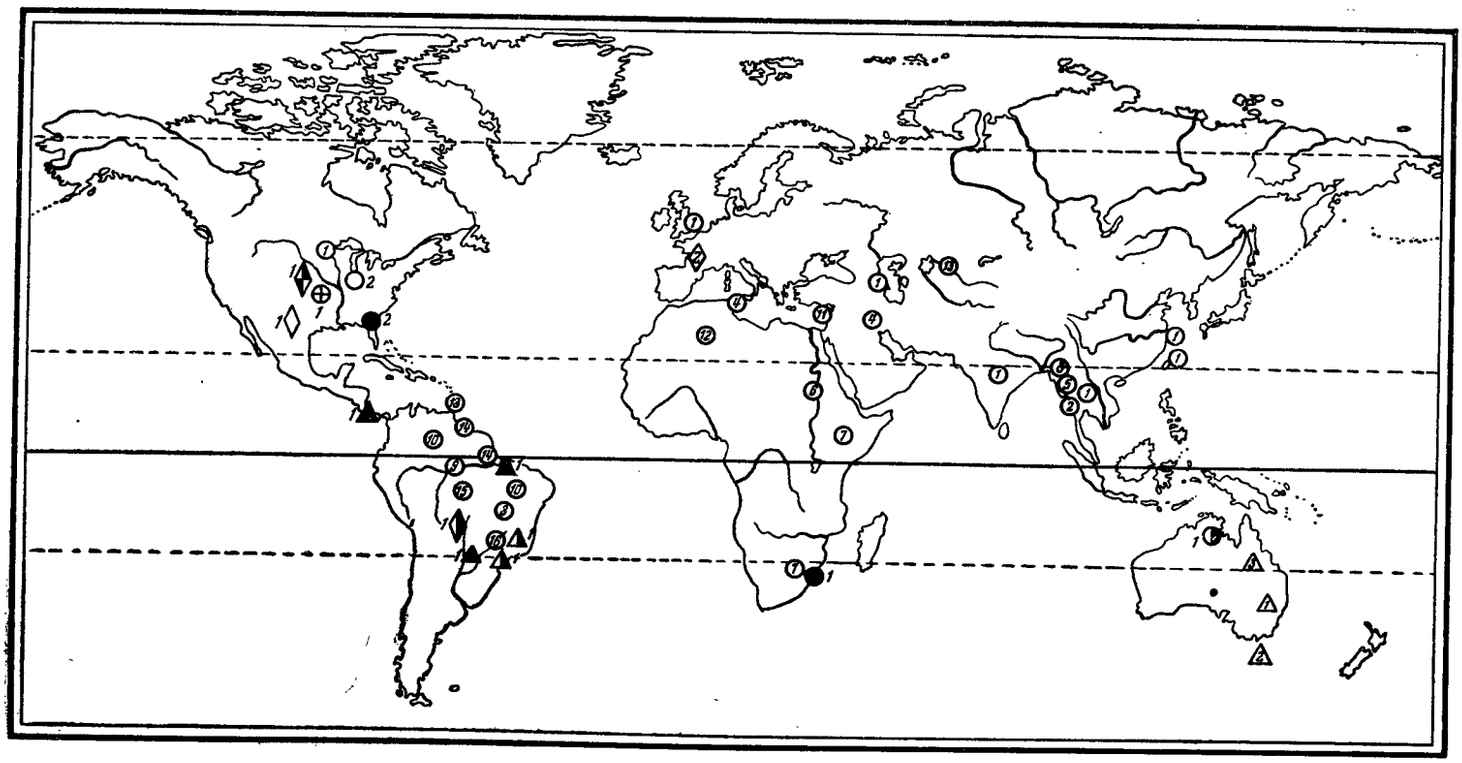
Перечень видов и родов цепней, встречающихся на территории СССР, можно видеть в общем списке видов (помечены знаком +).



Карта I. Распространение линстовиин рептилий

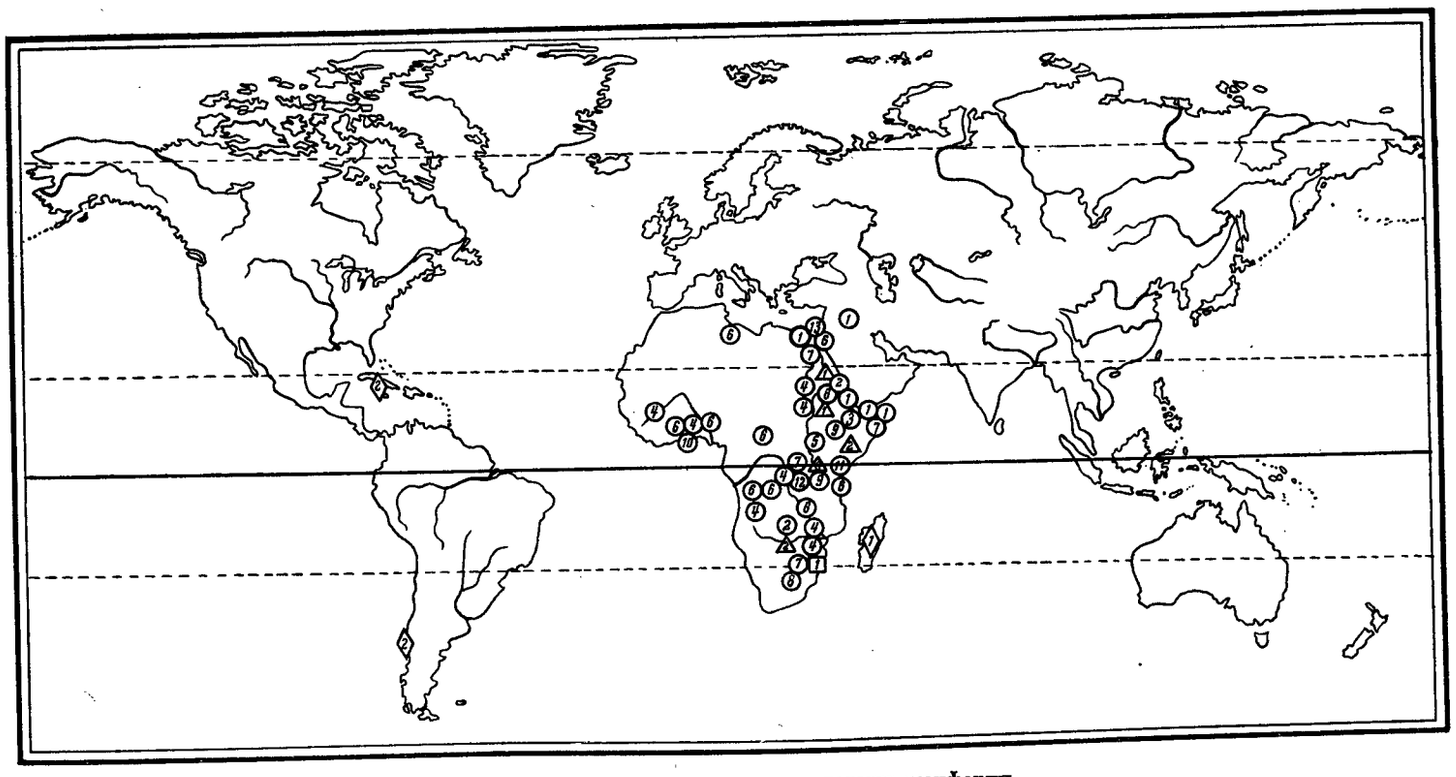
○ ***P. Oochoristica*** 1. *O. tuberculata*. 2. *O. truncata*. 3. *O. ameivae*. 4. *O. anniellae*. 5. *O. australiensis*. 6. *O. bivitellobata*. 7. *O. bresslaui*. 8. *O. crassiceps*. 9. *O. elaphis*. 10. *O. excelsa*. 11. *O. fuhrmanni*. 12. *O. gracewileyae*. 13. *O. khalili*. 14. *O. lagrangei*. 15. *O. lygosomae*. 16. *O. lygosomatis*. 17. *O. natricis*. 18. *O. osheroffi*. 19. *O. parvovaria*. 20. *O. parvula*. 21. *O. phrynosomatis*. 22. *O. rostellata*. 23. *O. sobolevi*. 24. *O. thapari*. 25. *O. theileri*. 26. *O. trachysauri*. 27. *O. whitentoni*. 28. *O. zonuri*. 29. *O.* sp. sp. 30. *O. indica*. 31. *O. americana*. 32. *O. anolis*. 33. *O. cryptobothrium*. 34. *O. eumecis*. 35. *O. hainanensis*.

◇ ***P. Pancerina*** 1. *P. varani*. □ ***P. Semenoviella*** 1. *S. amphisbaenae*



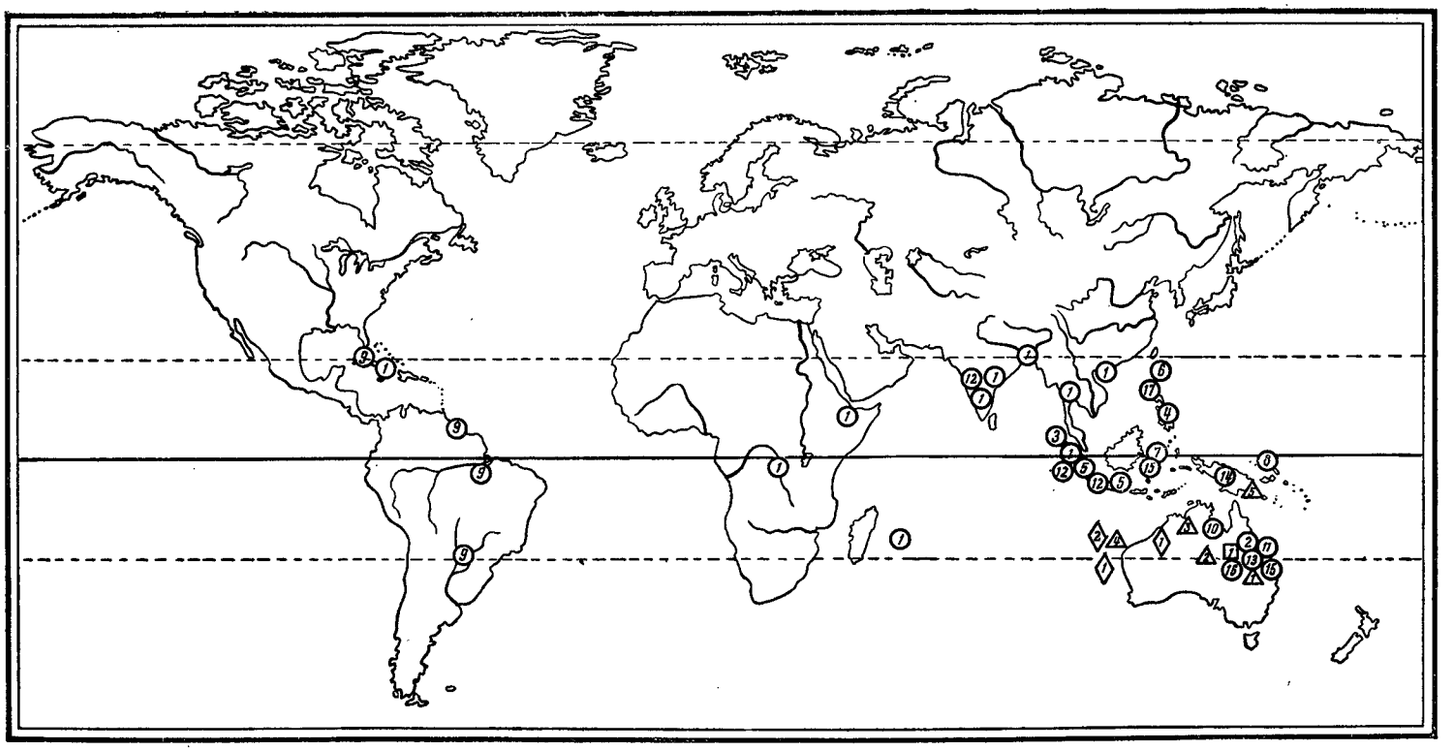
Карта II. Распространение линстовиин млекопитающих

P. Linstowia △ *n/p. Linstowia* (*Linstowia*) 1. *L.* (*L.*) *echidnae*. 2. *L.* (*L.*) *tasmanica*. 3. *L.*(*L.*) *semoni*. ▲ *n/p. Linstowia* (*Opossumia*) 1. *L.* (*O.*) *bivittata*. ◮ *n/p. Linstowia* (*Paralinstowia*) 1. *L.* (*P.*) *jheringi*. ***P. Atriotaenia***. ◆ *n/p. Atriotaenia* (*Atriotaenia*) 1. *A. sandgroundi*. ◇ *n/p. Atriotaenia* (*Ershovia*) 1. *A.* (*E.*) *procyonis* 2. *A.* (*E.*) *incisa*. ❖ ***P. Cycloskrjabinia*** 1. *C. taborensis*. ○ ***P. Mathevotaenia*** 1. *M. symmetrica*. 2. *M. amphisbeteta*. 3. *M. didelphidis*. 4. *M. erinacei*. 5. *M. figurata*. 6. *M. herpestis*. 7. *M. incheumontis*. 8. *M. lemuris*. 9. *M. marmosae*. 10. *M. megastoma*. 11. *M. parva*. 12. *M. rodentinum*. 13. *M. skrjabini*. 14. *M. surinamensis*. 15. *M. tetragonocephala*. 16. *M.* sp. I. 17. *M.* sp. II. 18. *M. sp.* III ***P. Oschmarenia*** ◑ *n/p. Oschmarenia* (*Oschmarenia*) 1. *O.* (*O.*) *incognita*. ⊕ *n/p. Oschmareina* (*Inversia*) 1. *O* (*I.*) *oklahomensis*. ● *n/p. Oschmarenia* (*Morosovella*) 1. *O.* (*M.*) *genettae*. 2. *O.* (*M.*) *mephitis*



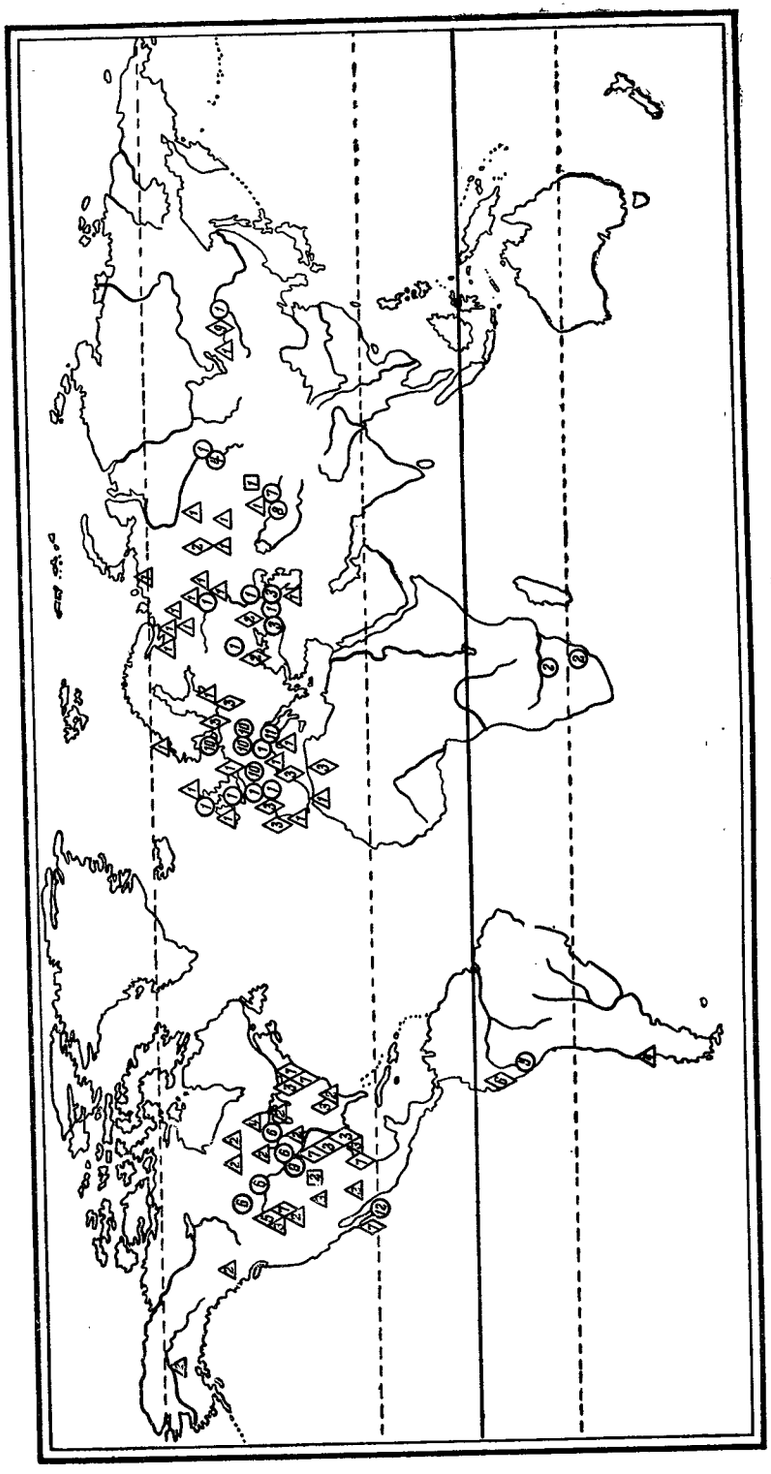
Карта III. Распространение инермикапсиферин

○ ***P. Inermicapsifer*** 1. *I. hyracis*. 2. *I. abyssinicus*. 3. *I. apospasmation*. 4. *I. arvicanthidis*. 5. *I. gondokorensis*. 6. *I. guineensis*. 7. *I. interpositus*. 8. *I. leporis*. 9. *I. lopas*. 10. *I. muricola*. 11. *I. prionodes*. 12. *I. settii*. 13. *I. sinaitica*. □ ***P. Metacapsifer*** 1. *M. aberratus*. △ ***P. Pericapsifer*** 1. *P. pagenstecheri*. 2. *P. norhalli*. 3. *P. tanganyikae*. ◇ ***P. Thysanotaenia*** 1. *T. lemuris*. 2. *T. cubensis*



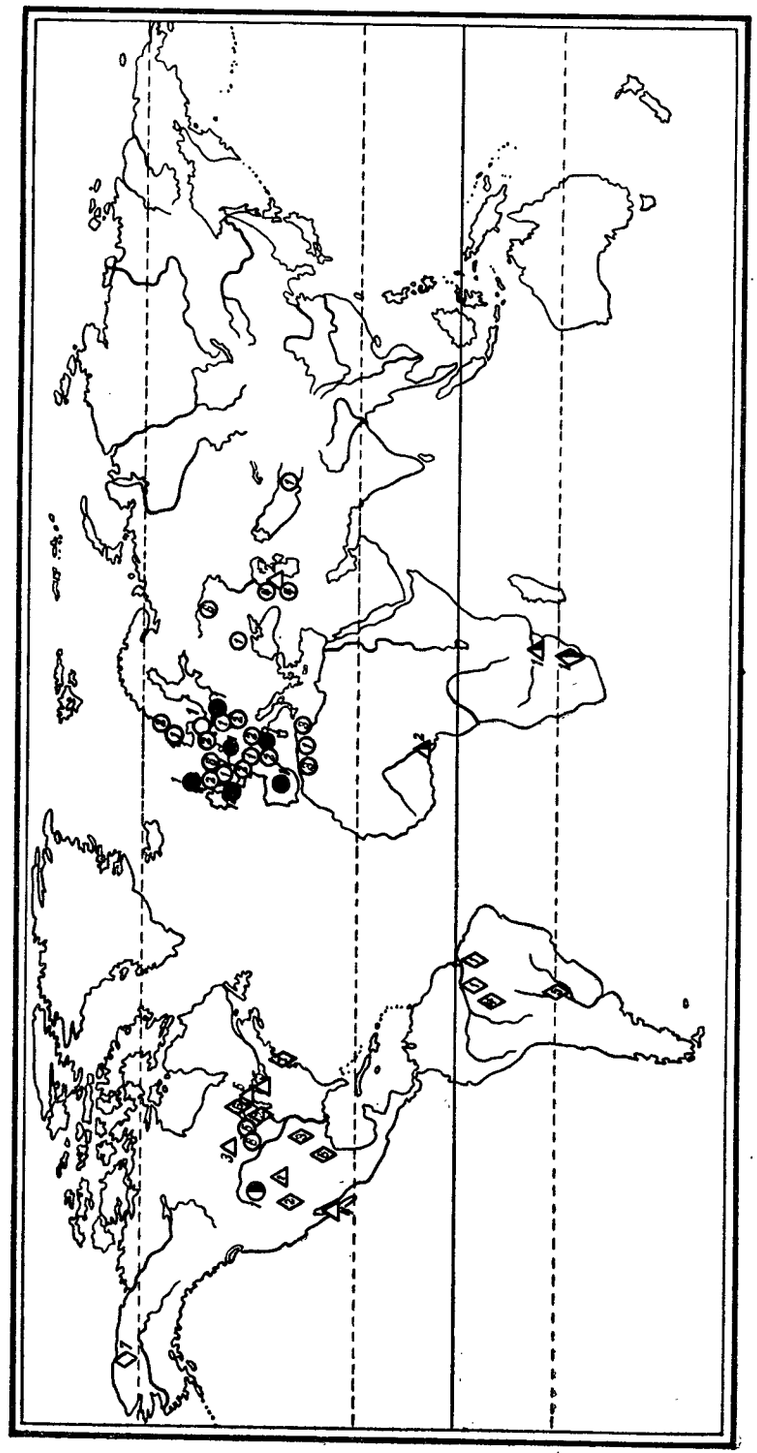
Карта IV. Распространение аноплоцефалин (преимущественно паразиты сумчатых млекопитающих)

(*роды Bertiella, Parabertiella, Progamotaenia* и *Triplotaenia*). ○ ***P. Bertiella*** 1. *B. studeri*. 2. *B. aberrata*. 3. *B. anapolytica*. 4. *B. cynocephali*. 5. *B. elongata*. 6. *B. boholensis*. 7. *B. edulis*. 8. *B. capul*. 9. *B. mucronata*. 10. *B. obesa*. 11. *B. pellucida*. 12. *B. plastica*. 13. *B. pseudochiri*. 14. *B. rigida*. 15. *B. sarasinorum*. 16. *B. undulata*. 17. *B.* sp. □ ***P. Parabertiella*** 1. *P. campanulata*. △ ***P. Progamotaenia*** 1. *P. bancrofti*. 2. *P. diaphana*. 3. *P. festiva*. 4. *P. lagorchestis*. 5. *P. zschokkei*. ◇ ***P. Triplotaenia*** 1. *T. mirabilis*. 2. *T. villosa*



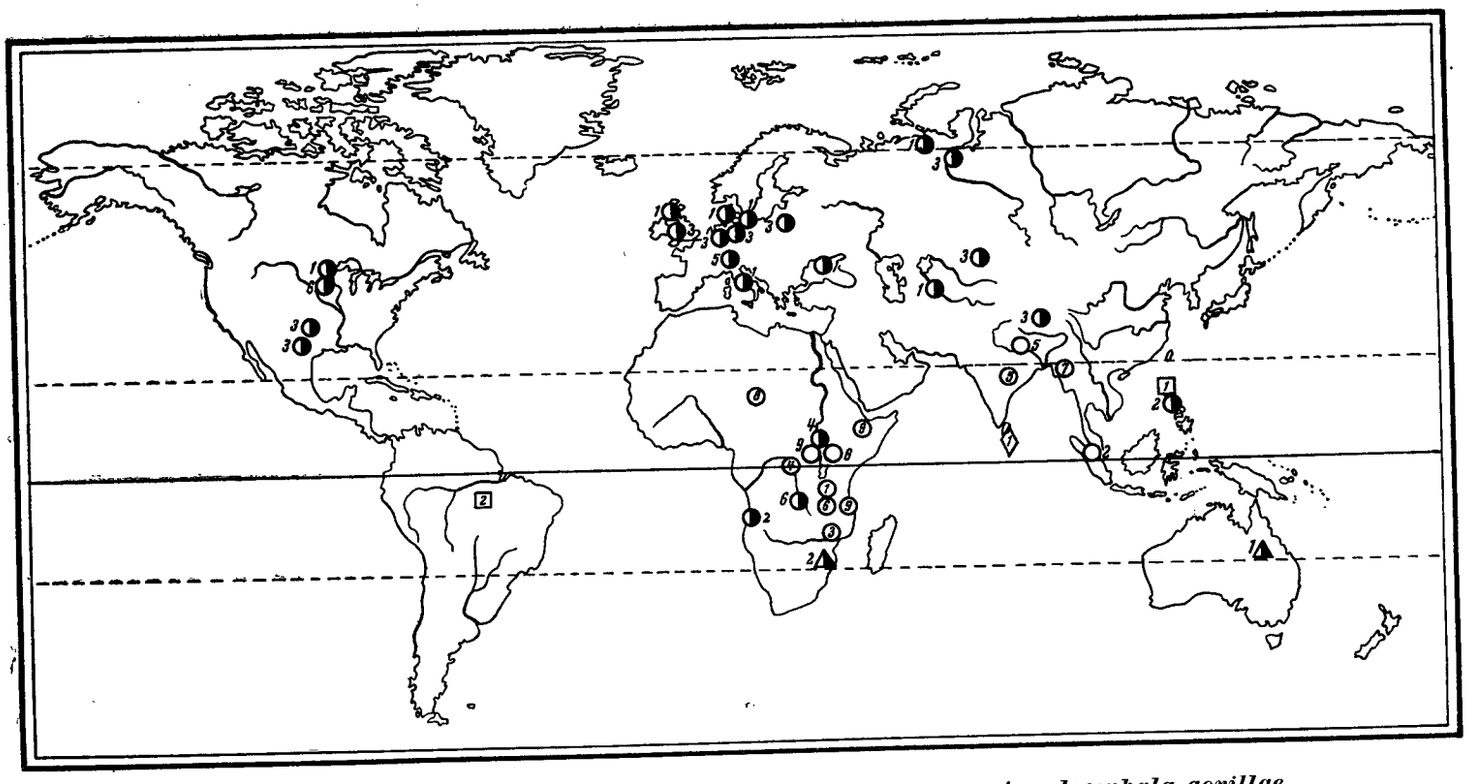
Карта V. Распространение аноплоцефалин грызунов

○ ***P. Paranoplocephala*** 1. *P. omphalodes*. 2. *P. acanthocirrosa*. 3. *P. brevis* (кавказская форма). 4. *P. brevis* (западносибирская форма). 5. *P. forcipata*. 6. *P. variabilis*. 7. *P. ryjikovi*. 8. *P. transversaria*. 9. *P. troeschi*. 10. *P. wimerosa*. 11. *P. dentata*. 12. *P. kirbyi*. ◇ ***P. Ctenotaenia*** 1. *C. marmotae*. 2. *C. citelli*. 3. *C. ctenoides*. 5. *C. praecoquis*. 6. *C. quadrata*. 7. *C. variabilis*. △ ***P. Mosgovoyia*** 1. *M. pectinata pectinata*. 2. *M. pectinata americana*. 3. *M. pectinata perplexa*, 4. *M. viscarii*, □ ***P. Schizorchis*** 1. *S. altaica*, 2. *S. ochotonae*



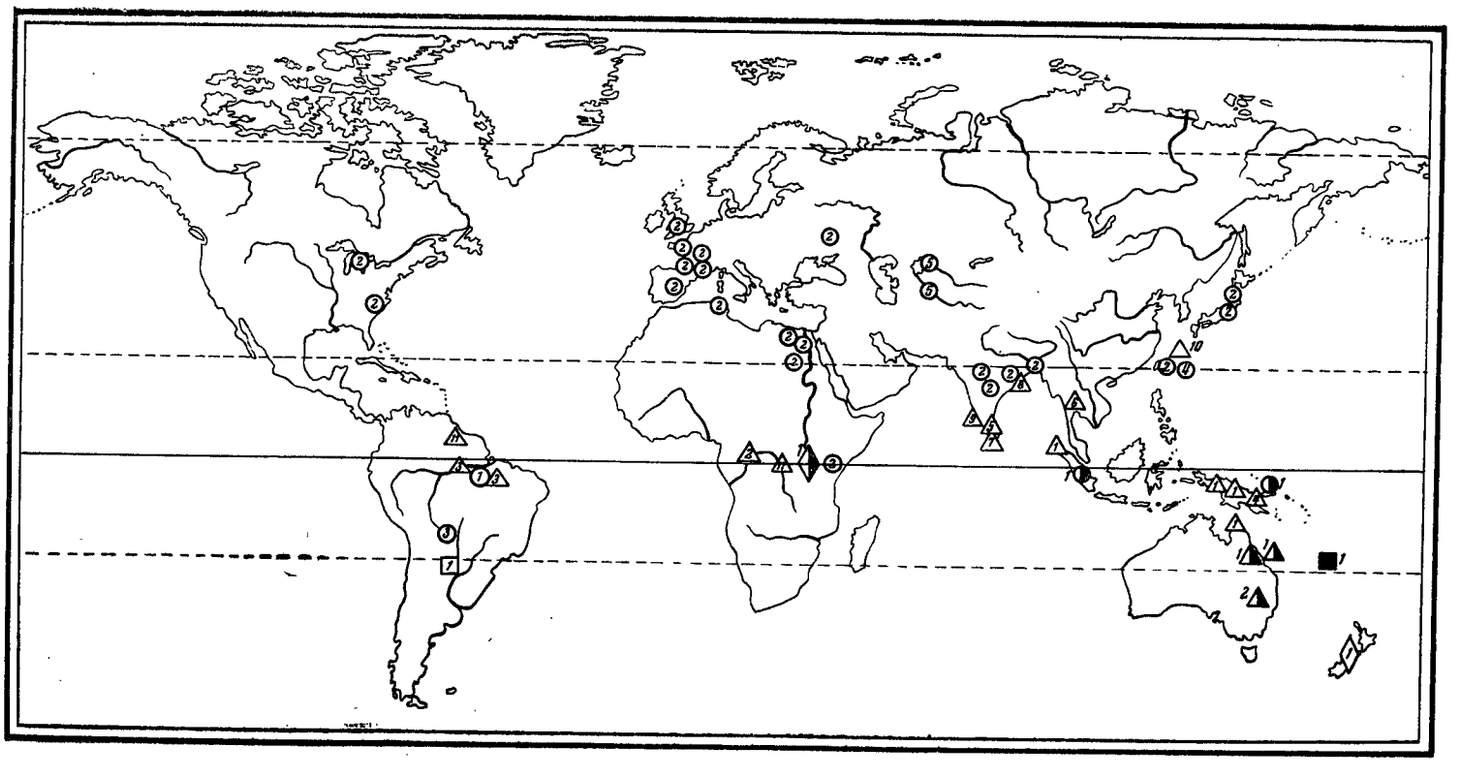
Карта VI. Распространение мониезиин грызунов

○ ***P. Andrya*** 1. *A. rhopalocephala*. 2. *A. cuniculi*. 3. *A. gundii*. 4. *A. montana*. 5. *A. primordialis*. 6. *A.* sp. ***P. Aprostatandrya*** △ *n/p. Aprostatandrya* 1. *A. (A.) macrocephala*. 2. *A. (A.) caucasica*, 3. *A. (A.) microti*. 4. *A. (A.) neotomae*. 5. *A. (A.) ondatrae*. 6. *A. (A.) sciuri*. △ *n/p. Sudarikovina* 1. *A. (S.) africana*. 2. *A. (S.) monodi*. ◑ ***P. Diandrya*** 1. *D. compositia*. ◇ ***P. Monoecocestus*** 1. *M. decrescens*. 2. *M. americana*. 3. *M. anoplocephaloides*. 4. *M. hagmanni*. 5. *M. hydrochoeri*. 6. *M. sigmodontis*. 7. *M. variabilis*. ◆ ***P. Fuhrmannella*** 1. *F. transvaalensis* ● ***P. Cittotaenia*** 1. *C. denticulata*



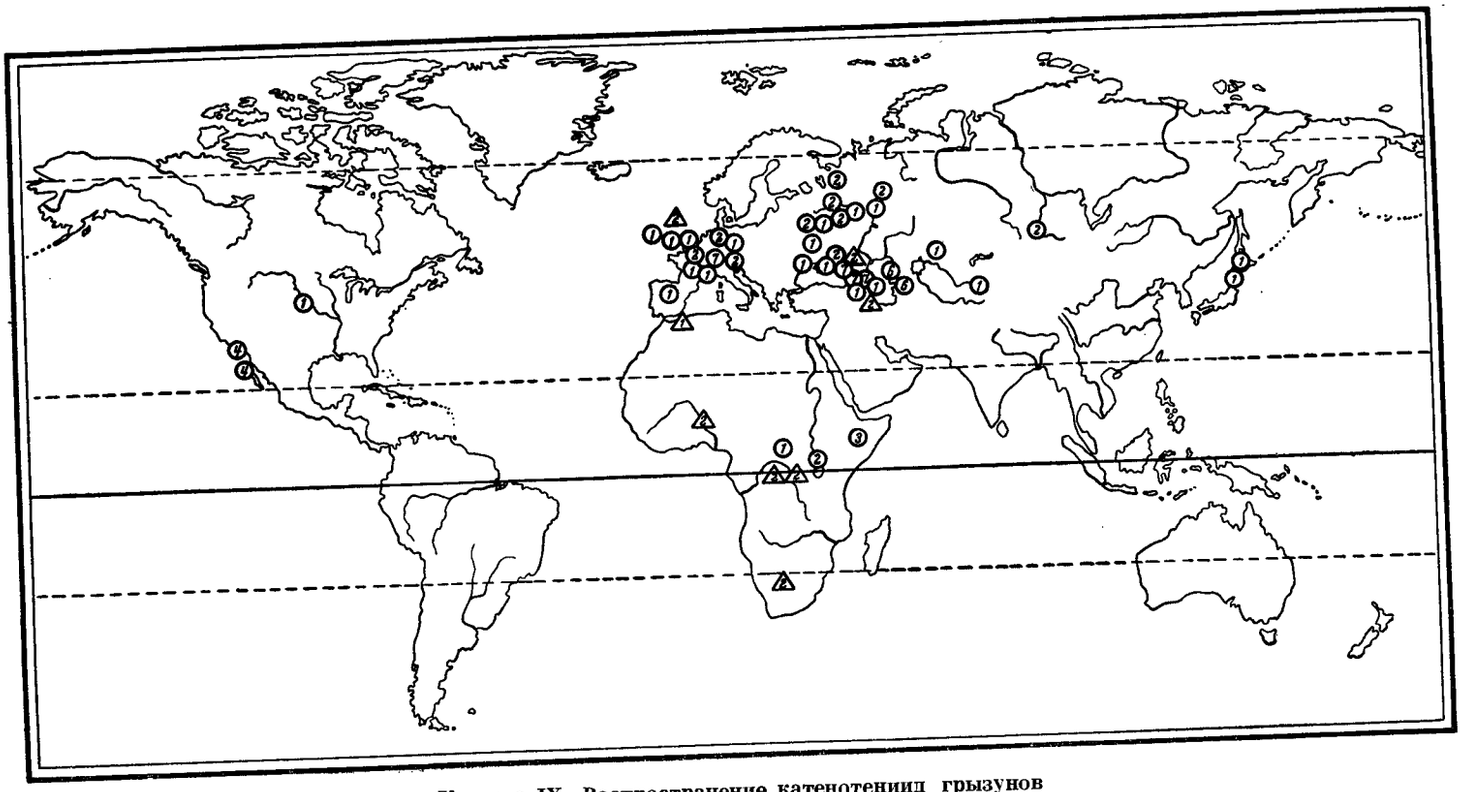
Карта VII. Распространение аноплоцефалид диких копытных и *Anoplocephala gorillae*

○ ***P. Anoplocephala*** 1. *A. perfoliata*. 2. *A. diminuta*. 3. *A. gigantea*. 4. *A. gorillae*. 5. *A. latissima*. 6. *A. magna*. 7. *A. manubriata*. 8. *A. rhodesiensis*. 9. *A. spatula*. ◑ ***P. Moniezia*** 1. *M. expansa*. 2. *M. monardi*. 3. *M. benedeni*. 4. *M. mettami*. 5. *M. rupicaprae*. 6. *M.* sp. sp. △ ***P. Paramonoezia*** 1. *P. suis*. 2. *P. phacophoeri*. ◇ ***P. Pseudanoplocephala*** 1. *P. crawfordi*. □ ***P. Flabelloskrjabinia*** 1. *F. tapirus*. 2. *F. globiceps*



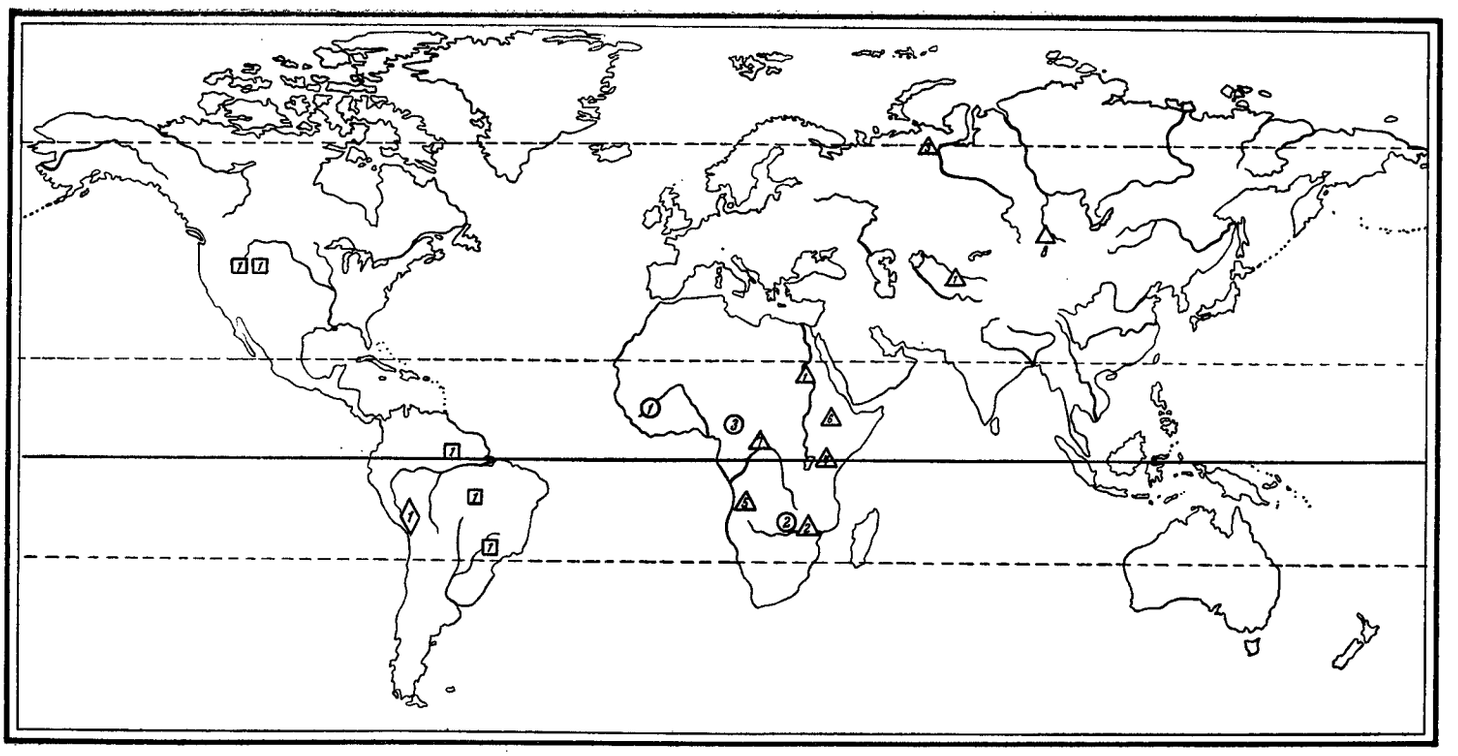
Карта VIII. Распространение аноплоцефалин птиц

○ ***P. Aporina*** 1. *A. alba*. 2. *A. delafondi*. 3. *A. fuhrmanni*. 4. *A. oenopopeliae*. 5. *A.* sp. □ ***P. Ctenotaenia*** 1. *C. rhea*. ◑ ***P. Coelodela***. 1. *C. kuvaria*. △ ***P. Hemiparonia*** 1. *H. cacatuae*. 2. *H. merotomocheta*. ◇ ***P. Paramoniezia*** 1. *P. psittacea*. △ ***P. Paronia*** 1. *P. trichoglossi*. 2. *P. africana*. 3. *P. ambigua*. 4. *P. beauforti*. 5. *P. biuterina*. 6. *P. bocki*. 7. *P. calcauterina*. 8. *P. columbae*. 9. *P. coryllidis*. 10. *P. pycnonoti*. 11. *P. variabilis*. ◆ ***P. Triuterina*** 1. *T. anoplocephaloides*. ■ ***P. Moniezioides*** 1. *M. rouxi*



Карта IX. Распространение катенотениид грызунов

○ ***P. Catenotaenia*** 1. *C. pusilla*. 2. *C. dendritica*. 3. *C. geosciuri*. 4. *C. linsdalei*. 6. *C. rhombomidis*. 7. *C. cricetorum*
△ ***P. Skrjabinotaenia*** 1. *S. oranensis*. 2. *S. lobata*



Карта X. Распространение авителлинид диких парнокопытных

□ ***P. Thysanosoma*** 1. *Th. actinioides*. △ ***P. Avitellina*** 1. *A. centripunctata*. 2. *A. aegiptica*. 3. *A. arctica*. 4. *A. edifontaineus*. 5. *A. monardi*. 6. *A. ricardi*. 7. *A. sandgroundi*. 8. *A. pygargi*. ◯ ***P. Stilesia*** 1. *S. globipunctata*. 2. *S. hepatica*. 3. *S. okapi*. ◇ ***P. Thysaniezia*** 1. *Th. giardi*

Глава VI

ОПЫТ ВЫЯВЛЕНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ АНОПЛОЦЕФАЛЯТ

До последнего времени филогения цепней и в том числе аноплоцефалят оставалась почти неразработанной.

Первую попытку построить филогенетическое древо аноплоцефалид предпринял французский ученый Ж. Бэр (J. Baer) в 1927 г., однако эта попытка оказалась неудачной, так как названный автор не располагал необходимым фактическим материалом и стоял на неправильной теоретической платформе.

Ведущую роль в эволюции цепней он приписывал случайно возникающим внезапным изменениям наследственности, так называемым «м у т а ц и я м». Так, например, столь значительные изменения, как утеря желточника и тельца Мелиса у авителлинид, Бэр рассматривает как результат случайных нарушений хода развития, передающихся по наследству. Даже столь сложное, исторически обусловленное явление, как возникновение компактной желточной железы цепней взамен дисперсной массы желточных фолликулов, свойственной их далеким предкам из числа тетрафиллидей, он расценивает как мутацию (стр. 192). На стр. 194 Бэр ясно высказывает свое положительное отношение к мутационной теории, говоря, что мутационная теория позволяет объяснить эволюцию наипростейшим образом.

Трудами акад. Т. Д. Лысенко и других представителей советской мичуринской биологии показано, что так называемая мутационная теория является метафизической теорией, закрывающей дорогу к научному предвидению, отрицающей возможность активного изменения природы организма.

«Провозглашая «неопределенность» наследственных изменений, так называемых «мутаций», морганисты-менделисты мыслят наследственные изменения *принципиально не предсказуемыми*» (курсив акад. Т. Д. Лысенко). Это — своеобразная концепция непознаваемости, имя ей — идеализм в биологии» (Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, 1948, стр. 20).

В установлении филогенетических отношений аноплоцефалид Бэр отрицает значение столь важных признаков, как наличие паренхиматозных капсул и парутеринных органов, основываясь на том, что эти признаки могут возникать конвергентно. Но если последовательно придерживаться подобного взгляда, то следует оставить в стороне и все другие анатомо-морфологические и общебиологические признаки, поскольку любые качества организмов в сходных условиях могут приобретать (конвергентно) сходные изменения.

В противоположность точке зрения Бэра, акад. К. И. Скрябин (1940) в деле установления филогенетических отношений цестод придает особое значение изучению особенностей развития матки и ее производных.

Далее, Бэр разместил на ветвях филогенетического древа все известные ему в то время родовые названия аноплоцефалид, не смущаясь тем, что многие из этих родов (например *Multicapsiferina*, *Triuterina* и др.) очень слабо изучены даже в морфолого-анатомическом отношении.

В результате филогенетическая схема, предложенная Бэром, не отражает естественных отношений цепней. Так, например, столь близко родственные формы, как *Inermicapsifer* и *Thysanotaenia*, которые составляют одно подсем. *Inermicapsiferinae*, оказались размещенными на разных полюсах его схемы: *Thysanotaenia* помещена у основания, а *Inermicapsifer* — на вершине «древа жизни» аноплоцефалид.

Далее, род *Oochoristica* производится непосредственно от *Ophiotaenia*, хотя по топографии и строению половых органов эти два рода не имеют между собой почти ничего общего.

В итоге мы были вынуждены отказаться от попытки исправить филогенетическую схему Бэра и начать построение нового родословного древа аноплоцефалят.

Нами предпринята (1949) попытка выявления родственных отношений аноплоцефалят и смежных групп цепней с учетом не только анатомо-морфологических особенностей половозрелой стадии, но также с учетом строения личинки (лярвоцисты) и биологических особенностей паразита на разных стадиях развития. Кроме того, проведя зоогеографический анализ *Anoplocephaloidea*, для целей установления филогении мы применили данные о характере их географического распространения.

При этом оказалось, что выводы, полученные на основе изучения личиночных стадий цепней, вполне согласуются с результатами изучения половозрелых форм, но дают более четкую картину. Однако необходимо было проверить, насколько эмбриологические данные (если этот термин приложим к материалам, полученным на основе изучения личинок второй стадии) достоверны.

Описание этапов развития церкоцисты аноплоцефалид дается в специальном разделе данной работы, поэтому мы здесь не излагаем ход онтогенеза. Отметим лишь полное соответствие в этапах формирования личинки — цистицеркоида аноплоцефалид, авителлинид, гименолепидид и, повидимому, мезоцестоидид.

Возникает вопрос о том, является ли это сходство показателем общности их происхождения, или же превращения развивающейся личинки носят чисто конвергентный характер и могут быть отнесены к числу сходных ценогенетических (зародышевых) приспособлений, возникающих в сходных условиях среды.

Мы считаем указанное сходство признаков строения личинки на разных этапах ее развития показателем филогенетической близости перечисленных групп цепней, одновременно признавая, что многие из этих признаков носят ценогенетический, приспособительный характер. В частности признак наличия защитных образований вокруг сколекса личинки определенно носит характер зародышевого приспособления (ценогенеза), которое теряется при переходе в имагинальную стадию.

Образование защитных оболочек вокруг сколекса личинки имеет место почти у всех цепней, но строение этих покровов, происхождение и

способ их формирования различны у представителей разных филогенетических групп паразитов.

а) Сколекс цистицерка тениид инвагинирован внутрь заполненного жидкостью пузыря, возникшего, как нам представляется, за счет разрастания концевого отдела каналов экскреторной системы, причем сколекс и шейка цистицерка вывернуты, как палец перчатки.

б) Сколекс тетратиридия мезоцестоидид также погружается внутрь тела личинки и вывертывается при этом «наизнанку». Однако в последнем случае сколекс оказывается погруженным не в полостную жидкость пузыря, а в ткани тела личинки.

в) Защитные оболочки, окружающие сколекс лярвоцисты аноплоцефалид, авителлинид и гименолепидид, образуются за счет складок, надвигающихся на сколекс со стороны среднего шаровидно вздутого участка тела личинки, которое формируется у нее на стадии «метамеры» (сегментированная личинка).

Для этих трех семейств характерно не только сходство строения развитой лярвоцисты, но и совпадение этапов ее формирования.

Тип строения лярвоцисты является довольно стойким признаком, присущим определенной группе паразитов. В доказательство этому мы можем привести следующие факты.

С одной стороны, развивающиеся в организме различных хозяев, в разных условиях лярвоцисты данной филогенетической группы цепней сохраняют свой тип строения. Так, например, цистицеркоиды близких видов гименолепидид могут развиваться в организме ракообразных, насекомых, многоножек, дождевых червей и моллюсков, но остаются при этом цистицеркоидами.

С другой стороны, в сходных условиях, в сходных хозяевах личинки цестод, относящихся к разным систематическим группам, могут отличаться друг от друга, сохраняя присущий данной группе паразитов тип строения лярвоцисты.

Например, личинки линстовиид, развивающиеся в полости тела жуков или бабочек, имеют характер амфицисты, а личинки гименолепидид, развившиеся в тех же условиях, относятся к той или иной разновидности цистицеркоида.

Следовательно, тип строения лярвоцисты является показателем принадлежности цепней к определенной филогенетической группе. Он может быть отнесен в число стойких диагностических признаков и должен быть использован при разработке филогении и систематики цепней.

Рассмотрим теперь взаимоотношения аноплоцефалид между собою и с другими группами цепней.

1. Наиболее простое строение имеет лярвоциста нематотениид, которая в развитом состоянии во многом напоминает развитых плероцеркоидов *Tetraphyllidea* (рис. 12, 13).

Онтогенез лярвоцисты других групп аноплоцефалят показывает, что в своем развитии они проходят такую стадию («стадия вытянутой личинки»), которая соответствует стадии процеркоида тетрафиллидей. Поэтому исходной группой цестод, давшей начало подотряду *Anoplocephalata* (а также и прочим цепням), ориентировочно можно считать предков сем. *Ichtyotaeniidae* (*Tetraphyllidea*). К сходному выводу пришли предшествующие авторы, в частности Бэр (1927).

2. Среди цепней совершенно особое место занимают паразиты амфибий и рептилий, которых мы выделили в особое надсем. *Nematotaenioidea*. Как уже было показано, нематотениды в половозрелом состоянии и на стадии лярвоцисты существенно отличаются от всех прочих цепней.

Вместе с тем, они, обитая в кишечнике амфибий, т. е. низших наземных позвоночных, отчетливо проявляют черты примитивности. Поэтому мы считаем их боковой ветвью, расположенной у основания филогенетического древа цепней, восходящего от предков ихтиотениид. Последние на стадии имаго не имеют близкого морфологического и экологического сходства с представителями *Cyclophyllidea*, проявляя общность лишь в строении личиночных стадий. Отсюда следует, что нематотениид и прочих цепней можно производить лишь от далеких предков ихтиотениид.

3. Весьма своеобразно строение катенотениид в личиночной и половозрелой стадиях, что было отмечено в разделе, посвященном циклам развития аноплоцефалят. *Catenotaenia pusilla*, по данным Жуайе и Бэра, 1945, характеризуются наличием лярвоцисты особого типа (мероцеркоид). Наличие у мероцеркоида апикальной присоски говорит о сходстве катенотениид с ихтиотениидами (отр. *Tetraphyllidea*). Характерно, что апикальная (пятая) присоска существует некоторое время и в постлярвальный период развития катенотениид, одновременно с существованием обычных для цепней четырех присосок, но исчезает к моменту полового созревания этих паразитов. У тетрафиллидей пятая присоска, если таковая имеется, сохраняется до конца их индивидуального развития или редуцируется.

В половозрелой стадии катенотенииды также имеют некоторые черты строения, свойственные тетрафиллидам. Здесь прежде всего необходимо отметить особое строение яичника катенотениид, образующего на поперечном срезе Н-образную фигуру, а также наличие продольного ствола матки с боковыми ветвями и расположение семенников у некоторых видов *Catenotaeniidae* в две латеральные группы.

С другой стороны, катенотенииды имеют явные признаки строения цепней *Cyclophyllidea*, в частности: наличие целостной желточной железы, обитание в имагинальной стадии в кишечнике теплокровных (млекопитающие), использование в качестве промежуточного хозяина наземных беспозвоночных (клещи).

Французские авторы (Жуайе и Бэр, 1945) включают род *Catenotaenia* в подсем. *Anoplocephalinae*. Однако катенотенииды как в личиночной, так и в половозрелой стадиях отличаются значительным своеобразием, поэтому мы склонны их выделить не только из состава подсем. *Anoplocephalinae*, но даже из сем. *Anoplocephalidae*.

По рассмотренным выше признакам катенотенииды не могут быть причислены ни к одному известному ныне семейству цепней. Мы их расцениваем в качестве особого сем. *Catenotaeniidae* Spassky, 1950, которое на филогенетической схеме можно изобразить в виде самостоятельной ветви, отходящей от филогенетического древа тетрафиллидей (*Tetraphyllidea*). В связи с этим возможность включения катенотениид в состав отряда цепней — *Cyclophyllidea* — мы ставим под сомнение.

4. Основной ствол аноплоцефалят, повидимому, довольно рано (вероятно, еще до начала кайнозойской эры) разделился на два ствола. Один из них объединяет цестод теплокровных (млекопитающих и птиц), отличающихся лярвоцистой типа цистицеркоида, наличием хорошо развитой замкнутой матки, на которой могут развиваться парутеринные органы. В эту группу мы включили прежде всего аноплоцефалид (в новом понимании границ этого семейства), авителлинид, а также надсем. *Hymenolepidoidea*.

От основания этого ствола отходят также *Mesocestoidata*, а возможно, и *Taeniata* (о чем будет подробнее сказано ниже).

Второй крупный ствол цепней, характеризующийся личинкой типа амфицисты, а в половозрелой стадии — отсутствием или поздним развитием матки, объединяет членов сем. *Linstowiidae*, а также надсем. *Davaineoidea*.

5. Рассмотрим подробнее ветвление первого ствола — ствола аноплоцефалид и смежных групп цепней.

Основной, а может быть, и исходной группой среди них мы условно считаем аноплоцефалид (сем. *Anoplocephalidae*), которые могут инвазировать весьма примитивных млекопитающих — однопроходных и сумчатых, но успели широко расселиться по территории, приспособиться к обитанию у различных групп хозяев и дать большое разнообразие форм.

6. Преобладающей группой хозяев аноплоцефалид являются млекопитающие, тогда как *Hymenolepidoidea* инвазируют главным образом птиц. На этом основании можно сделать предположение, что цепни данной группы вначале эволюционировали совместно, но впоследствии общий их ствол разделился на две крупные ветви. Одна ветвь, обнимающая паразитов класса млекопитающих, образовала аноплоцефалид и авителинид, а другая, формирование которой протекало в организме птиц, дала начало надсем. *Hymenolepidoidea* Spassky, 1949.

Условия жизни в кишечнике млекопитающих существенно отличаются от тех условий, в которых оказались паразиты птиц. Для птиц характерны более интенсивный обмен веществ, высокая температура тела, интенсивное течение пищеварительных процессов, узкий просвет кишечника, усиленная перистальтика, наличие в кишечнике грубых остатков пищи, что связано с отсутствием у птиц жевательного аппарата, и пр.

Это вызвало у предков *Hymenolepidoidea* необходимость в дополнительных средствах фиксации. К числу последних относится хоботок, вооруженный крючьями, шипы и крючья на поверхности присосок. Представитель гименолепидид *Aploparaksis sobolevi* Oschmarin et Morosov, 1948 — паразит кишечника куликов — приобрел способность внедряться сколексом в толщу слизистой, а паразит пингвина *Anomotaenia zederi* (сем. дилепидид) — способность проникать на значительную длину сквозь стенку кишечника.

Позднее отдельные виды гименолепидид и дилепидид могли перейти к обитанию в кишечнике млекопитающих. У некоторых из них сохранился хоботок с крючьями, но многие его вторично утратили. Весьма показательно, что у цестод ежа *Hymenolepis erinacei* крючья хоботка имеются в личиночной стадии, но отпадают при переходе в имагинальную стадию.

С другой стороны, некоторые аноплоцефалины (роды *Aporina*, *Paronia*, *Hemiparonia*) приспособились к обитанию в кишечнике птиц, но дополнительных средств фиксации не имеют. Однако они смогли закрепиться у тех видов птиц, которые питаются мягкими плодами (попугаи, перцеяды, и некоторые другие, независимо от их положения в системе). К обитанию у птиц других экологических группировок они или не могли приспособиться (мы не считаем единичные случаи), или, может быть, приобрели вооружение и потому были отнесены учеными в другую группу цепней.

7. Изучение хода развития половой системы авителлинид показывает, что формирование половых органов, в особенности матки, в ходе онтогенеза вначале идет тем же путем, как и у аноплоцефалин, но финальные стадии резко различаются. Лярвоцисты представителей этих двух семейств почти тождественны. Таким образом, и данные эмбриологии и сравнительной анатомии половозрелой стадии говорят о происхождении авителлинид от древних аноплоцефалин.

8. Древо аноплоцефалид, в свою очередь, в процессе исторического развития развивалось на несколько более мелких ответвлений, из которых наиболее значительными являются;

а) группа аноплоцефалид с поперечной трубчатой маткой (роды *Bertiella*, *Anoplocephala*, *Paranoplocephala*, *Parabertiella*, *Paramoniezia*, *Ctenotaenia*, *Progamotaenia* и др.), объединяемых в подсем. *Anoplocephalinae*;

б) группа видов с сетчатой маткой, которую мы обособляем в подсем. *Moniezilinae* Spassky, 1951.

Вторая ветвь эволюционировала с образованием двух форм: 1) имеющих и 2) не имеющих обособленной простатической железы. К первым относятся *Andrya* и *Diandrya*, ко вторым *Monoecocestus*, *Aprostatandrya*, *Moniezia*, *Fuhrmannella*.

Происхождение аноплоцефалид, обитающих у птиц, еще нуждается в уточнении. Мы предполагаем полифилетическое возникновение этой группы цепней, которые отошли от ветви аноплоцефалин с трубчатой маткой в разное время и различными путями. Лишь *Paronia* и *Hemiparonia* образуют монолитную группу, о чем свидетельствует их сходное анатомическое строение, географическое распространение и круг хозяев. Совершенно очевидно, что род *Paronia* произошел от недавних предков *Hemiparonia* путем удвоения полового аппарата. Дивергенция осуществилась уже после того, как предки этих родов приспособились к обитанию у птиц.

9. Основное ядро аноплоцефалин, как уже было сказано, составляют цестоды с поперечной трубчатой маткой и грушевидным аппаратом. В то же время отмеченная группа, повидимому, является относительно примитивной среди других аноплоцефалин. Косвенным доказательством подобного взгляда могут служить широкое, почти повсеместное распространение группы в целом и отдельных родов, ее составляющих (*Bertiella*, *Paranoplocephala*), а также обнаружение многих членов группы у примитивных млекопитающих (сумчатые). Более того, у сумчатых Австралии и Малайского архипелага все цестоды сем. *Anoplocephalidae* имеют поперечно-трубчатую матку, а формы с сетчатой маткой не встречаются.

Возможность вторичного переселения аноплоцефалид (*Bertiella*, *Parabertiella*, *Progamotaenia*) на этот изолированный участок суши с других континентов весьма ограничена, так как поздние переселенцы в Австралию из числа плацентарных весьма немногочисленны и не содержат указанных паразитов (например, динго свободна от аноплоцефалид).

На этом основании можно полагать, что аноплоцефалины с трубчатой маткой существовали на континенте Австралии еще до момента ее отделения от других материков.

В пользу такого вывода говорит распространение рода *Anoplocephala*, представители которого встречаются у непарнокопытных, а также у слонов и даманов на всех материках в границах ареала данной группы хозяев. Мы не сделаем грубой ошибки, если предположим, что у вымерших предков и родичей слонов и носорогов также имелись цестоды, близкие роду *Anoplocephala*.

Цепни, отвечающие диагнозу сем. *Anoplocephalidae*, повидимому, паразитировали у млекопитающих еще до момента возникновения современных отрядов плацентарных. Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что плацентарные (древние насекомоядные, креодонты) населяли сушу еще в мезозое, в частности в меловом периоде. Следовательно, геологический возраст аноплоцефалид (сем. *Anoplocephalidae*) насчитывает не менее 40—90 миллионов лет (см. Пузанов, 1938), а линстовииды еще более древни.

10. Мониезиины, матка которых закладывается в виде сложной сети клеточных тяжей, принимающих впоследствии вид сложно анастомозирующих трубок, по нашему мнению, берут начало от ископаемых форм с простой трубчатой маткой, т. е. являются более молодыми. В пользу такого взгляда могут быть приведены следующие соображения.

а) Сетчатая матка, в нашем представлении, является более совершенной, так как ее развитие и увеличение размеров не вызывает сильного смещения волокон дорзо-вентральной мускулатуры и не влечет за собой сильной деформации членика, которая у прочих цепней сопровождается быстрым старением и одряхлением последнего.

б) Сетчатая матка полнее и лучше использует (занимает) пространство внутри сегмента, свободное от половых желез. При этом матка и половые железы долгое время могут развиваться в одном и том же членике, не стесняя друг друга.

в) В сетчатой матке, состоящей из узких трубок, яйца на ранних стадиях развития располагаются более равномерно, не образуя больших скоплений, которые часто наблюдаются в члениках *Paranoplocephala*, *Anoplocephala*, *Ctenotaenia* и других цепней с простой маткой.

г) Цепни с сетчатой маткой обитают лишь у парнокопытных и грызунов, т. е. у плацентарных и, к тому же, высокоспециализированных млекопитающих, возникших не ранее третичного периода.

д) Наконец, лишь цепни с сетчатой маткой достигли столь высокой дифференцировки полового аппарата, которая характеризует роды *Andrya* и *Diandrya*, отличающиеся наличием обособленной простатической железы.

Проведенный анализ родственных взаимоотношений внутри сем. *Anoplocephalidae* выявляет наличие в его составе двух группировок цепней (различающихся прежде всего строением матки), которым мы склонны придать систематическое выражение подсемейства: 1) подсем. *Anoplocephalinae* Blanchard, 1891, и 2) подсем. *Moniezііnae* Spassky, 1951.

11. Рассмотрим ветвление второго ствола филогенетического древа, который характеризуется особым строением личинки типа амфицисты. Он слагается из линстовиид и представителей надсем. *Davaineoidea*.

Сопоставление цепней в половозрелой стадии также приводит к заключению о близости семейств *Linstowiidae* и *Davaineidae*, которая проявляется в расположении половых желез, в строении семепровода, в структуре паренхиматозных капсул. Среди них наиболее примитивными формами мы считаем листовиин из кишечника рептилий. Это подтверждается не только их обитанием в организме холоднокровных, но также слабым развитием сегментации и упрощенным типом строения члеников и полового аппарата. Последнее сказывается в отсутствии развитого семеприемника и семенных пузырьков. У представителей рода *Oochoristica* матка слабо выражена или отсутствует и яйца развиваются в толще паренхимы.

Представители подсем. *Linstowiinae*, паразитирующие у млекопитающих, имеют несколько более сложное строение, в частности, сегментация у них выражена отчетливо, членики снабжены небольшим парусом, однако общий тип расположения и строения половых органов мало отличается от таковых паразитов рептилий.

Гораздо сложнее структура цепней подсем. *Inermicapsiferinae*. В их зрелых члениках яйца, лежащие в паренхиме, облекаются толстыми двуслойными паренхиматозными капсулами.

Члены сем. *Linstowiidae*, обнаруженные у птиц, немногочисленны и очень слабо изучены, поэтому мы их не учитываем при построении схемы филогенетических отношений.

Широкое распространение линстовиин рептилий (ареал одного только рода *Oochoristica* охватывает в тропической зоне все материки, включая Австралию) и примитивность строения показывают их древнее происхождение. Приблизительно такое же распространение имеют линстовиины млекопитающих, причем в числе их хозяев значатся столь примитивные группы, как однопроходные и сумчатые.

В связи с этим мы высказываем следующие предположения.

а) Линстовииды появились в природе ранее аноплоцефалид. Последние имеют гораздо более сложное строение и населяют организм более высоко организованных позвоночных.

В то же время аноплоцефалиды не являются непосредственным продолжением ветви линстовиид; их развитие пошло по иному пути.

б) Первичные линстовиины от млекопитающих дали, по меньшей мере, две ветви: 1) современных линстовиин и 2) надсем. *Davaineoidea*.

Происхождение инермикапсиферин, за неимением сведений об их цикле развития, остается неясным, однако их строение в имагинальной стадии говорит о родстве с давайнеидами.

В итоге можно отметить, что цестоды надсем. *Anoplocephaloidea* содержат в своем составе примитивные группы цепней, предки которых дали начало не только всем остальным представителям этого надсемейства, но также надсем. *Davaineoidea* и надсем. *Hymenolepidoidea*.

От основания филогенетической ветви аноплоцефалид, повидимому, берут свое начало мезоцестоидаты, которые сходны с ними на стадии первой лярвоцисты типа цистицеркоида.

Возможно, что вместе с *Mesocestoidata* или несколько ранее возникли предки современных тениид, которые значительно обособились от всех современных цепней.

Происхождение тениид еще совершенно не выяснено. Оно может быть расшифровано, когда будет получен ответ на вопрос, каким путем промежуточными хозяевами этих цестод стали позвоночные, в частности млекопитающие. Ниже мы предлагаем гипотезу происхождения тениид.

ГИПОТЕЗА УТЕРИ ПЕРВОГО ПРОМЕЖУТОЧНОГО ХОЗЯИНА ТЕНИИД

Современные тениды обитают у хищных млекопитающих, реже у хищных птиц. Основной группой хозяев являются хищные млекопитающие (*Carnivora*), которые возникли сравнительно недавно (третичный период), когда уже существовали примитивные группы цепней из числа линстовиид, а может быть, также и аноплоцефалид, о чем говорят данные по распространению последних.

На этом основании мы предполагаем, что предки современных тениид перешли к паразитизму у млекопитающих задолго до того, как их окончательные хозяева стали в законченном виде хищниками. Следовательно, предки тениид обитали в кишечнике всеядных или насекомоядных млекопитающих.

Равным образом, промежуточным хозяином предков тениид с самого начала не могли служить позвоночные, так как прочие плоские гельминты (и в том числе примитивные цепни) развиваются с участием беспозвоночных.

При резком переходе предков тениид к обитанию в кишечнике плотоядных (если развитие шло этим путем) или при переходе нехищных хозяев тениид (предки хищников — креодонты — были всеядными животными) к хищному образу жизни, цикл развития, в котором участвуют беспозвоночные (насекомые, почвенные клещи, моллюски), неизбежно должен был прерваться. Однако этого не произошло. Последнее свидетельствует о том, что переход дефинитивных хозяев к хищному образу жизни (или переход тениид к обитанию у хищников) совершался в несколько этапов.

Пути превращения всеядных предков в современных хищников теперь относительно хорошо изучены; необходимо решить вопрос, каким образом личинки цепней перешли от беспозвоночных к позвоночным.

Повидимому, тениды в ходе филогенеза приобрели второго промежуточного хозяина из числа позвоночных (травоядных или всеядных), который вначале, может быть, выступал лишь в роли резервуарного хозяина, а затем стал вторым (дополнительным) хозяином. При этом в организме первого промежуточного хозяина (беспозвоночные) формировалась лярвоциста, возможно, типа цистицеркоида, а в дополнительном хозяине она принимала иное строение. Дополнительный хозяин со временем приобрел способность заражаться не только от промежуточного хозяина, но также при непосредственном заглатывании онкосфер.

Первый промежуточный хозяин (беспозвоночные) со временем выпал из цикла развития, а второй (дополнительный) промежуточный хозяин (позвоночные) стал единственным промежуточным хозяином.

Примером цепней с двумя промежуточными хозяевами, имагинальная стадия которых развивается в кишечнике хищных млекопитающих и птиц, служат мезоцестоиды. У *Mesocestoides lineatus* первым промежуточным хозяином являются беспозвоночные (клещи), в которых формируются личинки типа цистицеркоида, а вторым — различные позвоночные.

Характерно, что вторая лярвоциста — тетратиридий, подобно финнам тениид, имеет вывернутый наизнанку сколекс.

Представим себе, что *Mesocestoides* получит способность заражать позвоночных непосредственно онкосферами; тогда цикл его развития может стать тождественен тениидному.

Случаи выпадения промежуточного хозяина из цикла развития зарегистрированы в гельминтологической литературе; они известны как у цестод (например *Hymenolepis nana*), так и у нематод (по Скрябину, 1941 — многие *Strongyloidea*).

Утеря первого промежуточного хозяина не могла произойти внезапно. Она стала возможной лишь после того, как у гельминта возникла способность развиваться двумя путями: 1) со сменой двух промежуточных хозяев: а) беспозвоночные, б) позвоночные, и 2) с участием лишь одного промежуточного хозяина, именно — второго (позвоночные).

Примеры цестод, способных развиваться двумя путями, зарегистрированы в гельминтологической литературе. Паразит кишечника человека *Hymenolepis nana* обычно проходит стадию лярвоцисты в кишечной воринке того же хозяина, но может развиваться также и в организме жуков *Tenebrio molitor* или *T. obscurus* (см. Скрябин и Матевосян, 1945), причем участие промежуточного хозяина совершенно необязательно для завершения цикла развития *Hymenolepis nana*.

Повидимому, ранее у этого паразита развитие протекало с обязательным участием промежуточного хозяина, но позднее выработалась способность развиваться двумя путями: а) с промежуточным хозяином и б) без промежуточного хозяина.

В настоящее время промежуточный хозяин утратил свое значение, так как современные условия жизни человека почти полностью исключают возможность употребления в пищу мучных продуктов, не подвергнутых варке или печению и содержащих «мучных червей» (личинки тенебрионид).

Этапы гипотетических изменений цикла развития тениид, как их можно себе представить, приведены в табл. 8.

На первых порах может показаться, что цестоды, обладающие столь своеобразной биологией, как тениды, должны быть выделены из состава прочих цепней, но изложенная выше гипотеза утери промежуточного хозяина позволяет не производить коренной перестройки системы тениид и ограничиться выделением из их состава подсем. *Mathevotaeniinae* Akhumian, 1946, а также исключением из подсем. *Taeniinae* паразитов грызунов рода *Catenotaenia*.

Таблица 8

Возможные изменения цикла развития тениид

Этапы	1-й промежуточный хозяин	2-й промежуточный хозяин (дополнительный)	Окончательный хозяин
1	Беспозвоночные	Нет	Позвоночные (всеядные или насекомоядные)
2	Беспозвоночные	Позвоночные как резервуарный хозяин	Теплокровные позвоночные (всеядные, хищники)
3	Беспозвоночные	Позвоночные как дополнительный хозяин	Хищные теплокровные
4	Развитие двумя путями: а) с промежуточным хозяином (беспозвоночное) б) без него	Позвоночные как дополнительный хозяин	Хищные теплокровные
5	Утрачен	Позвоночные как единственный промежуточный хозяин	Хищные теплокровные

Может также возникнуть сомнение в необходимости построения столь сложной схемы перехода тениид от беспозвоночных к позвоночным: не проще ли предположить, что личинки тениид просто получили способность развиваться в организме позвоночных, идущих в пищу хищникам.

Против такого возражения говорит наличие способности *Hymenolepis nana* развиваться двумя путями (процесс утери промежуточного хозяина здесь протекает в настоящее время и еще не закончен), а также строение самих личинок. У только что названного гельминта человека смена промежуточного хозяина не повлекла за собой резких изменений в строении лярвоцисты, тогда как лярвоциста тениид коренным образом отличается от всех других типов лярвоцист 1-й стадии и сходна в своей морфологии со 2-й лярвоцистой *Mesocestoidata* или *Tetraphyllidea*.

12. Источник возникновения тетработриид нами не установлен, но мало вероятно, чтобы он находился поблизости от истока аноплоцефалид.

Наконец, *Acoleata* в настоящее время, вследствие малой изученности, не дают эмбриологических показателей связи с другими цепнями, но их морфология в половозрелой стадии, а также экологические данные наводят на мысль об их родстве с *Hymenolepidoidea*.

Перечисленные положения в значительной степени гипотетичны и нуждаются в дополнительной разработке.

Рассмотрим теперь несколько частных вопросов филогении аноплоцефалят.

ВОПРОС О ВОЗНИКНОВЕНИИ ПАРНОСТИ ПОЛОВОГО АППАРАТА

Цестоды с парным половым аппаратом имеют полифилетическое происхождение. Они отошли в виде сравнительно небольших побегов от разных ветвей филогенетического древа аноплоцефалоидей в разное время и в разных направлениях.

1) Среди линстовиин рептилий удвоение полового аппарата имело место лишь у *Pancerina*, которая возникла от предков *Oochoristica* и распространена лишь в Средиземноморской провинции Палеарктики; в других зоогеографических областях линстовииды с парным половым аппаратом не обнаружены.

2) Среди аноплоцефалин с трубчатой маткой этот признак появлялся у нескольких форм совершенно независимо.

а) Мы установили, что цестоды грызунов с парным половым аппаратом, которые ранее относились к роду *Cittotaenia*, в действительности представляют сборную группу, объединяющую виды, возникшие совершенно различными путями.

б) Типичный вид рода *Cittotaenia* — *C. denticulata* обладает сетчатой маткой, состоящей из небольшого количества крупных ячей, и многочисленными семенниками, рассеянными в пространстве между яичниками. Подобное строение свойственно некоторым цестодам рода *Aprostatandrya*, обладающим непарным половым аппаратом. Поэтому мы предполагаем, что *C. denticulata* генетически связана с цестодами грызунов, обладающими непарным половым аппаратом и сетчатой маткой, которые отнесены нами к подсем. *Monieziinae* Spassky, 1951.. Она сравнительно далека от других видов, отнесенных иностранными авторами к роду *Cittotaenia* и обладающих парным половым аппаратом и поперечнотрубчатой маткой (последнее является признаком подсем. *Anoplocephalinae*).

в) Паразит двупарнорезцовых грызунов (зайцы) «*Cittotaenia*» *pectinata* (Goeze, 1782), которую все предшествующие авторы относят в один род с *Cittotaenia denticulata*, отличается от этой последней строением матки в виде поперечной трубки и особым расположением семенников вдоль заднего края членика во всю ширину среднего поля, причем значительное число семенников залегает порально от правого и левого яичника.

В нашей фауне к двупарнорезцовым грызунам относятся зайцы и пищухи. У пищух Алтая, Прибайкалья и Северной Америки найдены цестоды рода *Schizorchis*, которые по своим морфолого-анатомическим особенностям весьма близки «*Cittotaenia*» *pectinata* и отличаются лишь непарностью полового аппарата.

Мы пришли к убеждению, что предками *C. pectinata* послужили цестоды двупарнорезцовых, обладающих непарным половым аппаратом и поперечнотрубчатой маткой. Эти предки были одновременно и предками рода *Schizorchis*.

В связи с этим *C. pectinata* мы отделили от *C. denticulata* в качестве типа рода *Mosgovoyia* Spassky, 1951 (относимого к подсем. *Anoplocephalinae*), который генетически связан с родом *Schizorchis*, но удален от *Cittotaenia denticulata*, которая входит в другое подсемейство—*Monieziinae*.

г) Далее, цестоды сурков «*Cittotaenia*» *marmotae* по строению полового аппарата совершенно не походят на *C. denticulata* или *C. pectinata*, но весьма близки к цестодам рода *Paranoplocephala* от тех же хозяев. Мы имеем в виду *Paranoplocephala transversaria* или *P. ryjikovi*, которые отличаются от упомянутых видов непарным половым аппаратом.

Если из членика «*Cittotaenia*» *marmotae* удалить мысленно второй комплект половых органов, то получится картина, характерная для *Paranoplocephala transversaria*.

Совершенно очевидно, что «*Cittotaenia*» *marmotae* происходит от общего предка с *Paranoplocephala transversaria* и *P. ryjikovi*. Генетически она сравнительно далека от *Mosgovoyia pectinata* и еще более далека от *Cittotaenia denticulata*.

В связи с этим мы выделяем «*Cittotaenia*» *marmotae* из рода *Cittotaenia* и временно помещаем в род *Ctenotenia*, где она числилась ранее, до перевода в род *Cittotaenia* (строго говоря, ее следует поместить в один род с *Paranoplocephala*).

Филогенетические связи других видов данной группы, за неимением фактического материала, нами пока не установлены.

3) Среди цестод сумчатых подсем. *Anoplocephalinae* можно установить генетическую связь между родами *Progamotaenia* и *Bertiella* (*Prototaenia*).

Первая из них имеет парный половой аппарат, а вторая — непарный, причем обе формы встречаются у сходных хозяев в одних и тех же районах.

4) Среди аноплоцефалин птиц следует отметить цестод австралийских попугаев — роды *Paronia* и *Hemiparonia*. Сходство этих двух родов столь отчетливо проявляется в анатомо-морфологических (и эколого-географических) данных, что Бэр (1925), описавший род *Hemiparonia*, отразил это в названии, которое означает: «полупарония» (*Paronia* — имя собственное). Род *Paronia*, характеризующийся парным половым аппаратом, произошел от предков *Hemiparonia*, стробила которой представляет собой как бы половину стробилы паронии.

5) Среди мониезиин — обладателей сетчатой матки, особое место занимают цестоды рода *Moniezia*, паразитирующие в кишечнике парнокопытных. Среди гельминтов копытных отсутствуют цепни с сетчатой маткой и одинарным половым аппаратом, поэтому мы не в состоянии точно указать источник происхождения рода *Moniezia*, но можем без особого риска высказать предположение, что их предки когда-то имели непарный половой аппарат. Среди паразитов грызунов с сетчатой маткой довольно много представителей, имеющих непарный половой аппарат, но они отличаются от *Moniezia* по целому ряду других морфолого-анатомических признаков. Так, например, представители рода *Andrya* имеют обособленную простатическую железу, которой нет у мониезии, а цестоды рода *Aprostatandrya* хотя и не имеют обособленной простаты, но обладают крупным наружным семенным пузырьком, который у *Moniezia* заменен клубком извилин семепровода.

Тем не менее мы полагаем, что *Andrya* находится в генетической связи с мониезией. Основанием к тому служит факт обнаружения цестоды *Diandrya composita*, у которой имеется простатическая железа (как у *Andrya*) и одновременно — межпроглоттидные железы розетковидного типа, свойственные *Moniezia*, а также сетевидная матка, что свойственно тому и другому роду.

По топографии и структуре органов рода *Diandrya* весьма близок к роду *Andrya*, но отличается парностью полового аппарата и наличием межпроглоттидных желез.

Чтобы наметить схему родословной этих аноплоцефалин, нужно решить, какие железы филогенетически более древни — межпроглоттидные или простатические.

Окончательное решение данного вопроса потребует накопления дополнительных фактов.

Признак сетчатого строения матки, видимо, появился ранее двух рассмотренных и является более общим.

Мы не уверены в монофилетическом происхождении аноплоцефалид с сетевидной маткой. Как нам удалось выяснить (1950), этот признак конвергентно возник также у типичных гименолепидид (*Hymenolepis diminuta*), обитающих у тех же хозяев (грызуны), которые являются хозяевами мониезиин родов *Andrya* и *Aprostatandrya*. Независимо от этого можно предполагать, что цестоды подсем. *Monieziinae* (обладатели сетчатой матки) произошли от цестод с маткой простого строения и непарным половым аппаратом, которые еще не имели простаты и межпроглоттидных желез.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ПОДОТРЯД ANOPLOCEPHALATA SKRJABIN, 1933

Диагноз изложен на стр. 27.

НАДСЕМЕЙСТВО *ANOPLOCEPHALOIDEA* SPASSKY, 1949

Диагноз изложен на стр. 27

Надсемейство *Anoplocephaloidea* по принятой нами системе подразделяется на три семейства:

1. *Anoplocephalidae* Cholodkowsky, 1902.
2. *Avitellinidae* Spassky, 1950.
3. *Linstowiidae* (Mola, 1929) Spassky, 1949.

В эту же группу цепней мы временно включаем четвертое семейство *Catenotaeniidae* Spassky, 1950.

Определительная таблица семейств

1 (2). В развитых сегментах имеются околоматочные органы. Паразиты копытных млекопитающих . . . . . сем. *Avitellinidae* . . . . . стр. 437

2 (1). Околоматочные органы не образуются.

3 (4). Матка существует кратковременно, быстро разрушается. Яйца развиваются в толще паренхимы . . . . . сем. *Linstowiidae* . . . . . стр. 485

4 (3). Яйца развиваются в полости матки, имеющей отчетливо выраженные стенки. Целостность этого органа сохраняется до момента отторжения члеников . . .

5 (6). Членики (гермафродитные и зрелые) чаще вытянуты в поперечном направлении. Матка сетевидная или трубчатая, в последнем случае продольная ось матки располагается поперек членика. Яйца обычно обладают грушевидным аппаратом. Лярвоцисты типа цистицеркоида, развиваются в теле членистоногих (клещи), взрослые в кишечнике или желчных протоках птиц и млекопитающих . сем. *Anoplocephalidae* . . . . . стр. 196

6 (5). Гермафродитные и зрелые членики обычно вытянуты в продольном направлении Матка имеет вид продольного ствола с боковыми ветвями. Яйца без грушевидного аппарата. Лярвоцисты типа мероцеркоида, который характеризуется наличием апикальной присоски, развиваются в теле наземных членистоногих (клещи). Взрослые в кишечнике грызунов . . . . . сем. *Catenotaeniidae* . . . . . стр. 625

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ВИДОВ АНОПЛОЦЕФАЛОИДЕЙ

СЕМЕЙСТВО I. *ANOPLOCEPHALIDAE* CHOLODKOWSKY, 1902

ПОДСЕМЕЙСТВО I. *ANOPLOCEPHALINAE* BLANCHARD, 1891

+[1]Род I. *Anoplocephala* E. Blanchard, 1848

+1. *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782) E. Blanchard, 1848.
2. *A. diminuta* Sandground, 1933.
3. *A. gigantea* (Peters, 1856) Blanchard, 1891.
4. *A. gorillae* Nybelin, 1927.
5. *A. latissima* Deiner, 1912.
+6. *A. magna* (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
7. *A. manubriata* Railliet, Henry et Bauche, 1914.
8. *A. rhodesiensis* Yorke et Southwell, 1921.
9. *A. spatula* (v. Linstow, 1901) Janicki, 1910.

+Род II. *Aporina* Fuhrmann, 1902

1. *Aporina alba* Fuhrmann, 1902.
+2. *A. delafondi* (Railliet, 1892) Baer, 1927.
3. *A. fuhrmanni* Skrjabin, 1915.
4. *A. oenopopeliae* (Yamaguti, 1905), n. comb.
+5. *A.* sp. Skrjabin, 1927.

Род III. *Bertiella* Stiles et Hassall, 1902

1. *Bertiella studeri* (Blanchard, 1891) Stiles et Hassal, 1902.
2. *B. aberrata* Nybelin, 1917.
3. *B. anapolytica* Baylis, 1934.
4. *B. boholensis* sp. nov.
5. *B. cynocephali* sp. nov.
6. *B. edulis* (Zschokke, 1899) Stiles et Hassall, 1902.
7. *B. elongata* (Bourquin, 1905).
8. *B. hamadryadis* (Pierantoni, 1928).
9. *B. kapul* Baylis, 1934.
10. *B. mucronata* (Meyner, 1895) Stiles et Hassall, 1902.
11. *B. obesa* (Zschokke, 1898) Stiles et Hassall, 1902.
12. *B. pellucida* Nybelin, 1917.
13. *B. plastica* (Sluiter, 1896) Stiles et Hassall, 1902.
14. *B. pseudochiri* Nybelin, 1917.
15. *B. rigida* (Janicki, 1906) n. comb.
16. *B. sarasinorum* (Zschokke, 1899) Stiles et Hassall, 1902.
17. *B. undulata* Nybelin, 1917.
18. *B.* sp. Africa et Garcia, 1935.

Род IV. *Coelodela* Shipley, 1900

1. *Coelodela kuvaria* Shipley, 1900.

+ Род V. *Ctenotaenia* Railliet, 1893

1. *Ctenotaenia marmotae* (Frölich, 1892) Railliet, 1893.
2. *C. avicola* (Fuhrmann, 1897) n. comb.
+3. *C. citelli* (Kirschenblatt, 1939,) n. comb.
4. *C. ctenoides* (Railliet, 1890) n. comb.
5. *C. praecoquis* Stiles, 1895.
6. *C. quadrata* (Linstow, 1904) n. comb.
7. *C. rhea* (Fuhrmann, 1904) n. comb.
8. *C. variabilis* Stiles, 1895.

Род VI. *Flabelloskrjabinia* gen. nov.

1. *Flabelloskrjabinia tapirus* (Chin, 1938) n. comb.
2. *F. globiceps* (Diesing, 1856) n. comb.

Род VII. *Fuhrmannodes* Strand, 1942

1. *Fuhrmannodes proterogyna* (Fuhrmann, 1933) Strand, 1942.

[1] Знаком + обозначены виды, зарегистрированные на территории СССР.

Род VIII. *Hemiparonia* Baer, 1925

1. *Hemiparonia cacatuae* (Maplestone, 1922) Baer, 1925.
2. *H. merotomocheta* Woodland, 1930.

Род IX. *Moniezioides* Fuhrmann, 1918

1. *Moniezioides rouxi* Furhmann, 1918.

+Род X. *Mosgovoyia* Spassky, 1951

+1. *Mosgovoyia pectinata* (Goeze, 1782) n. comb.
2. *M. perplexa* (Stiles, 1895) n. comb.
3. *M. viscaciae*, sp. nov.

Род. XI. *Parabertiella* Nybelin, 1917

1. *Parabertiella campanulata* Nybelin, 1917.

Род XII. *Paramoniezia* Maplestone et Southwell, 1923

1. *Paramoniezia suis* Maplestone et Southwell, 1923.
2. *P. phacochoeri* Baylis, 1927.
3. *P. psittacea* (Fuhrmann, 1904) n. comb.

+Род XIII. *Paranoplocephala* Lühe, 1910

+1. *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) Lühe, 1910.
2. *P. acanthocirrosa* Baer, 1924.
+3. *P. brevis* Kirschenblatt, 1938.
4. *P. forcipata* (Linstow, 1904) n. comb.
5. *P. kirbyi* Voge, 1948.
+6. *P. mamillana* (Mehlis, 1831) Baer, 1927.
+7. *P. ryjikovi* Spassky, 1950
+8. *P. transversaria* (Krabbe, 1879), Baer, 1927.
9. *P. troeschi* Rausch, 1946.
10. *P. variabilis* (Douthitt, 1915) Hansen, 1947
11. *P. wimerosa* (Moniez, 1880) Baer, 1927.
+12. *P.* sp. Olssufiev, 1938.
13. *P. dentata* (Galli-Valerio, 1905) n. comb.

Род XIV. *Paronia* Diamare, 1900

1. *Paronia trichoglossi* (Linstow, 1888) n. comb.
2. *P. africana* (Joyeux et Baer, 1927) n. comb.
3. *P. ambigua* (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918.
4. *P. beauforti* (Janicki, 1906) Fuhrmann, 1918.
5. *P. biuterina* Burt, 1939.
6. *P. bocki* Schmelz, 1941.
7. *P. calcauterina* Burt, 1939.
8. *P. columbae* (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918.
9. *P. coryllidis* Burt, 1939.
10. *P. pycnonoti* Yamaguti, 1935.
11. *P. variabilis* (Furhmann, 1904) Furbmann, 1908.
12. *P.* sp.

Род XV. *Progamotaenia* Nybelin, 1917

1. *Progamotaenia bancrofti* (Johnston, 1912) Nybelin, 1917.
2. *P. diaphana* (Zschokke, 1907) Baer, 1927.
3. *P. festiva* (Rudolphi, 1819) Baer, 1927.
4. *P. lagorchestis* (Lewis, 1914) Nybelin, 1917.
5. *P. zschokkei* (Janicki, 1906) Nybelin, 1917.

Род XVI. *Pseudanoplocephala* Baylis, 1927

1. *Pseudanoplocephala crawfordi* Baylis, 1927.

+Род XVII. *Schizorchis* Hansen, 1948

1. *Schizorchis ochotonae* Hansen, 1948.
+2. *Sch. altaica.* Gvosdev, 1951.

Род XVIII. *Triplotaenia* Boas, 1902

1. *Triplotaenia mirabilis* Boas, 1902.
2. *T. villosa* (Lewis, 1914) n. comb.

Род XIX. *Triuterina* Fuhrmann, 1921

1. *Triuterina anoplocephaloides* (Fuhrmann, 1902) Furhmann, 1921.

Anoplocephalinae, виды недостаточно описанные

+1. *Cittotaenia* (s. lato) *dratchynskii* Romanovitsch, 1915.
2. *C.* (s. lato). ? *arvicola* (Fuhrmann, 1897) Meggitt, 1927.
3. *C.* (s. lato) sp. Douthitt, 1915.

ПОДСЕМЕЙСТВО II *MONIEZIINAE* SPASSKY, 1951

+Род I. *Moniezia* R. Blanchard, 1891

+Подрод 1. *Moniezia* Skrjabin & Schulz, 1937

+1. *Moniezia* (*Moniezia*) *expansa* (Rudolphi, 1805) Blanchard, 1891.
2. *M.* (*Moniezia*) *monardi* Fuhrmann, 1931.

+Подрод 2. *Blanchariezia* Skrjabin & Schulz, 1937

+1. *Moniezia* (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
2. *M.* (*Blanchariezia*) *pallida* Mönning, 1926.

+Подрод 3. *Baeriezia* Skrjabin & Schulz, 1937

+1. *Moniezia* (*Baeriezia*) *baeri* Skrjabin, 1931.
2. *M.* (*Baeriezia*) *mettami* Baylis, 1934.
3. *M.* (*Baeriezia*) *rugosa* (Diesing, 1850) Lühe, 1895.

Moniezia s. lato

1. *Moniezia* (s. lato) *amphibia* Linstow, 1901.
2. *M.* (s. lato) *caprae* (Rudolphi, 1810) Stiles et Hassall, 1893.
3. *M.* (s. lato) *crucigera* (Nitzsch, 1866) Railliet, 1893.
4. *M.* (s. lato) *nullicollis* Moniez, 1891.
5. *M.* (s. lato) *rupicaprae* Galli-Valerio, 1929.
6. *Moniezia* (s. lato) *vogti* (Moniez, 1879) Stiles et Hassall, 1896.

Moniezia sp.

1. *Moniezia* sp. Wallace, 1934.
2. *M.* sp. Sandground, 1936.
3. *M.* sp. Wetzel et Enick, 1936.
4. *M.* sp. Kook, 1942.

+Род II. *Andrya* Railliet, 1893

+1. *Andrya rhopalocephala* (Riehm, 1881) Stiles, 1895.
+2. *A. cuniculi* (R. Blanchard, 1891) Railliet, 1893.
3. *A. gundii* (Joyeux, 1923) sp. nov.
+4. *A. montana* Kirschenblatt, 1941.
5. *A. premordialis* Douthitt, 1915.
6. *A.* (s. lato) sp. Elton, 1931.
+7. *A.* (s. lato) sp. Schulz et Petrov, 1933.
8. *A.* (s. lato) sp. I. Erickson, 1938.
9. *A.* (s. lato) sp. II. Erickson, 1938.
10. *A.* (s. lato) sp. III. Erickson, 1938.
11. *A.* (s. lato) sp. IV. Erickson, 1938.
12. *A.* (s. lato) sp. V. Erickson, 1938.

+Род III. *Aprostatandrya* (Kirschenblatt, 1938) gen. nov.

+Подрод 1. *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938

1. *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *macrocephala* (Douthitt, 1915) n. comb.
+2. *A.* (*Aprostatandria*) *caucasica* (Kirschenblatt, 1938) n. comb
3. *A.* (*Aprostatandrya*) *microti* (Hansen, 1947) n. comb.
4. *A.* (*Aprostatandrya*) *neotomae* (Voge, 1946) n. comb.
5. *A.* (*Aprostatandrya*) *ondatrae* (Rausch, 1948) n. comb.
6. *A.* (*Aprostatandrya*) *sciuri* (Rausch, 1947) n. comb.

Подрод 2. *Sudarikovina*, subgen. nov.

1. *Aprostatandrya* (*Sudarikovina*) *africana* (Baer, 1933) n. comb.
2. *A.* (*Sudarikovina*) *monodi* (Joyeux et Baer, 1930) n. comb.

Род IV. *Cittotaenia* Riehm, 1881

1. *Cittotaenia denticulata* (Rudolphi, 1804) Riehm, 1881.

Род V. *Diandrya* Darrah, 1930

1. *Diandrya composita* Darrah, 1930.

Род VI. *Fuhrmannella* Baer, 1925

1. *Fuhrmannella transvaalensis* Baer, 1925.

Род VII. *Monoecocestus* Beddard, 1914

1. *Monoecocestus decrescens* (Diesing, 1856) Fuhrmann, 1932.
2. *M. americana* (Stiles, 1895) n. comb.
3. *M. anoplocephaloides* (Douthitt, 1915) Harkema, 1936.
4. *M. hagmanni* (Janicki, 1904) n. comb.
5. *M. hydrochoeri* (Baylis, 1928) n. comb.
6. *M. sigmodontis* (Chandler et Suttles, 1922) n. comb.
7. *M. variabilis* (Douthitt, 1915) Freeman, 1949

СЕМЕЙСТВО II. *AVITELLINIDAE* SPASSKY, 1950

ПОДСЕМЕЙСТВО I. *AVITELLININAE* GOUGH, 1911

Род I. *Avitellina* Gough, 1911

+1. *Avitellina centripunctata* (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
2. *A. aegyptica* Nagaty, 1929.
+3. *A. arctica* Kolmakov, 1938.
4. *A. chalmersi* Woodland, 1927.
5. *A. edifontaineus* (Woodland, 1928) Southwell, 1929.
6. *A. goughi* Woodland, 1927.
7. *A. monardi* Fuhrmann, 1932.
+8. *A. pygargy* (Cholodkowsky, 1902) n. comb.
9. *A. ricardi* (Woodland, 1928) Southwell, 1929.
10. *A. sandgroundi* Woodland, 1935.
11. *A. tatia* Bhalerao, 1936.
+12. *A.* sp. Gamcemlidze, 1941.

+Род II. *Stilesia* Railliet, 1893

+1. *Stilesia globipunctata* (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.
2. *S. hepatica* Wollfhügel 1903.
3. *S. okapi* Lieper, 1935.
+4. *S. vittata* Railliet, 1896.

ПОДСЕМЕЙСТВО II. *THYSANOSOMATINAE* (FUHRMANN, 1907) SKRJABIN, 1933

Род I. *Thysanosoma* Diesing, 1834

1. *Thysanosoma actinioides* Diesing, 1834.

ПОДСЕМЕЙСТВО III. *THYSANIEZIINAE* SKRJABIN ET SCHULZ, 1937

Род I. *Thysaniezia* Skrjabin, 1926

+1. *Thysaniezia giardi* (Moniez, 1879)

СЕМЕЙСТВО III. *LINSTOWIIDAE* (MOLA, 1929) SPASSKY, 1949

ПОДСЕМЕЙСТВО I. *LINSTOWIINAE* FUHRMANN, 1907

Род I. *Linstowia* Zschokke, 1899

Подрод I. *Linstowia* (Zschokke, 1899) Baer, 1927

1. *Linstowia* (*Linstowia*) *echidnae* (Thompson, 1893) Zschokke, 1899.
2. *L.* (*Linstowia*) *semoni* (Zschokke, 1896) Zschokke, 1899.
3. *L.* (*Linstowia*) *tasmanica*, sp. nov.

Подрод 2. *Paralinstowia* Baer, 1927

1. *Linstowia* (*Paralinstowia*) *jheringi* Zschokke, 1904.

Подрод 3. *Opossumia* subgen. nov.

1. *Linstowia* (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904)

Род II. *Atriotaenia* Sandground, 1926

Подрод 1. *Atriotaenia* (Sandground, 1926) subgen. nov.

1. *Atriotaenia* (*Atriotaenia*) *sandgroundi* (Baer, 1935) n. comb.

Подрод 2 *Ershovia* subgen. nov.

1. *Atriotaenia* (*Ershovia*) *procionis* (Chandler, 1942) n. comb.
2. *A.* (*Ershovia*) *incisa* (Railliet, 1899) n. comb.

Род. III. *Cycloskrjabinia* gen. nov.

1. *Cycloskrjabinia taborensis* (Loewen, 1934) n. comb.

+ Род IV. *Mathevotaenia* Akhumian, 1946

+1. *Mathevotaenia symmetrica* (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.
2. *M. amphisbeteta* (Meggitt, 1924) n. comb.
3. *M. didelphydis* (Rudolphi, 1819) n. comb.
4. *M. erinacei* (Meggitt, 1920) n. comb.
5. *M. figurata* (Maggitt, 1927) n. comb.
6. *M. herpestis* (Kofend, 1917) n. comb.
7. *M. ichneumontis* (Baer, 1924) n. comb.
8. *M. lemuris* (Beddard, 1916) n. comb.
9. *M. marmosae* (Beddard, 1914) n. comb.
10. *M. megastoma* (Diesing, 1850) n. comb.
11. *M. parva* (Janicki, 1904) n. comb.
12. *M. rodentinum* (Joyeux, 1927) sp. nov.
+13. *M. skrjabini* Spassky, 1949.
14. *M. surinamensis* (Chon, 1902) n. comb.
15. *M. tetragonocephala* (Bremser in Diesing, 1856) n. comb.
16. *Mathevotaenia* sp. (Janicki, 1904) n. comb.
17. *Mathevotaenia* sp. (Douthitt, 1915) n. comb.
18. *Mathevotaenia* sp. (Cameron, 1939) n. comb.
19. *Mathevotaenia* sp. (Beddard, 1911) n. comb.

Род V. *Multicapsiferina* Fuhrmann, 1922

1. *Multicapsiferina linstowi* (Parona, 1885) Fuhrmann, 1922.

+ Род VI. *Oochoristica* Lühe, 1898

+1. *Oochoristica tuberculata* (Rudolphi, 1819) Lühe, 1898.
2. *O. ameivae* (Beddard, 1914) Baer, 1924.
3. *O. americana* Harwood, 1932.
4. *O. anniellae* Stunkard et Lynch, 1944.
5. *O. anolis* Harwood, 1932.
6. *O. australiensis* sp. nov.
7. *O. bivitellobata* Loewen, 1940.
8. *O. bresslaui* Fuhrmann, 1927.
9. *O. cryptobothrium* (Linstow, 1906) La Rue, 1914.
10. *O. elaphis* Harwood, 1932.
11. *O. eumecis* Harwood, 1932.
12. *O. excelsa* Tubangui et Masilungan, 1936.
13. *O. fuhrmanni* Hughes, 1940.
14. *O. gracewileyae* Loewen, 1940.
15. *O. hainanensis* Hsü, 1935.
16. *O. indica* Mizra, 1945.
17. *O. khalili* Hamid, 1932.
18. *O. lagrangei* Joyeux et Houdemer, 1927.
19. *O. lygosomae* Burt, 1933.
20. *O. lygosomatis* Skinker, 1935.
21. *O. natricis* Harwood, 1932.
22. *O. osheroffi* Meggitt, 1934.
23. *O. parvovaria* Steelman, 1939.
24. *O. parvula* (Stunkard, 1938) Stunkard, 1938.
25. *O. phrynosomatis* (Harwood, 1932) Loewen, 1940.

26. *O. rostellata* Zschokke, 1905.
+27. *O. sobolevi* (Spassky, 1948) n. comb.
28. *O. thapari* Johri, 1934.
29. *O. theileri* Fuhrmann, 1924.
30. *O. trachysauri* (MacCallum, 1921) Baer, 1927.
+31. *O. truncata* (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.
32. *O. whitentoni* Steelmann, 1939.
33. *Oochoristica* sp. Zschokke, 1905.
34. *Oochoristica* sp. Southwell, 1922.
35. *Oochoristica* sp. I. Joyeux, 1923.
36. *Oochoristica* sp. II. Joyeux, 1923.
37. *Oochoristica* sp. I. Meggitt, 1927.
38. *Oochoristica* sp. II. Meggitt, 1927.
39. *Oochoristica* sp. (Southwell, 1930) n. comb.
40. *Oochoristica* sp. Baer, 1933.
41. *Oochoristica* sp. Loewen, 1940.

Виды недостаточно описанные

42. *Oochoristica crassiceps* Baylis, 1920.

Род VII. *Oschmarenia* gen. nov.

Подрод 1. *Oschmarenia* subgen. nov.

1. *Oschmarenia* (*Oschmarenia*) *incognita* (Meggitt, 1927) n. comb.

Подрод 2. *Inversia* subgen. nov.

1. *Oschmarenia (Inversia) oklahomensis* (Peery, 1939) n. comb.

Подрод 3. *Morosovella* subgen. nov.

1. *Oschmarenia* (*Morosovella*) *mephitis* (Skinker, 1935) n. comb.
2. *O.* (*M.*) *genettae* (Ortlepp, 1937) n. comb.

Род VIII. *Pancerina* Fuhrmann, 1899

1. *Pancerina varani* (Stossich, 1895) Fuhrmann, 1899.

Род IX. *Semenoviella* gen. nov.

1. *Semenoviella amphisbaenae* (Rudolphi, 1819) n. comb.

Род. X. *Sobolevina* gen. nov.

1. *Sobolevina otidis* (Meggitt, 1927) n. comb.

ПОДСЕМЕЙСТВО II. *INERMICAPSIFERINAE* LOPEZ-NEYRA, 1943

Род I. *Inermicapsifer* Janicki, 1910

1. *Inermicapsifer hyracis* (Rudolphi, 1810) Janicki, 1910.
2. *I. abyssinicus* Bischoff, 1912.
3. *I. apospasmation* Bishoff, 1912.
4. *I. arvicanthidis* (Kofend, 1917) Baer, 1924.
5. *I. guineensis* (Graham, 1908) Baer, 1924.
6. *I. interpositus* Janicki, 1910.
7. *I. leporis* Ortlepp, 1938.
8. *I. lopas* Bischoff, 1912.
9. *I. muricola* (Baylis, 1915) n. comb.
10. *I. prionodes* Bischoff, 1912.
11. *I. settii* Janicki, 1910.
12. *I. sinaitica* sp. nov.

Species inquirendae

13. *I. gondokorensis* (Klaptocz, 1906) Bishoff, 1919.

Род II. *Metacapsifer* gen. nov.

1. *Metacapsifer aberratus* (Baer, 1924) n. comb.

Род III. *Pericapsifer* gen. nov.

1. *Pericapsifer pagenstecheri* (Setti, 1897) n. comb.
2. *P. norhalli* (Baer, 1924) n. comb.
3. *P. tanganyikae* (Baer, 1933) n. comb.

Род IV. *Thysanotaenia* Beddard, 1911

1. *Thysanotaenia lemuris* Beddard, 1911.
2. *T. cubensis* (Kouri, 1938) n. comb.

СЕМЕЙСТВО IV. *CATENOTAENIIDAE* SPASSKY, 1950

+Род I. *Catenotaenia* Janicki, 1904

+1. *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) Janicki, 1904.
+2. *C. cricetorum* Kirschenblatt, 1949.
+3. *C. dendritica* (Goeze, 1782) Janicki, 1904.
4. *C. geosciuri* Ortlepp, 1938.
5. *C. linsdalei* McIntosh, 1941.
+6. *C. rhombomidis* Schulz et Landa, 1934.

+Род II. *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946

1. *Skrjabinotaenia oranensis* (Joyeux et Foley, 1930) Akhumian, 1946.
+2. *S. lobata* (Baer, 1925) n. comb.

СЕМЕЙСТВО *ANOPLOCEPHALIDAE* CHOLODKOWSKY, 1902

Диагноз. *Anoplocephaloidea*. Невооруженный сколекс снабжен четырьмя присосками, которые в одном случае (*Moniezioides*) обладают мышечными придатками. Членики краспедотного типа обычно вытянуты в поперечном направлении. Семенники, как правило, многочисленны, но у *Triplotaenia* в каждом наборе половых желез имеется лишь по одному семеннику.

Обособленный желточник и тельце Мелиса имеются. Развитие зародыша совершается в полости матки, имеющей собственную стенку. Паренхиматозные капсулы и паруретринные органы отсутствуют. Матка сетевидная или в форме поперечной трубки, образующей отростки или карманы.

Личиночная стадия типа цистицеркоида (церкоциста) развивается в организме членистоногих.

Взрослые — в кишечнике или желчных протоках наземных млекопитающих и птиц.

Типичный род: *Anoplocephala* Blanchard, 1848.

ПОДСЕМЕЙСТВО I. *ANOPLOCEPHALINAE* R. BLANCHARD, 1891

Синоним: *Anoplocephalinae* Fuhrmann, 1907

Ревизия подсемейства *Anoplocephalinae*

Автором, установившим подсем. *Anoplocephalinae*, обычно считают Фурмана (1907). В действительности данное подсемейство еще в конце прошлого столетия установил Р. Бланшар (R. Blanchard, 1891), но оставил в пределах сем. *Taeniidae*. Бланшар различал в подсемействе три рода:

1. *Anoplocephala* E. Blanchard, 1848.
2. *Bertia* R. Blanchard, 1891.
3. *Moniezia* R. Blanchard, 1891.

Из них последний род переведен нами в другое подсемейство (*Moniezziinae*, Spassky, 1951), а род *Bertia* в 1902 г. был переименован на *Bertiella* Stiles et Hassall, 1902.

Ж. Бэр (1927a) относит к подсем. *Anoplocephalinae* 17 родов:

1. *Anoplocephala* E. Blanchard, 1848,
2. *Andrya* Railliet, 1893,
3. *Aporina* Fuhrmann, 1902,
4. *Bertiella* Stiles et Hassall, 1902,
5. *Cittotaenia* Riehm, 1881,
6. *Fuhrmannella* Baer, 1925,
7. *Hemiparonia* Baer, 1925,
8. *Moniezia* Blanchard, 1891,
9. *Moniezioides* Fuhrmann, 1918,
10. *Parabertiella* Nybelin, 1917,
11. *Paranoplocephala* Lühe, 1910,
12. *Paronia* Diamare, 1900,
13. *Progamotaenia* Nybelin, 1917,
14. *Prototaenia* Baer, 1927,
15. *Schizotaenia* Janicki, 1904,
16. *Triplotaenia* Boas, 1902,
17. *Triuterina* Fuhrmann, 1921.

Фурман, 1932, в составе подсем. *Anoplocephalinae* уже насчитывает 22 рода, включив сюда дополнительно следующие роды:

Baeriella Fuhrmann, 1932,
Diandrya Darrah, 1930.
Pseudanoplocephala Baylis, 1927,
Taufikia Woodland, 1928,

и восстановив род *Hepatotaenia* Nybelin, 1917, отнесенный Бэром (Baer, 1927a) в число синонимов рода *Progamotaenia* Nybelin, 1917. Родовое название *Schizotaenia* Janicki, 1904, как nomen praeoccupatum, Фурман заменяет именем *Monoecocestus* Beddard, 1914.

Скрябин и Шульц, 1937, значительно уточнили диагноз этой группы цепней и снабдили его определительной таблицей, в которой перечислено 16 родов, указанных в монографии Бэра, причем родовое название *Schizotaenia* ими исправлено на *Monoecocestus*, но исключен род *Bertiella*.

В 1948 г. установлен еще один род аноплоцефалин — *Schizorchis* Hansen, 1948.

Дополнительно к вышеуказанным мы обосновываем новые роды: *Aprostatandrya* (Kirschenblatt, 1938), gen. nov., *Mosgovoyia* Spassky, 1951, *Flabelloskrjabinia*, gen. nov., и восстанавливаем следующие три рода: *Ctenotaenia* Railliet, 1893, *Coelodela* Shipley, 1900, и *Pseudanoplocephala* Baylis, 1927, которые ранее были сведены в число синонимов.

В списке родов мы не упоминаем род *Taufikia* Woodland, 1928, поскольку самим Вудлэндом признана его принадлежность к сем. *Dilepididae*, а также род *Anoplotaenia* Beddard, 1911, который ранее включался в сем. аноплоцефалид, но затем был переведен Бэром (1925) в сем. *Taeniidae*. Родовое имя *Baeriella* Fuhrmann, 1932, оказалось занятым, поэтому Штранд переименовал его на *Fuhrmannodes* Strand, 1942.

Далее, род *Prototaenia* Baer, 1927, мы сливаем с родом *Baertiella* Stiles et Hassall, 1902, а род *Hepatotaenia* оставляем в числе синонимов рода *Progamotaenia*.

В связи с установлением подсем. *Monieziinae* Spassky, 1951, цестод с сетевидной маткой мы выделяем из состава подсем. *Anoplocephalinae*. При этом роды *Andrya*, *Cittotaenia* (имеется в виду лишь типичный вид *C. denticulata*), *Fuhrmannella*, *Monoecocestus* (син.: *Schizotaenia*) и *Moniezia* выбывают из состава подсем. *Anoplocephalinae*. В итоге, в составе

последнего мы насчитываем 19 родов, перечень которых имеется в систематическом списке видов аноплоцефалид.

Изменение родового состава подсемейства повлекло за собой перестройку его диагноза, который мы излагаем в следующем виде.

Диагноз подсемейства *Anoplocephalidae*. Размеры варьируют от нескольких миллиметров до нескольких дециметров. Сколекс обладает четырьмя присосками, способными погружаться в глубину его тканей или сидящими на стебельках. В редких случаях присоски снабжены мышечными придатками. Членики стробилы краспедотного типа, как правило, сильно вытянуты в поперечном направлении.

Половой аппарат одинарный или двойной. Половые поры маргинальны. Половые протоки обычно следуют дорзально от экскреторных сосудов и нерва.

Женские половые железы располагаются в пределах среднего поля членика. Семенники многочисленны, за исключением рода *Triplotaenia*, у которой в каждом комплексе половых желез имеется только один семенник.

Матка одиночная или двойная, закладывается очень рано, задолго до созревания половых желез, в виде сплошного клеточного тяжа (или сети тяжей) без просвета. Затем она принимает характер прямой или изогнутой поперечной трубки, иногда с отростками. С поступлением яиц матка формирует многочисленные карманы, при слиянии которых принимает мешковидную форму. Длинная ось матки ориентирована поперек членика. Яйца в типичных случаях снабжены грушевидным аппаратом. Личинки типа цистицеркоида паразитируют у членистоногих. Взрослые в кишечнике или протоках печени сумчатых и плацентарных млекопитающих (*Metatheria* и *Eutheria*), или в кишечнике птиц (*Aves*).

Типичный род: *Anoplocephala* E. Blanchard, 1848.

Определительная таблица родов подсемейства *Anoplocephalinae* Blanchard, 1891

1 (20). Половой аппарат непарный.
2 (3). Матка трехлопастного строения, имеет три доли: одну передне-медиальную и две задне-латеральные. Половые отверстия неправильно чередуются. Женские половые железы в поральной половине членика. Яйца без грушевидного аппарата. Паразиты попугаев . . . . . стр. 368
род *Triuterina* Fuhrmann, 1921 . . . . . стр. 368
3 (2). Матка на ранних стадиях развития имеет вид прямой или изогнутой трубки, иногда с отростками.
4 (5). Матка подковообразно изогнута; выпуклая сторона подковы направлена кпереди. Половые отверстия односторонни. Женские половые железы залегают по средней линии тела; семенники располагаются позади и по сторонам от женских половых желез. Паразиты попугаев . . . . . стр. 280
род *Hemiparonia* Baer, 1925 . . . . . стр. 280
5 (4). Матка в виде более или менее прямой поперечной трубки.
6 (7). Женские половые железы залегают в апоральной половине среднего поля. Половые отверстия неправильно чередуются. Семенники располагаются впереди женских половых желез. Яйца с грушевидным аппаратом. Паразиты сумчатых Австралии . . . . . стр. 297
род *Parabertiella* Nybelin, 1917 . . . . . стр. 297
7 (6). Женские половые железы располагаются по средней линии или в поральной половине среднего поля членика.
8 (9). Продольные стволы экскреторной системы многочисленны. Тело массивное. Семенники очень сильно вытянуты поперечно и снабжены длинным парусом. Половые отверстия односторонни. Яичник сильно вытянут в поперечном направлении и подразделен на два крыла, из которых апоральное значительно длиннее поронального. Каждое крыло яичника состоит из поперечной трубки с отходящими от нее многочисленными дольками. Семенники порально от желточника имеются. Грушевидный аппарат у яиц хорошо развит. Паразиты непарнокопытных, слонов, даманов и обезьян . . . . . стр. 200
род *Anoplocephala* Blanchard, 1848 . . . . . стр. 200
9 (8). Имеется одна или две пары продольных выделительных сосудов. Сочетание признаков иное.
10 (11). Все семенники располагаются апорально от женских половых желез. Паразиты грызунов . . . . . стр. 305
род *Paranoplocephala* Lühe, 1910 . . . . . стр. 305
11 (10). Семенники располагаются справа и слева от женских половых желез; если же порально от желточника семенники отсутствуют, то в апоральной половине членика они лежат впереди матки и не заходят в заднюю половину среднего поля проглотид.
12 (13). Паразиты птиц. Яйца без грушевидного аппарата, семенники залегают по бокам или по бокам и позади женских половых желез. Направление половых протоков чередуется. Имеется две пары продольных выделительных сосудов. Паразиты млекопитающих . . . . . стр. 218
род *Aporina* Fuhrmann, 1902 . . . . . стр. 218
13 (12). Паразиты млекопитающих. Зрелые яйца снабжены грушевидным аппаратом; если же грушевидный аппарат отсутствует, то в стробиле имеется всего одна пара продольных выделительных сосудов.
14 (17). Половые отверстия односторонни.
15 (16). Обнаружена лишь одна пара продольных выделительных сосудов. Яйца без (?) грушевидного аппарата. Паразиты свиней Индии и острова Цейлона.
род *Pseudanoplocephala* Baylis, 1927 . . . . . стр. 357
16 (15). Имеется две пары продольных выделительных сосудов. Яйца с грушевидным аппаратом. Паразиты тапиров . . . . . стр. 275
род *Flabelloskrjabinia* gen. nov. . . . . стр. 275
17 (14). Половые отверстия чередуются.
18 (19). Семенники узкой поперечной полосой залегают вдоль заднего края членика, позади матки. Паразиты двупарнорезцовых грызунов (пищух) . . . . . стр. 360
род *Schizorchis* Hansen, 1948 . . . . . стр. 360
19 (18). Семенники располагаются узкой поперечной полосой вдоль переднего края членика впереди матки или же во всю длину среднего поля (*B. hamadryadis*). Паразиты сумчатых и плацентарных млекопитающих . . . . . стр. 226
род *Bertiella* Stiles et Hassall, 1902 . . . . . стр. 226
20 (1). Половой аппарат парный.
21 (22). В каждом наборе половых органов по одному семеннику. У сумчатых Австралии
род *Triplotaenia* Boas, 1902 . . . . . стр. 365
22 (21). Семенники многочисленны.
23 (24). Присоски снабжены мышечными придатками; между присосками имеются группы железистых клеток. Семенники распределяются по всему среднему полю членика и окружают женские половые железы с четырех сторон. Паразиты птиц Новой Каледонии . . . . . стр. 285
род *Moniezioides* Fuhrmann, 1918 . . . . . стр. 285
24 (23). Придатки на присосках и железистые клетки между присосками отсутствуют . . . . . стр. 332
25 (26). Молодая матка парная, изогнута в виде подковы, направленной выпуклой стороной вперед. Грушевидный аппарат отсутствует. Паразиты птиц . . . . . стр. 332
род *Paronia* Diamare, 1900 . . . . . стр. 332
26 (27). Молодая матка непарная, а если парная, то не имеет подковообразной формы.
27 (28). Молодая матка в виде поперечной трубки, обладает несколькими слепыми отростками, направленными назад. Паразиты голубиных птиц Малайского архипелага . . . . . стр. 254
род *Coelodela* Shipley, 1900 . . . . . стр. 254
28 (27). Матка на стадии трубки упомянутых отростков не образует.
29 (30). Женские половые железы развиваются значительно ранее мужских. Присоски стебельчатые. Молодая матка парная. Семенники располагаются непрерывной полосой впереди матки и половых протоков. Паразиты кенгуру . . . . . стр. 278
род *Fuhrmannodes* Strand, 1942 . . . . . стр. 278
30 (29). Женские и мужские железы развиваются одновременно или же мужские достигают зрелости ранее женских.
31 (32). Семенники развиваются впереди женских половых желез и матки и распределяются в две обособленные группы . . . . . стр. 348
род *Progamotaenia* Nybelin, 1917 . . . . . стр. 348
32 (31). Семенники обычно не подразделяются на две латеральные группы, а если подразделяются, то залегают в основной массе в задней половине среднего поля членика, позади матки.
33 (34). Продольные сосуды выделительной системы многочисленны (добавочные сосуды видны на горизонтальных срезах). Семенники располагаются позади

молодой матки. Некоторое количество семенников находится кнаружи от желточника. Паразиты заячьих (*Leporidae*) . . . . . .
род *Mosgovoyia* Spassky, 1951 . . . . . стр. 286

34 (33). Дополнительные экскреторные сосуды отсутствуют.

35 (36). Семенники располагаются в основной массе позади матки. Паразиты грызунов, реже у птиц (?) . . . . . .
род *Ctenotaenia* Railliet, 1893 . . . . . стр. 256

36 (35). Основная масса семенников располагается впереди матки. Паразиты свиней Индо-Малайской области, реже у птиц (?) . . . . . .
род *Paramoniezia* Maplestone et Southwell, 1923 . . . . . стр. 299

Род I. *Anoplocephala* E. Blanchard, 1848

Синоним: *Plagiotaenia* Peters, 1871

Ревизия рода *Anoplocephala*

Род *Anoplocephala* установил Е. Бланшар для цестод домашней лошади и поместил его в сем. *Taeniidae*. В 1891 г. Р. Бланшар определил его в качестве типичного рода подсем. *Anoplocephalinae* R. Blanchard 1891, а Холодковский избрал типом нового сем. *Anoplocephalidae* Cholodkowsky, 1902.

Р. Бланшар (1891) включил в род *Anoplocephala* 12 видов. В их число, кроме цестод непарнокопытных, вошли также паразиты грызунов и даманов с непарным половым аппаратом, которые позднее были переведены в роды *Andrya* Railliet, 1893, *Paranoplocephala* Lühe, 1910, *Inermicapsifer* Janicki, 1910.

По Бэру (1927), род *Anoplocephala* включает шесть видов цестод, из которых пять представляют паразитов непарнокопытных и один — паразитов жиряков (даманов).

К настоящему времени в литературе признано считать правомочными десять видов рода *Anoplocephala*;семь из них описаны от непарнокопытных, один от даманов, один от приматов и один от хищных млекопитающих. Последний вид (*Anoplocephala genettae* Ortlepp, 1938) мы исключаем из рода *Anoplocephala* и переводим в род *Oschmarenia*, gen. nov., семейства *Linstowiidae*. Кроме того, мы восстанавливаем видовую самостоятельность *Anoplocephala latissima* Deiner, 1912, причисляемую многими зарубежными авторами к виду *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856). С другой стороны, цестод филиппинского тапира, описанных как *Anoplocephala tapirus* Chin, 1938, мы выделяем в особый род *Flabelloskrjabinia* gen. nov. Цестоду куриных *Anoplocephala minima*, ошибочно описанную Мелло (Mello, 1912), оставляем в стороне.

В результате произведенной ревизии род *Anoplocephala* имеет в своем составе следующие девять видов цестод, обитающих преимущественно в кишечнике копытных. Лишь один вид — *A. gorillae* в своем распространении выходит за пределы этой группы хозяев.

1. *A. perfoliata* (Goeze, 1872) E. Blanchard, 1848,
2. *A. diminuta* Sandground, 1933,
3. *A. gigantea* (Peters, 1856) Blanchard, 1891,
4. *A. gorillae* Nybelia, 1927,
5. *A. latissima* Deiner, 1912,
6. *A. magna* (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905,
7. *A. manubriata* Raill., Henry et Bauche, 1914,
8. *A. rhodesiensis* Yorke et Southwell, 1912,
9. *A. spatula* (Linstow, 1901) Janicki, 1910.

В литературе зарегистрировано несколько случаев аноплоцефалидоза плотоядных (собаки, лисы и пр.), установленных на основании нахождения в фекальных массах этих животных яиц цепней аноплоцефалидного типа. Мы относим их за счет псевдопаразитизма, так как хищник мог рассеивать яйца аноплоцефалид, заглоченных вместе с добычей.

Мы принимаем следующий диагноз рода: *Anoplocephalinae*. Размеры средние или крупные. Массивный поперечно вытянутый сколекс несет четыре мускулистые присоски, способные втягиваться в глубину паренхиматозных вздутий. У типичного вида эти вздутия сопровождаются направленными назад ушковидными отростками. Стробила очень широкая, плотная, может иметь почти квадратные очертания. Многочисленные сегменты сильно вытянуты в поперечном направлении. Длина паруса может в несколько раз превышать длину самого членика. Мускулатура стробилы хорошо развита. Продольные волокна образуют два концентрические слоя. Экскреторная система, помимо обычных двух пар латеральных стволов, имеет многочисленные добавочные сосуды.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия располагаются на одной стороне стробилы. Половые протоки следуют дорзально от экскреторных сосудов и главного нерва. Вагина открывается вентрально и позади от бурсы цирруса. Семенники многочисленны; они располагаются в пределах среднего поля членика, преимущественно апорально от женских половых желез, анатомический центр которых несколько сдвинут в поральную сторону. Порально от центра яичника семенники имеются. Яичник двукрылого строения, причем апоральное крыло значительно крупнее порального. Матка закладывается в виде поперечного тяжа клеток, затем принимает вид поперечной трубки, концы которой могут достигать линии положения главного нерва. На следующей стадии от поперечной трубки в разных направлениях отходят слепые отростки, которые впоследствии могут сливаться, и матка принимает форму поперечного мешка. Яйца многочисленны. Грушевидный аппарат с двумя рожками. Стробила может содержать большое количество стерильных члеников.

Взрослые — в кишечнике непарнокопытных (*Perissodactyla*), слонов (*Proboscidea*), даманов (*Hyracoidea*) и обезьян (*Simiae*).

Лярвоцисты — в полости тела почвенных клещей надсем. *Oribatei*.

Типичный вид: *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.

Определительная таблица видов рода *Anoplocephala*

1 (4). На сколексе позади присосок имеются ушковидные придатки.

2 (3). Длина тела 30—80 мм, ширина 10—12. Паразит лошадей и ослов различных стран. . . . . .
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848 . . . . . стр. 202

3 (2). Длина тела достигает 114 мм, ширина 18—28 мм. У диких лошадиных Африки.
Anoplocephala rhodesiensis Yorke et Southwell, 1921 . . . . . стр. 216

4 (1). Ушковидных придатков на сколексе позади присосок нет.

5 (6). Паразиты приматов (горилла). Длина тела 60—100 мм, ширина 9—15 мм. Бурса цирруса 1,2—1,5 мм длины . . . . . .
Anoplocephala gorillae Nybelin, 1927 . . . . . стр. 210

5 (6). Паразиты других групп млекопитающих.

6 (7). Паразиты даманов. Длина тела до 90 мм, ширина 9—12 мм. Семенников около 200. Бурса цирруса 0,7—1,5 мм длины. Распространены в Африке. . . . . .
Anoplocephala spatula (Linstow, 1901) Janicki, 1910 . . . . . стр. 217

7 (6). Паразиты непарнокопытных и слонов.

8 (9). Паразиты слонов Индии. Длина тела 26 мм, ширина 12—16 мм. Сколекс 6—7 мм ширины. Длина бурсы цирруса 1,5—1,8 мм. . . . . .
Anoplocephala manubriata Railliet, Henry et Bauche, 1914 . . . . . стр. 215

9 (8). Паразиты непарнокопытных.

10 (11). Длина тела 10—12 мм, максимальная ширина 9 мм. Ширина сколекса 3,5 мм. Семенников около 150—250. Бурса цирруса 1,3 мм длины. Паразиты малого однорогого носорога *Rhinoceros sondaicus* . . . . . *Anoplocephala diminuta* Sandground, 1933 . . . . . стр. 205

11 (10). Длина тела более 50 мм.

12 (13). Длина тела достигает 250—350 мм. Семенников 400—500. У лошадей и мулов, повсеместно . . . . . *Anoplocephala magna* (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905 . . . . . стр. 213

13 (12). Длина тела не превосходит 150 мм. Паразиты носорогов.

14 (15). Яичник целиком укладывается в поральной половине среднего поля членика, не пересекая средней линии. У африканских носорогов . . . . . *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856) Blanchard, 1891 . . . . . стр. 206

15 (14). Апоральное крыло яичника пересекает среднюю линию и далеко вдается в апоральную половину сегмента. Число семенников 100—200. Бурса цирруса 2,0 мм. Паразиты носорогов Индо-Малайской зоогеографической области . . *Anoplocephala latissima* Deiner, 1912 . . . . . стр. 211

1. *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782) E. Blanchard, 1848

(рис. 14—*1*; 75; 82; 88)

Синонимы: *Taenia perfoliata* Goeze, 1782; *Taenia equina* Pallas, 1781; *Taenia equina perfoliata* Goeze, 1782, e. p.; *Taenia quadrilobata* Müller, 1789; *Taenia quadriloba* Gmelin, 1790; *Alyselminthus lobatus* Zeder, 1800; *Halysis perfoliata* (Goeze, 1782) Zeder, 1803; *Taenia perfoliata megnini* Cobbold, 1879; *Taenia incruis* Huber, 1896; *Alyselminthus perfoliathus* (Goeze, 1782) Blainville 1828.

Окончательные хозяева: домашняя лошадь — *Equus caballus* L., осел — *Equus asinus* L.

Промежуточные хозяева: почвенные (панцырные) клещи надсем. *Oribatoidea* — *Scheloribatus laevigatus* Koch., *Sch. latipes* Koch., *Galumna* (*G.*) *obvious* Berl., *Galumna* (*Pergalumna*) *nervosus* Berl., *Achipteria* sp., *Ceratozetes* sp.

Локализация: в организме окончательного хозяина — слепая, ободочная кишки, реже — нижний отдел подвздошной; в организме промежуточного хозяина — полость тела.

Интенсивность инвазии: количество паразитов в организме одного хозяина (лошадь) может достигать (по литературным данным) 1060 экз.

Географическое распространение: повсеместное. Вместе с окончательным хозяином завезена на австралийский континент и на многие океанические острова, в частности — Гавайские и Филиппины. *A. perfoliata* имеет довольно широкий круг промежуточных хозяев: семейства *Ceratozetidae*, *Notaspididae*, *Liacaridae* и, вероятно, все прочие семейства почвенных клещиков, поэтому можно ожидать, что данный паразит при наличии соответствующих позвоночных будет встречен в любой местности.

На территории СССР *A. perfoliata* является одним из наиболее широко распространенных цепней лошадей как в европейской части, так и в Средней Азии и в Сибири.

Описание (по экземплярам от лошади Московской обл.). Длина тела у взрослых экземпляров, уже отторгавших зрелые членики, обычно составляет 25—40 мм, но, по данным Беккера (Becker, 1921), она может достигать 80 мм. Ширина тела 8—14 мм, чаще 10 мм; толщина стробилы 1,0—1,2 мм.

Круглый сколекс с уплощенной передней поверхностью, снабжен четырьмя ушковидными придатками позади присосок. Ширина сколекса 2—3 мм, толщина несколько уступает ширине. Длина головки без придатков 1,0—1,5 мм, длина придатков 0,5—1,0 мм. Ушковидные придатки располагаются попарно: два на дорзальной и два на вентральной поверхности, прикрывая область шейки и несколько десятков молодых сегментов. Придатки каждой пары на некотором расстоянии срастаются между собой по средней линии. Мощные сферические присоски располагаются апикально. Они целиком погружаются в глубину сколекса. Толщина мышечной стенки присосок 0,140 мм. Сегментация начинается вслед за сколексом, стробила быстро расширяется и достигает максимальной ширины. Членики резко выраженного краспедотного типа, короткие и широкие. Первые проглоттиды 0,020—0,040 мм длины при ширине в 2,0—2,5 мм. Таким образом, их ширина превосходит длину в 100 раз! Гермафродитные сегменты 0,16—0,20 мм длины при ширине в 8—9 мм; отношение длины к ширине составляет 1 : 40. Пропорции зрелых члеников изменяются в пользу длины, но очень мало. Длина парусов развитых сегментов достигает 0,8—1,8 мм, благодаря чему поверхность всасывания каждого членика увеличивается в среднем в 7—8 раз.

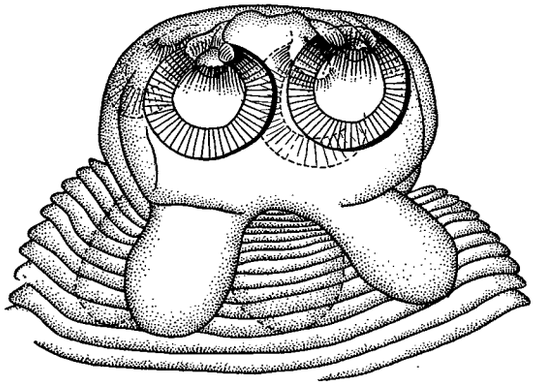
Кутикула 0,006 мм толщины на внешней поверхности паруса и более тонкая на внутренней. Паренхимная мускулатура хорошо развита. Продольная мускулатура образует четко ограниченный двойной слой мелких пучков 0,070 мм толщины, наружная граница которого столь же резко выражена, как и внутренняя. Наружный ряд пучков недостаточно четко отделяется от внутреннего. От пучков наружного ряда к парусу отходят радиально расходящиеся мышечные волокна. Ширина пучков не превосходит 0,015 мм. Продольную мускулатуру подстилает слой поперечных волокон, не образующих оформленных пучков. Медуллярную паренхиму пронизывают многочисленные вертикальные мышечные волокна, миобласты которых располагаются приблизительно на равном удалении от вентральной и дорзальной мышечных стенок.

Экскреторная система очень сложного строения: всю зону мозговой паренхимы занимает густая сеть анастомозирующих каналов, преимущественно продольного направления, ветви которых распространяются от дорзальной мышечной стенки до вентральной. Эта сеть, по всей вероятности, принадлежит системе вентральных каналов. Последние в гермафродитной части стробилы имеют около 0,070 мм ширины; в задней части каждого членика они соединяются узким поперечным каналом, также имеющим ответвления. Несколько дополнительных продольных стволов располагаются кнаружи от вентральных сосудов.

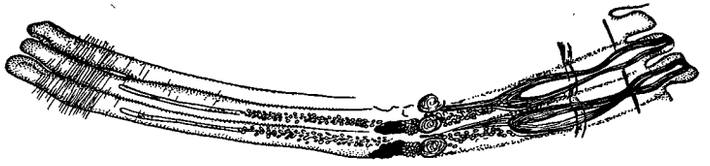
Половой аппарат одинарный. Половые отверстия односторонни, располагаются в передней половине бокового края членика. Половая клоака очень сильно развита, в виде сигарообразной полости с толстой мускулистой стенкой, выстланной изнутри кутикулой. Глубина клоаки 0,35 мм, диаметр 0,09 мм. Беккер (1922, стр. 485) указывает, что размер половой клоаки к началу половой деятельности составляет всего 0,042 × 0,028 мм. Эти цифры требуют исправления. Многочисленные семенники располагаются непрерывной полосой во всю ширину среднего поля. Они лежат в дорзальной части мозговой паренхимы, заходя порально от желточника до уровня дна бурсы цирруса. Число семенников, по Бэру (1927а), достигает 200. У наших экземпляров их число значительно меньше. Диаметр развитых семенников 0,04 мм. Длинная узкая бурса цирруса 0,8—1,20 мм длины пересекает нерв и вентральный экскреторный сосуд с дорзальной стороны и глубоко вдается в среднее поле. Толщина бурсы в проксимальной части достигает 0,10—0,12 мм. Бэр (1927а) определяет толщину бурсы цирруса в 0,2 мм при длине органа в 0,5 мм. Эта последняя цифра нам кажется преуменьшенной. Толщина ее мышечной стенки в проксимальной половине бурсы наших экземпляров составляет 0,020—0,045 мм

(при сокращении мускулатуры). Семепровод до вхождения в полость бурсы образует крупный семенной пузырек. Всю проксимальную половину бурсы занимает внутренний семенной пузырек, достигающий 0,09 мм ширины. Очень длинный циррус 0,020 мм толщины. Наличие шипиков на поверхности цирруса не установлено.

Женские половые железы занимают широкое пространство, равное $^3/_5$ ширины среднего поля. Развитой яичник 2,4 мм ширины лежит почти симметрично по средней линии, тогда как желточник находится порально от средней линии. В связи с этим поральное крыло яичника короче противоположного. В основании каждого крыла залегает горизонтальный узкий ствол, от которого в дорзальном направлении отходят многочисленные



1



2

88. Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782)

1 — сколекс. *2* — горизонтальный срез гермафродитных члеников. Показаны: матка, женские половые железы, семеприемник и бурса цирруса (оригинал)

рыхло расположенные булавовидные доли 0,04 мм толщины. Поперечно вытянутый компактный желточник 0,42 мм ширины. Беккер (1922, стр. 496) насчитывает 50—80 долек у апорального крыла яичника и 20—30 у порального. Наши экземпляры имеют до 140—150 лопастей, из которых до 100 приходится на антипоральное крыло. Тельце Мелиса (по Беккеру) 0,070—0,100 мм ширины. Вагина образует крупный продолговатый семеприемник с широким проксимальным концом 0,1 мм ширины; латерально семеприемник постепенно утончается.

Матка закладывается очень рано, почти одновременно с зачатками женских половых желез, в виде тонкого поперечного тяжа клеток, протянутого впереди желточника во всю ширину среднего поля. К моменту созревания яичника она принимает вид узкой поперечной трубки 0,020 мм ширины, в которую поступают яйцеклетки 0,016 мм в диаметре. В дальнейшем она неравномерно расширяется, образуя небольшие полукруглые выпуклости, занимает всю зону медуллярной паренхимы в пределах среднего поля и в некоторых члениках выходит за линию главных экскреторных сосудов. Зрелые яйца, по Беккеру, 0,070—0,065 мм. По данным Бакулевой (1939), зрелые яйца 0,080—0,096 мм в диаметре. Наружная оболочка очень толстая, 0,008—0,010 мм. Грушевидный аппарат крупный, 0,048 мм длины, т. е. длина его равна радиусу яйца. Диаметр онкосферы 0,015 мм, эмбриональные крючья 0,008 мм. Цвет яиц, извлеченных из фекалий, золотисто-желтый. Яйца в зрелых члениках бесцветны.

Литература: Бакулева, 1939; Башкирова, 1941, 1941а; Блюмберг, 1886; Боль, 1904; Брандт, 1890, 1908; Буржанадзе, 1943; Витенберг, 1927; Гаибов, 1937; Ершов, 1929, 1933, 1936; Карохин, 1928; Копырин, 1937, 1939; Копырин и Бурикова, 1940; Копырин и Черникова, 1940; Косьминский, 1940; Куликов, 1938; Менделевич, 1940, 1940а. Палимпсестов, 1937; Попов, 1933; Семененко, 1939; Скрябин и Ершов, 1933; Фуникова, 1938; Шашкова, 1940; Щербович и Лапунов, 1940; Baer, 1923, 1924; Baylis, 1928; Becker, 1921, 1921a, 1922; Blumberg, 1933; Cameron, 1933, 1934; Chavarria, 1939, 1940; Crocker, 1919; Davis, 1927; Endrigkeit; 1939; Foster et Ortiz, 1937, Freitas, 1945; Hall et Hoskins, 1918; Joyeux et Baer, 1936; Joyeux et Mathias, 1926; Kahane, 1880; Kingscote, 1932; Leiper, 1911; Lopez-Neyra, 1944; Meggitt, 1916; Mikačič, 1936; Mönnig, 1934; Moussaron, 1935; Neumann, 1890; Neveu-Lemaire; 1936 · Oldham, 1938; Olsen, 1938; Oxspring, 1934; Pallas, 1781; Pillers, 1925; Pinto et Almeida, 1937; Railliet, 1924; Roberts, 1934, 1934a, 1940; Schwarz etc., 1936; Solomon, 1932; Southwell, 1930; Stroh, 1923; Swanson, 1939, Wehr, 1930; Zeder, 1800, 1803.



1

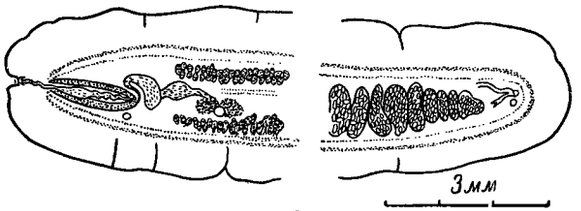
2. *Anoplocephala diminuta* Sandground, 1933

(рис. 89)

Хозяин: малый однорогий носорог — *Rhinoceros sondaicus* Desm.

Локализация: тонкая кишка.

Географическое распространение: Индия.



2

89. Anoplocephala diminuta Sandground, 1933

1 — поперечный разрез участка гермафродитного членика на уровне вагины; *2* — поперечный разрез члеников на уровне яичника и матки: слева — гермафродитного справа — зрелого (по Сэндграунду, 1933)

Автор вида изучил около 20 экземпляров *A. diminuta*, которые отличались от прочих видов рода *Anoplocephala*, паразитирующих у носорогов, малыми размерами стробилы, содержащей не более 20—25 члеников. При оценке видовой самостоятельности *A. diminuta* следует, однако, иметь в виду, что во всех случаях экземпляры Сэндграунда не имели вполне зрелых члеников и зачастую оканчивались стерильными сегментами.

Описание (по Сэндграунду, 1933, стр. 197—204). Длина наибольших экземпляров, фиксированных 3% формалином, составляет 10—12 см,

максимальная ширина 9 мм. Сколекс 3,5 мм ширины, несколько у́же передних члеников. Он может быть втянут в переднюю часть стробилы. Мощные присоски 1,2 мм ширины, толщина мышечной стенки присосок достигает 0,4 мм. Задний край сколекса с вентральной и дорзальной сторон может перекрывать 2—3 передние сегмента, не образуя, однако, придатков, характерных для *A. perfoliata*. Проглоттиды обладают хорошо развитым парусом, изрезанным по заднему краю. Последние членики толстые, 2,5мм толщины. Продольная мускулатура стробилы образует два концентрических слоя многочисленных пучков. Под ними залегает слой поперечных волокон. Известковые тельца многочисленны. В боковых частях стробилы тянутся по два главных продольных выделительных сосуда сравнительно небольшого диаметра. Они образуют многочисленные ответвления, формирующие сложную сеть сосудов, пронизывающих всю толщу паренхимы. Вторичные канальцы часто превосходят по ширине основные стволы экскреторной системы.

Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Они открываются в узкую половую клоаку, расположенную правосторонне в передней трети края членика.

Мужские и женские половые железы становятся различимы начиная с 6-го сегмента. Полного созревания они достигают в 11—12-м члениках. Развитые семенники 0,07—0,15 мм в диаметре, располагаются в 2—3 слоя как в продольном, так и в вертикальном направлениях. Они залегают в дорзальной части мозговой паренхимы, во всю ширину среднего поля. Число семенников установлено ориентировочно в 150—250. Семепровод образует объемистый наружный семенной пузырек, иногда разделенный на два отдельных резервуара. Бурса цирруса представляет удлиненный мускулистый орган, достигающий в развитых сегментах 1,3 мм длины. Она содержит небольшой внутренний семенной пузырек и густо усаженный шипиками циррус, способный вытягиваться на расстояние до 1,0 мм.

Женские половые железы залегают в поральной половине среднего поля. Развитый яичник может занимать до $^1/_3$ ширины членика. Он состоит из булавовидных долек, доходящих в поральную сторону до уровня дна бурсы цирруса. Желточник вытянут в поперечном направлении. Вагина в виде изгибающейся тонкостенной трубки следует вдоль вентральной поверхности бурсы цирруса; кнутри от дна последней она образует вместительный семеприемник. В последних члениках вагина дегенерирует.

Матка имеет форму узкой поперечной трубки, появляющейся в районе 12-го членика. Она быстро разрастается, образует в различных направлениях многочисленные карманы и заполняется бесчисленным количеством мелких яиц. Зрелые яйца автор не наблюдал даже в отторгнутых сегментах. Недоразвитые яйца имели 0,015 мм в диаметре.

Литература: Sandground, 1933.

3. *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856) Blanchard, 1891

(рис. 90)

Синонимы: *Taenia gigantea* Peters, 1856; *Plagiotaenia gigantea* (Peters, 1856) Peters, 1871, e. p.; *Schizotaenia gigantea* (Peters, 1856) Dauthitt, 1915; *Anoplocephala vulgaris* Southwell, 1921; *Plagiotaenia gigantea* (Peters, 1856) Stunkard, 1926; *Plagiotaenia vulgaris* (Southwell, 1921) Stunkard, 1926; *Plagiotaenia longa* Stunkard, 1926.

Хозяева: африканские носороги — *Diceros bicornis* (L.) и *Ceratotherium simum cottoni* (Burchell).

Географическое распространение: Африка.

Историческая справка. Первая находка цестоды рода *Anoplocephala* у представителей индийских и африканских носорогов была сделана Петерсом (Peters), и описана как *Taenia gigantea* в 1856 г. Цестода 120 мм длины и 29 мм ширины была впервые найдена в кишечнике африканского носорога *Diceros bicornis*. Позднее автор вида установил для нее особый род *Plagiotaenia* Peters, 1871, списанный Бланшаром (1891) в синонимы рода *Anoplocephala*. Станкэрд (Stunkard, 1926) восстановил род *Plagiotaenia* Петерса, однако Бэр (1927a) вновь отнес его к роду *Anoplocephala*.

Всего за период с 1856 по 1926 г. от различных видов носорогов Африки и Азии было описано пять видов цестод: *Taenia gigantea* Peters, 1856; *T. magna* Murie, 1870; *Anoplocephala latissima* Deiner, 1912, *A. vulgaris* Southwell, 1921; *Plagiotaenia longa* Stunkard, 1926, которых Бэр (1927a) считает синонимами *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856).

Позднее Сэндграунд (Sandground, 1933) для *Rhinoceros sondaicus* установил еще один вид аноплоцефалид — *A. diminuta*, отличающийся малыми размерами. Длина недозрелых экземпляров *A. diminuta*, содержащих членики с развитой маткой, составляет всего 10—12 мм, тогда как средние размеры *A. gigantea* варьируют в пределах 70—150 мм в длину и 20—40 мм в ширину.

Мак-Каллюмы (MacCallum et MacCallum, 1912) считают, что размеры «*A. gigantea*» от носорогов Индо-Малайской области могут достигать 20 футов (ок. 600 см) в длину, хотя эти авторы имели в своем распоряжении всего лишь небольшие фрагменты стробилы, ширина которых составляет 25 мм. Станкэрд (1926) согласен с ними в отношении размеров этих цепней и, зная истинную длину *Anoplocephala gigantea* от типичных хозяев Африканского континента, учреждает для индийской формы новый вид — *Plagiotaenia longa* Stunkard, 1926 (синонимы: *Plagiotaenia gigantea* Garrod., 1877, и *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856) MacCallum et MacCallum, 1912).

Если учесть, что длина члеников *P. longa* составляет всего 2 мм, становится очевидной несостоятельность предположения упомянутых авторов, определивших общую длину стробилы в 6 м. К тому же с открытием *A. diminuta* Sandground, 1933, стало известно, что цестоды этой группы могут обладать почти квадратной стробилой (10 ×9 мм).

Таким образом *P. longa*, внутренняя организация которой осталась неизученной, в настоящее время не может быть отграничена от *Anoplocephala latissima* Deiner, 1912, описанной также от азиатских носорогов. Большинство оригинальных описаний перечисленных видов цестод построено с учетом одних только внешних признаков, поэтому подробный обзор видового состава цепней африканских и азиатских носорогов в настоящее время не представляется возможным.

Возьмем для сравнения два наиболее поздних описания, составленных на основании изучения большого количества индивидуумов.

1. Станкэрд (1926) изучил несколько сот экземпляров *A. gigantea* от африканского носорога рода *Ceratotherium* 2. Саутвел (1930) дает описание индийских экземпляров от *Rhinoceros unicornis* и *Rh. sondaicus* и также определяет их как *A. gigantea*.

При сопоставлении этих двух описаний мы убеждаемся, что африканские экземпляры Станкэрда существенно отличаются от азиатских простиранием яичника и матки: если у африканской формы яичник целиком укладывается в поральной половине среднего поля и не доходит до средней линии, то у паразитов носорогов Индии яичник почти столь же близко подходит к апоральному сосуду, как и к поральному. На этом

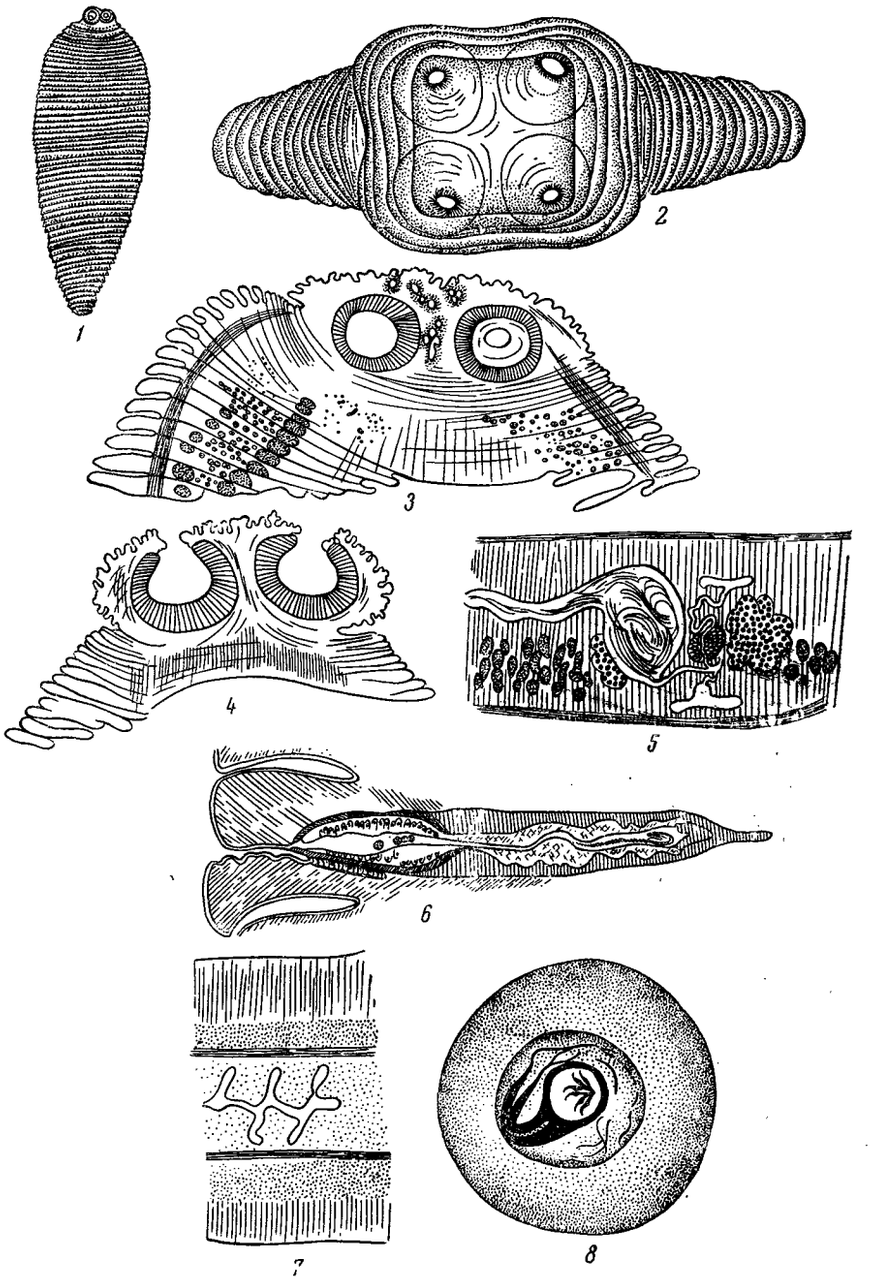
основании азиатские формы мы исключаем из состава вида *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856).

Под именем *A. gigantea* (Peters) мы будем понимать цестод африканских носорогов родов *Diceros* и *Ceratotherium*, несмотря на то что белый носорог (*Ceratotherium*) в своей биологии значительно отличается от *Diceros*, основываясь на том, что Станкэрд по этому поводу предпринял специальное исследование и доказал, что цестоды черного и белого африканских носорогов морфологически идентичны.

Описание (по Станкэрду, 1926, стр. 1—17). Размеры наиболее крупных паразитов, уже отторгавших последние членики, достигают 120 мм в длину, 20 мм в ширину и 3 мм в толщину. Молодые индивидуумы ланцетовидной формы. Последние сегменты у них лишены половых органов. В процессе формирования стробилы сперва образуются стерильные членики. Способность к воспроизведению постепенно нарастает, а затем также постепенно затухает, и к старости шейка вновь начинает отчленять стерильные сегменты. Наличие большого количества стерильных члеников в стробиле отмечает и Дайнер (1912) для цестод индийского носорога. Даутит (Douthitt, 1915) предполагает, что это явление вызвано обитанием в хозяине, несвойственном данному виду паразитов. Однако Станкэрд считает *Ceratotherium* для *A. gigantea* основным хозяином. Сколекс крупный, от 3 до 6 мм ширины и 3—4 мм толщины. Длина головки составляет — $^1/_3$—$^1/$ его диаметра. Бокаловидные присоски 1,2—1,5 мм ширины. Толщина мышечной стенки присосок 0,2—0,3 мм. Поверхность сколекса может иметь большое количество складок. Шейка отсутствует. Членики короткие, широкие; длина нарастает пропорционально увеличению их ширины. Парус развитых сегментов закрывает до $^1/_2$ длины позади лежащего членика. Мускулатура стробилы хорошо выражена. Продольная мускулатура образует два слоя, из которых наружный, в свою очередь, иногда подразделяется на два. Поперечные волокна в боковых частях стробилы близко подходят к поверхности тела и фиксируются к базальной мембране кутикулы.

Экскреторная система в сколексе образует систему извитых каналов, от которой по бокам стробилы тянутся две пары продольных сосудов. Более тонкие дорзальные сосуды заметны лишь в первой половине длины стробилы. Они залегают кнаружи от вентральных сосудов, дающих вторичные ответвления, которые образуют анастомозирующие ветви 3-го порядка. В каждом членике можно отметить основную латеральную ветвь и поперечный анастомоз, связывающий латеральные сосуды, стенка которых содержит развитую мускулатуру, чего не имеют их вторичные ветви. Нервная система представлена парным головным ганглием, локализующимся впереди присосок. От него отходит пять пар продольных нервов, расположенных в обычном порядке.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия располагаются на правой стороне стробилы. В 10-м членике появляются зачатки семенников и семеприемника; последний заполняется сперматозоидами начиная с 14-го сегмента. Мужская половая система полного развития достигает в 22-м членике. Более сотни семенников занимают все среднее поле проглоттид, располагаясь преимущественно в поральной его половине. Семепровод тянется поперек членика. В поральной част он изгибается и образует изогнутый наружный семенной пузырек. От пузырька отходит прямой толстостенный канал, проникающий в бурсу цирруса. Последняя 0,75—1,10 мм длины и 0.087—0,340 мм толщины. Она имеет толстую мышечную стенку, состоящую из наружного продольного и внутреннего кольцевого мышечных слоев, и сохраняется до конца стробилы. От бурсы цирруса



90. Anoplocephala gigantea (Peters, 1856)

1 — вид сверху тотально; *2* — вид спереди тотально; *3—4* — горизонтальный разрез переднего участка тела; *5* — поперечный срез порального участка мозговой паренхимы; *6* — разрез бурсы цирруса; *7* — поперечный срез участка членика с маткой; *8* — яйцо
(по Станкэрду, 1926)

к поперечной мускулатуре стробилы отходит ретрактор бурсы цирруса. Семепровод внутри бурсы образует небольшой семенной пузырек. Циррус покрыт маленькими шипиками.

Женские половые железы располагаются в поральной половине среднего поля. Яичник появляется в 22-м сегменте у вентральной стенки, а в 40—50-м членике булавовидные дольки, отходящие от поперечно вытянутого основания органа, занимают половину толщины мозговой паренхимы. Латерально яичник доходит до наружного семенного пузырька, а медианно он не достигает средней линии. Желточник состоит из двух крыльев, соединенных в задней части. Между крыльями желточника в дорзальном направлении проходит яйцевод, который вскоре сливается с протоком семеприемника, а затем с протоком желточника. Возникший общий канал прободает тельце Мелиса и, превратившись в извилистый маточный проток, открывается в матку. Точка его впадения удалена от края членика более чем на $^1/_4$ его ширины. Вагина располагается под бурсой цирруса и открывается в глубокую половую клоаку вентрально и позади мужского отверстия. В 24-м сегменте вагина атрофируется, но остается семеприемник, состоящий из медиальной вздутой и латеральной узкой порции.

Матка возникает в 12—14-м сегменте в виде поперечного тяжа клеток. К 50-му члеику она принимает вид поперечной изгибающейся трубки, протянутой от одного главного нерва до другого. От каждого дорзального и вентрального колена матки в вертикальном направлении отходит слепой отросток. Между ними возникают дополнительные нерегулярно расположенные выросты. При наполнении яйцами матка расширяется и становится мешковидной. Зрелые яйца 0,067—0,075 мм в диаметре. Зародыши 0,015—0,016 мм. Грушевидный аппарат с двумя длинными утончающимися рожками.

Литература: Baer, 1927a; Blanchard, 1891, 1891a; Deiner, 1912; Douthitt, 1915; Garrod, 1877; McCallum et McCallum, 1912; Peters, 1856, 1871; Sandground, 1933; Southwell, 1921, 1930; Stunkard, 1926, 1933.

4. *Anoplocephala gorillae* Nybelin, 1927

(рис. 91)

Хозяин: *Gorilla beringei* Matsch.

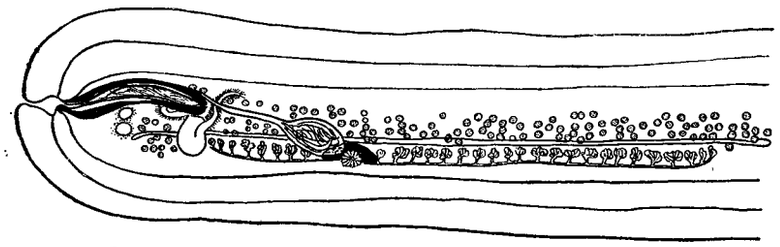
Место обнаружения: Центральная Африка.

A. gorillae — единственный представитель рода *Anoplocephala*, обитающий у приматов.

Описание (по Нибелину, 1927, стр. 1—3). Длина взрослой стробилы составляет 60—100 мм, наибольшая ширина 9—15 мм. Размеры сколекса, в зависимости от сокращения мускулатуры, составляют 1,0—1,8 мм в длину, 2,75—4,00 в ширину и 2,0—2,9 в толщину. Внутреннее строение соответствует типу рода *Anoplocephala*.

Половые отверстия односторонни. Половые протоки, судя по рисунку, проходят дорзально от экскреторных каналов. Мелкие многочисленные семенники располагаются в пределах среднего поля в несколько слоев непрерывной полосой. Семепровод образует крупный изогнутый семенной пузырек. Участки семепровода дистально и проксимально от семенного пузырька окружены простатическими клетками. Веретеновидная бурса цирруса 1,24—1,48 мм длины имеет толстые стенки. Она содержит крупный семенной пузырек, вытянутый почти во всю длину бурсы, и покрытый густыми щетинками циррус.

Женские половые железы располагаются в поральной половине стробилы, лишь конец апорального крыла яичника несколько заходит за среднюю линию. Двукрылый яичник 3,8—4,1 мм ширины, причем длина латерального крыла в 2—$2^1/_2$ раза менее медиального. Эта железа представляет собой вентрально расположенный узкий поперечный ствол, на котором



91. Anoplocephala gorillae Nybelin, 1927

Поперечный срез поральной части гермафродитного членика (по Нибелину, 1927)

сидят многочисленные обособленные группы пальцевидных долек. Слегка лопастной желточник 0,4—0,6 мм ширины.

Матка в виде поперечной трубки с многочисленными дивертикулами. Яйца содержат грушевидный аппарат с двумя филаментами.

Литература: Nybelin, 1927; Sandground, 1930.

5. *Anoplocephala latissima* Deiner, 1912

Синонимы: *Taenia magna* Murie, 1870; *Plagiotaenia gigantea* (Peters, 1856) Peters, 1871, e. p.; *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856) Blanchard, 1891, e. p.; *Schizotaenia latissima* (Deiner, 1912) Douthitt, 1915; *Plagiotaenia latissima* (Deiner, 1912) Stunkard, 1926; *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856) Baer, 1927, e. p.

Хозяева: носороги — *Rhinoceros unicornis* L., *Dicerorhynus sumatrensis*.

Географическое распространение: Индия, Малайский архипелаг.

Историческая справка. Этот вид первоначально был описан под именем *Taenia magna* Murie, 1870.

Петерс (1871) относит его в число синонимов *T. gigantea* Peters, 1856, и причисляет последнюю к роду *Plagiotaenia* Peters, 1871, который Бланшар (1891) списал в синонимы рода *Anoplocephala*.

Дайнер (Deiner, 1912) восстанавливает видовую самостоятельность *T. magna*, оставляя ее в пределах рода *Anoplocephala*, в составе которого уже имелась другая цестода с тем же названием — *Anoplocephala magna* (Abildgaard, 1789). Поэтому Дайнер вынужден был отбросить название *T. magna* Murie, 1870, и заменить его другим: *Anoplocephala latissima* Deiner, 1912.

Даутит (Douthitt, 1915) причисляет *A. latissima* к роду *Schizotaenia*. Станкэрд (1926) восстанавливает самостоятельность рода *Plagiotaenia* Peters, 1871 и считает *A. latissima* полноправным членом этого рода, однако Бэр (1927a) вновь закрывает род *Plagiotaenia*, сводя *A. latissima* в синонимы *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856). Учитывая особенности анатомии, экологии и географии распространения этого паразита, мы предпочитаем рассматривать *A. latissima* в составе рода *Anoplocephala* в качестве самостоятельного вида.

Описание (по Саутвелу, 1930, стр. 32—36). Длина тела очень вариабильна — от 70 до 150 мм, что определяется главным образом

рыхлостью соединения члеников заднего конца стробилы. Максимальная ширина 20—40 мм. Сколекс обычно втянут в переднюю часть стробилы. Шейка отсутствует. Пучки продольной мускулатуры стробилы имеют толщину около 0,05 мм. Поперечная и вертикальная мускулатура хорошо развита. От слоя поперечной мускулатуры вентральной стенки членика отходят пучки волокон к медиальному концу бурсы цирруса, образуя ретрактор бурсы. Нервная система типичного строения.

С каждой стороны стробилы обнаружено по одному крупному экскреторному сосуду, 0,045 мм ширины, от которых отходят многочисленные ответвления.

Половой аппарат непарный. В каждом членике содержится от 100 до 200 семенников. Они занимают все среднее поле от апорального сосуда до бурсы цирруса, располагаясь в дорзальной части мозговой паренхимы. Семенники появляются в 15-м сегменте и к 62-му полностью исчезают. Бурса цирруса впервые заметна в 10-м членике. В 37-м сильно разросшийся внутренний семенной пузырек выполняет всю полость бурсы. При полном развитии сумка цирруса достигает 2,00 мм длины и 0,45 мм толщины. Она сохраняется в таком объеме на протяжении нескольких члеников, затем начинает постепенно деградировать. Соответствующим образом U-образный наружный семенной пузырек сначала постепенно увеличивается до больших размеров и не укладывается в границах членика, чем вызвано чередование положения пузырьков смежных члеников. Впоследствии семенные пузырьки съеживаются. Семепровод в виде волнистой трубки тянется вдоль дорзальной стенки членика. По предположению Саутвела, циррус невооружен.

Женские половые железы появляются в 8-м сегменте. Двукрылый яичник залегает у вентральной стенки членика. При полном развитии апоральное крыло имеет 3,5 мм длины и не достигает линии апорального сосуда на 0,65 мм; поральное крыло 2,2 мм длины; оно не доходит до порального экскреторного сосуда на 0,05 мм. Таким образом, яичник залегает более или менее симметрично, но анатомический центр органа (место схождения латеральных крыльев) несколько сдвинут порально от средней линии. Каждое крыло имеет горизонтальный ствол, лежащий близ вентральной границы мозговой паренхимы, от которого в дорзальном направлении отходят многочисленные булавовидные дольки, достигающие 0,47 мм длины и 0,06 мм толщины. По мере удаления от центра органа, длина долек увеличивается. Желточник располагается между двумя крыльями яичника. Он также слагается из двух крыльев 0,37 и 0,39 мм длины, соединенных узким протоком. Вагина появляется в 8-м сегменте. Она формирует крупный семеприемник, который при наполнении в 29-м членике занимает почти все пространство от дорзальной мышечной стенки членика до вентральной. Дальше кзади его размеры уменьшаются, но сам орган сохраняется до конца стробилы. От половой клоаки вагина следует вентрально и позади бурсы цирруса, затем пересекает бурсу с задней стороны и следует дорзально от нее.

От яичника в дорзальном направлении отходит яйцевод, который вскоре сливается с каналом семеприемника. К этому пункту снизу подходит проток желточника. От места слияния этих трех каналов отходит маточный проток.

Матка закладывается очень рано, в 7—8-м сегменте. В 17-м она еще представляет сплошной тяж клеток, следующий поперек среднего поля членика на равном расстоянии от дорзальной и вентральной стенок, в 28-м матка имеет вид прямой трубки, протянутой от правого экскреторного канала до левого. Вскоре она расширяется, становится волнистой и отдает кверху и книзу многочисленные дивертикулы, не всегда четко отграниченные друг от друга. Впоследствии она полностью занимает членик. В матке находятся очень многочисленные овальные или смятые яйца 0,077—0,095 мм в диаметре. Зародыши 0,018—0,019 мм в диаметре. Длина рожек грушевидного аппарата — 0,018 мм. В зрелых яйцах рожки перекрещиваются и переходят в длинные филаменты.

Литература: Baer, 1927a; Blanchard, 1891; Deiner, 1912; Douthitt, 1915; Garrod, 1877; MacCallum et MacCallum, 1912; Murie, 1870; Peters, 1856, 1871; Sandground, 1933; Southwell, 1921, 1922, 1930; Stunkard, 1926.

6. *Anoplocephala magna* (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905

(рис. 14—*2*, 92)

Синонимы: *Taenia magna* Abildgaard, 1789; *Taenia equi* Müller, 1780, pro partae; *Taenia equina* Pallas, 1781, pro partae; *Taenia plicata* Zeder, 1800; *Alyselminthus plicatus* Zeder, 1800; *Halysis plicata* (Zeder, 1800) Zeder, 1803; *Taenia megalocephala* Cobbold, 1874; *Taenia zebrae* Rudolphi, 1808; *Taenia plicata* (Zeder, 1800) Rudolphi, 1805; *Anoplocephala zebrae* Railliet, 1891; *Anoplocephala restricta* Railliet, 1893; *Anoplocephala plicata* var. *pediculata* Railliet, 1893; *Anoplocephala plicata* var. *strangulata* Railliet, 1893; *Anoplocephala plicata* var. *restricta* Railliet, 1893; *Anoplocephala plicata* var. *servei* Bounhiol, 1912; *Anoplocephala plicata* (Zeder, 1800) Blanchard, 1891; *Anoplocephala zebrae* (Rudolphi, 1819) Blanchard, 1891.

Окончательные хозяева: лошади, ослы — *Equus caballus* L., *Equus asinus* L., *Equus grevyi*, а также мулы.

Промежуточные хозяева: почвенные клещи — *Scheloribates laevigatus* Koch., *S. latipes* Koch. (установлены для Московской области).

Локализация: в организме окончательного хозяина—тонкий кишечник; в организме промежуточного хозяина — полость тела.

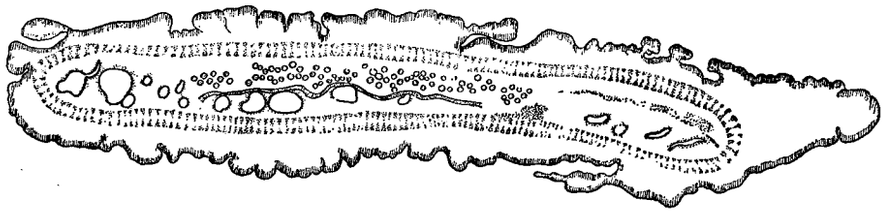
Географическое распространение: повсеместно. В СССР встречается почти во всех коневодческих районах, но в меньшем проценте случаев, чем *A. perfoliata*.

Описание (по препаратам). *A. magna*, как справедливо отмечают акад. Скрябин и Ершов, 1933, является наиболее крупной цестодой лошадей. Наибольшая длина паразита, по Саутвелу (1930), достигает 250 мм, по Скрябину и Ершову — 350 мм. В материале, полученном от лошади Московской области, мы обнаружили экземпляр 520 мм длины и 18 мм ширины. В литературе отмечена максимальная ширина — 25 мм. Крупный, притупленный спереди сколекс 2,8—3,0 мм ширины, снабжен мощными сферическими присосками 1,0—1,2 мм в диаметре. Размеры присосок, указанные Саутвелом (1930) — 0,2 мм, явно занижены. Толщина мышечной стенки присосок составляет 0,140—0,250 мм. Здесь можно видеть пять слоев мышц различных направлений: 1) наружный слой меридиональных волокон 0,031 мм толщины; 2) тонкий — кольцевой; 3) средний, наиболее мощный, 0,140 мм — радиальный; 4) тонкий — внутренний кольцевой; 5) тонкий — внутренний меридиональный. Шейка отсутствует. Членики стробилы краспедотного типа, с хорошо выраженным парусом, прикрывающим около $^1/_3$ позади лежащего сегмента. Длина паруса развитых проглоттид около 0,5—1,0 мм. Первые членики 0,05 мм длины и 3,0—4,0 мм ширины, гермафродитные — 0,25 × 7,0 мм, наиболее широкие с недозрелыми яйцами — 2 × 18 мм, зрелые — 2,5 × 8,0 мм. Тело покрыто кутикулой, толщиной от 0,001 до 0,003 мм в средних участках стробилы. По данным Беккер (Becker, 1921), кутикула *A. magna* имеет толщину от 8 (на сколексе) до 0,013 мм (на стробиле).

Субкутикулярная мускулатура хорошо развита, состоит из двух слоев—наружного кольцевого и внутреннего продольного. Волокна последнего располагаются с интервалами в 0,004—0,006 мм.

Паренхимная мускулатура всех трех направлений развита довольно сильно. К периферии от слоя поперечной мускулатуры залегает толстый слой разнокалиберных пучков, расположенных в два ряда. Толщина наиболее крупных пучков достигает 0,05 мм. Кнаружи от слоя пучков встречаются разрозненные продольные волокна.

Экскреторная система весьма сложного строения. Начиная с молодых участков стробилы, в медуллярной паренхиме без особого порядка располагаются анастомозирующие крупные продольные стволы, диаметр которых в молодых сегментах может превышать половину толщины мозгового слоя паренхимы. Они более многочисленны в апоральной половине стробилы. Характерно, что яичник залегает вентрально от сосудов, а половые протоки — дорзально от них.



92. Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789)

Поперечный разрез гермафродитного членика. Видны семенники, матка на стадии сплошного тяжа и экскреторные сосуды (оригинал)

Половой аппарат непарный; половые отверстия располагаются односторонне в задней половине бокового края члеников. Более 300 (по Бэру, 1927, 400—500) семенников распределяются в дорзальной половине мозгового вещества в 3—6 слоев, во всю ширину среднего поля. Поперек среднего поля, дорзально от многочисленных выделительных сосудов, тянется довольно толстый семепровод, который перед вхождением в бурсу образует несколько петель; размер последних увеличивается по мере приближения к бурсе. Последняя, самая длинная петля заходит вентрально от медиальной четверти бурсы и заменяет семенной пузырек. Бурса цирруса чрезвычайно крупная и мускулистая. $^4/_5$ ее длины в развитых члениках занимает огромный сигарообразный семенной пузырек. Размеры бурсы 1,40—2,40 мм. Бэр, 1927а, ошибочно определяет толщину бурсы в 0,010 мм. Саутвел (1930) называет цифру — 0,100 мм. Размер заполненного семенного пузырька 1,05 × 0,18 мм, толщина мышечной стенки около 0,05—0,07 мм. Циррус покрыт мелкими шипиками. Имеется сильный мускул — ретрактор бурсы.

Женские половые железы созревают позднее мужских. Развитый яичник простирается во всю ширину среднего поля. Его тонкая осевая часть распласталась по самой вентральной мышечной стенке, вентрально от всех прочих органов, в том числе от каналов выделительной системы. Вперед и дорзально от ствола яичника отходят короткие выросты. Поральное крыло яичника приблизительно вдвое короче апорального. Желточник располагается в поральной половине среднего поля, позади яичника, также у самой вентральной стенки. По форме желточник напоминает яичник. Вагина пролегает вентрально и несколько позади от сумки цирруса. Копулятивная часть вагины немного короче сумки цирруса. Она имеет толстую мускулистую стенку, одетую снаружи железистой оболочкой. Кнутри от резкого сужения вагины начинается длинный семеприемник, не имеющий железистой оболочки.

Матка закладывается в виде тонкого поперечного шнура, протянутого во всю ширину среднего поля. Она залегает приблизительно на равном удалении от вентральной и дорзальной границ мозгового вещества — дорзально от яичника, но вентрально от семенников и семеприемника. Клеточный тяж с возрастом становится толще, затем принимает характер поперечной трубки, и с поступлением яиц стенка матки образует многочисленные полые карманы. Длина карманов, направленных вперед и назад, приблизительно одинакова — около 0,6 мм. В матке содержится несколько тысяч округлых или овальных яиц диаметром 0,065—0,080 мм. Бакулева (1939) описывает яйца следующим образом. Диаметр 0,072—0,084 мм. Оболочка яйца тонкая, 0,004 мм. Грушевидный аппарат слабо развит, длина его меньше радиуса яйца. Диаметр онкосферы 0,012—0,015 мм. Зародышевые крючья мелкие, 0,006 мм длины. Цвет яиц светлосерый.

Литература: Бакулева, 1939; Башкирова, 1941; Брандт, 1890, 1908; Буржанадзе, 1943; Ершов, 1936; Копырин, 1937, 1939; Копырин и Бурикова, 1940; Копырин, Шашкова и др, 1940; Косьминский, 1941; Куликов, 1938; Куликов и Черникова, 1937; Менделевич, 1940; Москалев, 1937; Палимпсестов, 1929; Попов, 1933; Семененко, 1939; Скрябин и Ершов, 1933; Щербович и Лапунов, 1940; Abildgaard, 1789; Baer, 1924, 1927a; Baker et Fincher,1937; Baylis, 1928; Becker, 1921, 1921a, 1922, 1922a; Blanchard, 1891; Bounhiol, 1912; Cameron, 1933; Chavarria, 1939, 1940; Collin, 1891, Crocker, 1919; Endrigkeit, 1939; Foster et Ortiz, 1937; Freitas, 1945; Gandra, 1943; Hall et Hoskins, 1918; Johri, 1934; Joyeux et Baer, 1936; Kingscote, 1932; Kouts et Rebrassier, 1942; Leiper, 1911; Lichtenstern, 1938; Micačič, 1936; Neveu-Lemair, 1936, Obitz, 1934; Oldham, 1938; Olsen, 1938; Pallas, 1781; Price, 1928; Roberts, 1934, 1934a; Railliet, 1883, 1891; Saint-Remy, 1900; Scheibel, 1895; Schwarz, Imes etc., 1936; Solomon, 1932; Southwell, 1930; Swanson, 1939; Zeder, 1800, 1803.

7. *Anoplocephala manubriata* Railliet, Henry et Bauche, 1914

(рис. 93)

Хозяин: индийский слон — *Elephas indicus* L.

Этот единственный представитель класса цестод, обитающий в кишечнике слона, был обнаружен в Индии.

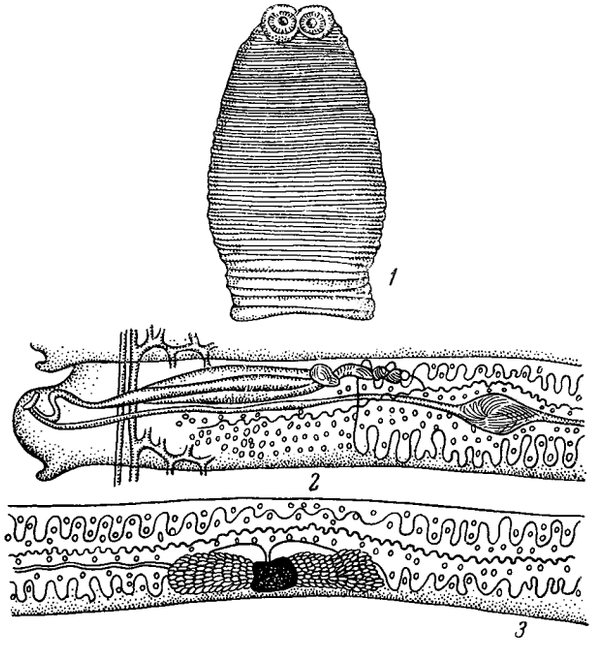
Описание (по Бэру, 1927а, стр. 27—28, и Вестуйзену, 1938, стр. 125—127). Максимальная длина тела 26 мм, ширина 12—16 мм. Райе, Анри и Бош (1914) отмечают, что отдельный найденный ими фрагмент имел 40 мм ширины. Таким образом *A. manubriata* вместе с *A. gigantea* по ширине тела превосходят всех прочих представителей подотряда *Anoplocephalata*. Почти кубический сколекс достигает 6—7 мм в ширину и 5—6 мм в дорзо-вентральном направлении. Четыре мощные присоски разделены крестообразной бороздкой. Шейка отсутствует. Все членики стробилы сильно вытянуты в поперечном направлении. Первые сегменты очень короткие, 1,0, мм длины, задние несколько длиннее.

Экскреторная система типичного для рода *Anoplocephala* строения: имеется два главных продольных сосуда, соединенных в задней части каждого сегмента поперечным каналом. Поперечные сосуды смежных члеников соединяются между собой многочисленными продольными анастомозами.

Половые железы достигают полного развития на расстоянии 20 мм от сколекса. Половые поры находятся в передней трети члеников с левой стороны стробилы. Многочисленные мелкие семенники располагаются в один слой вдоль всей дорзальной поверхности сегмента, в пределах среднего поля. Имеется две латеральные группы семевыносящих канальцев. Канальцы каждой группы вливаются в отдельный собирательный канал. Оба канала недалеко от медиального конца наружного семенного пузырька объединяются, образуя семепровод. Собирательный канал поральной

группы много короче противоположного. Веретеновидная бурса цирруса, 1,5—1,8 мм длины и 0,25—0,28 мм толщины, содержит покрытый щетинками циррус. Яичник 1,5 мм ширины располагается ближе к заднему краю членика. Компактный желточник находится по средней линии. Вагина открывается позади бурсы цирруса. На расстоянии 0,3 мм от половой клоаки она образует крупный семеприемник.

Матка имеет вид широкого поперечного канала с многочисленными дивертикулами, направленными вперед и назад. Яйца неправильной формы,



93. Anoplocephala manubriata Railliet, Henry et Bauche, 1914

1 — вид тотально; *2—3* — два участка гермафродитного членика (по Вестуйзену, 1938)

округлы или многоугольны, 0,07—0,08 мм в диаметре. Грушевидный аппарат 0,050—0,055 мм длины, содержит зародыш 0,017—0,022 мм в диаметре.

Цикл развития не изучен.

Литература: Baer, 1924, 1927; Meggitt, 1926; Neveu-Lemaire, 1936; Railliet 1924; Railliet, Henry; et Bauche, 1914; Southwell, 1930; Westhuysen, 1938.

8. *Anoplocephala rhodesiensis* Yorke et Southwell, 1921

Синонимы: *Taenia zebrae* Collin, 1891; *Anoplocephala zebrae* Fuhrmann, 1909; *Anoplocephala perfoliata* var. *zebrae* Baer, 1923.

Хозяева: дау — *Equus burchelli* Gray, квагга — *Equus quagga* Gmel. и зебра — *Equus zebra* L.

Географическое распространение: Африка.

Этот вид довольно близок к *A. perfoliata*, но отличается более крупными размерами тела и некоторых органов. Бэр в 1923 г. рассматривает

его как вариацию *A. perfoliata*, но в 1927 г. восстанавливает самостоятельность данного вида.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 28—29). Длина паразита очень изменчива; она колеблется от 30 до 114 мм. По Йорку и Саутвелу (Yorke et Southwell, 1921), экземпляры, имеющие менее 30 мм в длину, еще не являются взрослыми. Ширина варьирует в пределах 18—26 мм. Диаметр сколекса 3 мм, присосок — 0,7 мм. Позади присосок, подобно *A. perfoliata*, находятся небольшие придатки. Они имеют около 1,3 мм длины. Мускулатура и экскреторная система выглядят так же, как и у *A. perfoliata*.

Семенники очень многочисленны, лежат в 2—3 слоя по всей ширине членика. Их диаметр составляет около 0,050—0,070 мм. Сумка цирруса 1 мм в длину и 0,1 мм в тощину. Она снабжена сильным мускулом-ретрактором и не содержит ясно отграниченного семенного пузырька. Циррус вооружен шипиками. Наружный семенной пузырек сильно развит. Яичник 3 мм ширины, аналогичен таковому предшествующих видов. Вагина образует крупный семеприемник. Яйца 0,083—0,100 мм в диаметре, эмбрион 0,014—0,017 мм. Грушевидный аппарат хорошо развит.

Интересны замечания некоторых авторов о нахождении экземпляров *A. rhodesiensis*, у которых более половины сегментов были стерильными.

Литература: Baer, 1923, 1927а; Collin, 1891; Fuhrmann, 1909; Joyeux et Mathias, 1926; Neveu-Lemaire, 1936; Yorke et Southwell, 1921.

9. *Anoplocephala spatula* (Linstow, 1901) Janicki, 1910

(рис. 94—*1*, *2*)

Синонимы: *Taenia* (*Anoplocephala*) *spatula* v. Linstow, 1901.

Хозяева: даманы — *Heterohyrax brucei* Gray, *Procavia capensis* Pallas., *P.* sp.

Географическое распространение: Восточная и Южная Африка.

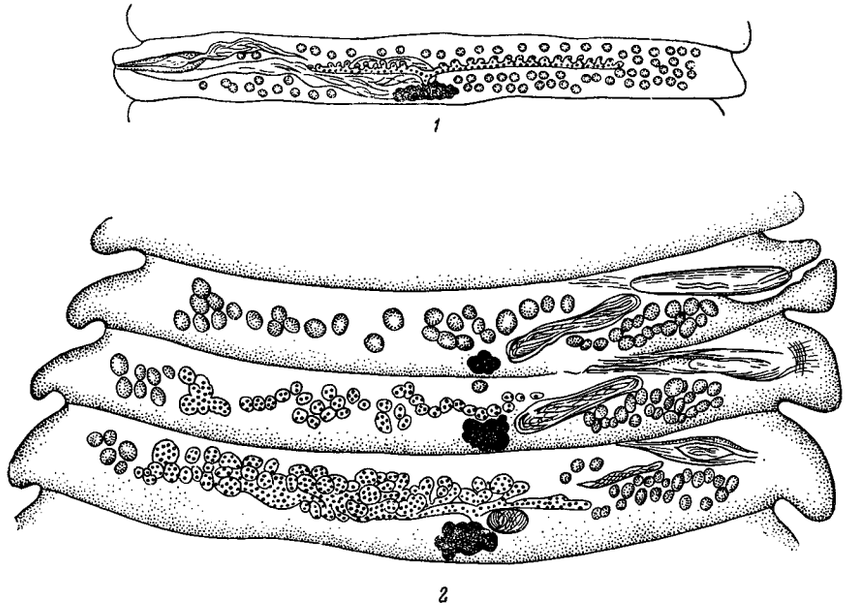
Это единственный вид рода *Anoplocephala*, паразитирующий у даманов.

Описание (по Бишоффу, 1912, 1913, и Бэру, 1927а, стр. 29). Длина тела от 25 до 90 мм, наибольшая ширина 9,5—12 мм. Присоски 0,3—0,4 мм в диаметре. Мускулатура сильно развита. Продольные волокна образуют крупные пучки, расположенные в два концентрических слоя. Экскреторная система типичного строения. Половые отверстия односторонни. Половые органы развиваются очень быстро: в 5-м сегменте видна лишь закладка половых желез в виде поперечного тяжа клеток, а в 11-м семеприемник уже наполнен спермой. Семенники функционируют в 12—14-м члениках, а в 15—17-м с развитием матки полностью исчезают. Мужские половые железы представлены многочисленными (около 200) семенниками, расположенными по всему сегменту в 1—2 слоя. Диаметр семенников 0,081 мм. Половая клоака располагается в средней трети бокового края члеников. Бурса цирруса 0,7—1,5 мм длины и 0,15 мм толщины, снабжена сильным мускулом-ретрактором. Циррус покрыт шипиками. Имеется крупный наружный семенной пузырек и небольшой внутренний. Яичник 3 мм ширины, почти целиком находится в поральной половине среднего поля. Вагина открывается позади и вентрально от бурсы цирруса. Она образует очень длинный семеприемник.

Молодая матка в виде поперечной трубки тянется позади яичника. Позднее она превращается в лопастный поперечный мешок, занимающий весь членик. Матка существует на протяжении десяти сегментов.

Многочисленные яйца 0,045 мм; грушевидный аппарат с рожками 0,014 мм длины. Размер онкосфер 0,009 мм.

Бишоф (1913) отмечает, что из 12 экземпляров один был совершенно стерилен, хотя, судя по размерам, был вполне взрослым, но еще не отделял последних члеников. У другого экземпляра стерильной оказалась передняя половина стробилы, дальше следуют 12 сегментов с зачатками



94. Anoplocephala spatula (Linstow, 1901)

1 — гермафродитный членик (по Бэру, 1927); *2* — горизонтальный срез гермафродитного участка стробилы (по Бишофу, 1913)

женских половых желез, но без семенников, с половыми протоками, но без половых отверстий. К таким аномальным примыкают сзади нормально развитые членики.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Bischoff, 1912, 1913; Janicki, 1910; Linstow, 1901.

Род II. *Aporina* Fuhrmann, 1902

Синоним: *Killigrewia* Meggitt, 1927.

Историческая справка Род *Aporina* установил Фурман (1902) для цестод попугая (*Aporina alba*). Его отличительные родовые особенности Фурман видел в отсутствии половых отверстий, которые в большинстве случаев очень рано облитерируются. Яницкий (1904) считает эти отличия недостаточными и сводит род *Aporina* Fuhrmann в синонимы рода *Bertiella*, который по ряду признаков, действительно, довольно близок к роду *Aporina*, но четко отличается положением семенников впереди матки и наличием грушевидного аппарата. В последующих работах (1908, 1932) Фурман продолжает отстаивать свои взгляды на самостоятельность рода *Aporina*.

В 1905 г. Линстов от птиц (*Harelda glacialis*) описал цестоду *Aporina borealis*, но Фурман совершенно справедливо перенес ее в род *Choanotaenia* (сем. *Dilepididae*).

В 1915 г. Скрябин пополнил состав рода новым видом *Aporina fuhrmanni* Skrjabin, 1915; Бэр в 1927 г. включил сюда еще один вид — *Taenia delafondi* Railliet, 1892, которая, за редким исключением, имеет хорошо выраженные половые поры. Тем не менее Бэр сохранил родовую самостоятельность *Aporina*.

В 1927 г. Меггит (Meggitt) установил род *Killigrewia*, но Фурман (1932) свел этот род в синонимы *Aporina*. В составе рода *Killigrewia* Меггит описал два вида цестод: *Killigrewia frivola* Meggitt, 1927 (тип рода *Killigrewia*), и *K. pamelae* Meggitt, 1927, которые оказались синонимами *Aporina delafondi*.

В 1935 г. Ямагути описывает еще два вида *Killigrewia*: *K. streptopeliae* и *K. oenopopeliae*. Оба вида мы переносим в род *Aporina*, причем *K. streptopeliae* впадает в синонимику с *Aporina delafondi* (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Диагноз рода *Aporina* (по Бэру, 1927, с нашим изменением). *Anoplocephalinae* средних размеров. Присоски без мышечных придатков. Краспедотные членики вытянуты в поперечном направлении. Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов. Вентральные сосуды соединяются в задней части каждого сегмента поперечным каналом, который может давать анастомозирующие ответвления.

Половой аппарат одинарный, половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Направление половых протоков чередуется. Многочисленные семенники располагаются в пределах среднего поля, справа и слева от женских половых желез, слегка смещенных в поральную сторону. Наружный и внутренний семенные пузырьки имеются. Вагина образует крупный семеприемник. Матка в виде поперечной трубки, которая может пересекать экскреторные сосуды с дорзальной стороны. В ходе развития она образует слепые отростки. Яйца без грушевидного аппарата.

Взрослые — в кишечнике птиц.

Типичный вид: *Aporina alba* Fuhrmann, 1902. К этому роду мы относим четыре вида паразитов птиц.

Определительная таблица видов рода *Aporina*

1 (2). Матка пересекает экскреторные сосуды и в боковых полях членика (латерально от экскреторных сосудов) образует по одному, направленному кпереди, крупному слепому отростку. Семенников около 140. Бурса цирруса 0,14 мм длины. Яичник целиком умещается в поральной половине сегмента. У попугаев Бразилии . . *Aporina alba* Fuhrmann, 1902 . . . . . стр. 220

2 (1). Матка не пересекает экскреторные сосуды, а если пересекает, то в боковых полях не образует длинного, направленного кпереди, дивертикула. Развитый яичник пересекает среднюю линию тела. Сочетание признаков иное . . . . . .

3 (4). Семенники весьма многочисленны (160—200), располагаются в две обособленные группы. В задних углах членика в кортикальной паренхиме имеются группы железистых клеток. Бурса цирруса 0,05 мм длины. Паразиты птиц Южной Америки . . . . . *Aporina fuhrmanni* Skrjabin, 1915 . . . . . стр. 223

4 (3). Семенников не более 120.

5 (6). Бурса цирруса 0,18 мм. Семенников 70—120. Паразиты голубиных птиц Восточного и Западного полушарий . . . . . *Aporina delafondi* (Railliet, 1892) Baer, 1927 . . . . . стр. 221

6 (5). Семенников около 50. Паразиты голубиных острова Тайвань . . . . . *Aporina oenopopeliae* (Yamaguti, 1905) n. comb. . . . . стр. 225

1. *Aporina alba* Fuhrmann, 1902

(рис. 95)

Хозяин: попугай *Pyrrhua* sp.

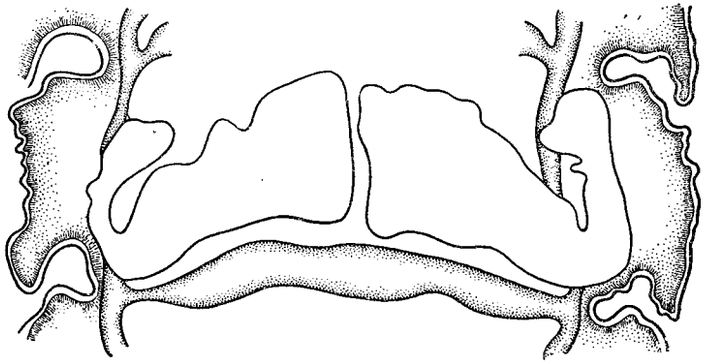
Место обнаружения: Бразилия.

Фурман при описании вида имел единственный экземпляр без сколекса, у которого половые поры в гермафродитных члениках отсутствовали, но оставалось сообщение между мужским и женским половыми протоками.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 38—39).

Длина тела без сколекса составляет 110 мм, ширина 4 мм.

Паренхимная мускулатура хорошо развита. Почти всю толщу кортикальной паренхимы заполняют многочисленные изолированные волокна без определенного порядка. Выделительная система образована четырьмя продольными сосудами, из которых широкие вентральные в задней части каждого членика соединены поперечным каналом.



95. Aporina alba Fuhrmann, 1902

Горизонтальный разрез зрелого членика (схематично) (по Бэру, 1927)

Половой аппарат одинарный. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов. В каждом членике имеется около 140 семенников, расположенных позади и по сторонам от женских половых желез и выходящих в стороны за линию экскреторных сосудов. Почти прямолинейный семепровод проникает в маленькую рудиментарную бурсу цирруса 0,14 мм длины, отверстие которой сообщается с отверстием вагины. Латеральный конец бурсы отстоит от края сегмента на 0,5 мм.

Женские половые железы располагаются в поральной половине членика. Своим медиальным краем лопастный яичник приближается к средней линии. Ширина яичника 1,2 мм. Также лопастный желточник лежит позади яичника. Вагина образует продолговатый семеприемник.

Молодая матка в виде поперечной трубки тянется во всю ширину сред него поля. Она пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны. От концов матки в боковых полях сегмента отходят вперед слепые отростки, по одному с каждой стороны, достигающие передней границы членика. При заполнении яйцами матка расширяется, за исключением того места, где в нее входит маточный проток. Овальные яйца 0,018 × 0,030 мм. Онкосферы 0,012 × 0,020 мм. Грушевидный аппарат отсутствует.

Литература: Baer, 1927a; Janicki, 1904; Travassos, 1930; Fuhrmann, 1902, 1932.

2. *Aporina delafondi* (Railliet, 1892) Baer, 1927

(рис. 96, 97)

Синонимы: *Taenia sphenocephala* Rudolphi, 1810, e. p.; *Taenia delafondi* Railliet, 1892; *Bertia delafondi* (Railliet, 1892) Fuhrmann, 1901; *Bertiella delafondi* (Railliet, 1892) Railliet et Henry, 1909; *Killigrewia pamelae* Meggitt, 1927; *Killigrewia frivola* Meggitt, 1927; *Killigrewia streptopeliae* Yamaguty, 1935.

Хозяева: голубиные — *Columba livia* L., *C. intermedia*, *C. oenas*, *Turturoena sharpi*, *Crossophthalmus gymnophthalmus*, *Ectopistes migratorius*, *Platycercus pennanti*, *Turtur auritus*, *Streptopelia turtur* L., *S. chinensis formosa*, *S. chinensis*, *S. dissumieri*, *S. orientalis*, *S. semitorcuata*, *T. senegalensis*, *Zenaidura macroura*.

Локализация: кишечник.

Географическое распространение: Европа, Азия, Африка и, возможно, Северная Америка.

Историческая справка. Вид установлен Райе в 1892 г. под именем *Taenia delafondi*.

Фурман в 1901 г. перевел его в род *Bertia*, переименованный впоследствии на *Bertiella*. Ж. Бэр, 1927а, нашел ему место в составе рода *Aporina* Fuhrmann, 1902, несмотря на наличие половых отверстий. Такое решение мы считаем правильным.

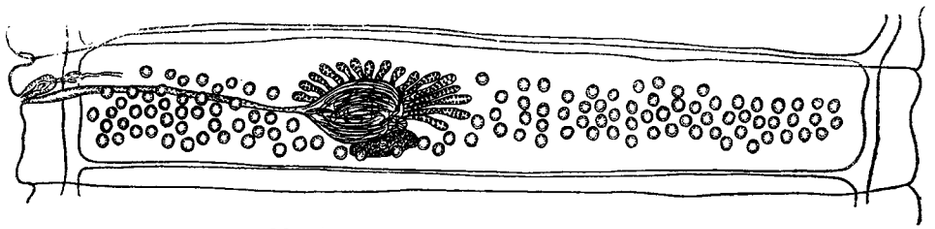
Фурман (1932) к числу синонимов *Aporina delafondi* относит также *Killigrewia pamelae* Meggitt, 1927, описанную от *Turturoena sharpi*, а Гудзон (Hudson, 1940) утверждает, что *Killigrewia frivola* Meggitt, 1927, также во всех деталях идентична *Aporina delafondi*. Кроме того, в список синонимов этого вида мы вносим еще *Killigrewia streptopeliae* Yamaguti, 1935.

В пределах вида по наличию — отсутствию железок на краях проглоттид можно выделить две формы: европейскую и американскую. За отсутствием натурального материала мы не можем детально исследовать этот признак и дать ему таксономическую оценку.

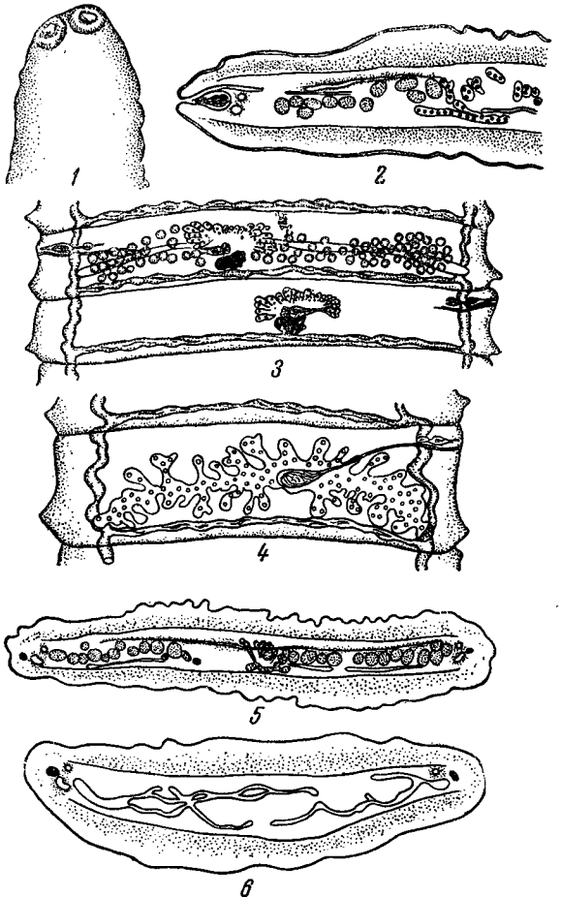
Описание европейской формы (по литературным данным). Длина тела 130—140 мм, максимальная ширина 5,0—5,5 мм. Сколекс 0,20—0,22 мм в диаметре на уровне присосок, расположенных попарно на его вентральной и дорзальной поверхности. Диаметр присосок 0,075—0,090 мм. Апикальная часть сколекса уплощена. Шейка очень короткая. Членики стробилы поперечно вытянуты, краспедотного типа. Развитые гермафродитные сегменты 0,52 мм длины и 3,66 мм ширины, зрелые 0,96—1,08 × 2,30—3,25 мм.

Продольная мускулатура образована множеством мелких пучков, заполняющих толщу кортикальной паренхимы и расположенных без определенного порядка. Диаметр пучков постепенно убывает к периферии. Поперечная мускулатура хорошо развита, но дорзо-вентральная слабая. Известковые тельца немногочисленны. Имеется две пары продольных экскреторных сосудов. Узкие дорзальные располагаются над широкими вентральными. В задней части каждого членика поперечные комиссуры вентральных стволов образуют сеть анастомозов.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия в передней трети бокового края члеников. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов. Многочисленные семенники в количестве от 70 до 120 располагаются в два слоя во всю ширину среднего поля, справа и слева от женских половых желез. По данным Ямагути (1935), поральная группа содержит 23—59, апоральная 29—62 семенника. Семепровод, волнообразно изгибаясь, следует вдоль дорзальной поверхности членика. Перед вхождением в бурсу цирруса он образует продолговатый или округлый



96. Aporina delafondi (Railliet, 1892).
Гермафродитный членик
(по Бэру, 1927)



97. Aporina delafondi (Railliet, 1892).

1 — сколекс с шейкой; *2* — поперечный срез поральной половины гермафродитного членика; *3* — гермафродитный членик; *4* — зрелый членик; *5* — поперечный разрез гермафродитного членика на уровне матки; *6* — то же на уровне поперечного канала, дающего анастомозирующие ответвления (по Ямагути, 1935)

наружный семенной пузырек 0,06—0,11 мм ширины, расположенный дорзально от экскреторных сосудов. Грушевидная бурса цирруса, 0,18—0,25 мм длины и 0,08—0,10 мм толщины, доходит или не доходит до поральных экскреторных сосудов. Она содержит семенной пузырек размером 0,35 × 0,18 мм и покрытый мелкими кутикулярными щетинками циррус.

Женские половые железы располагаются преимущественно в поральной половине членика. Яичник 1,10—1,25 мм ширины, состоит из цальцевидных долек, направленных главным образом дорзально. Апоральный конец яичника пересекает среднюю линию. Позади середины яичника лежит желточник размером 0,11—0,2 × 0,2—0,3 мм. Вагина в виде тонкой трубки тянется в поперечном направлении; у проксимального конца она образует грушевидный семеприемник 0,12—0,25 мм толщины. Яйцевод возникает от середины яичника и направляется дорзально, на слияние с протоком семеприемника. Канал оплодотворения поворачивает назад и проникает в тельце Мелиса, которое локализуется между яичником и желточником.

Молодая матка имеет вид простой, слегка изогнутой трубки, расположенной вентрально от семенников. Концы трубки, отклоняясь назад, достигают линии прохождения боковых выделительных сосудов. В ходе развития матка образует передние и задние выпячивания стенки, заполняемые яйцами. Яйца 0,030—0,042 мм в диаметре по длинной оси и 0,022—0,024 мм — по короткой, одеты тонкой наружной оболочкой. Толстая эмбриофора 0,021—0,027 × 0,018—0,020 мм. Эмбриональные крючья 0,010 мм.

Экземпляры, полученные при вскрытии *Columba livia* в Северной Америке, отличаются наличием особых железок на латеральных краях члеников, подобных таковым *Aporina fuhrmanni* Skrjabin. По Гуссей (Hussey, 1941), в задней части обоих боковых краев членика *A. delafondi* имеется небольшая ямка (0,028 мм глубины), куда открываются железистые клетки.

Не исключена возможность, что американская форма, обладающая описанными железами, является особым американским видом *Aporina*, попавшим к *Columba livia* от местных голубиных птиц.

Литература: Иваницкий, 1940; Скрябин, 1915, 1927; Baer, 1927; Baylis, 1928, 1928a; Cram, 1924; Fuhrmann, 1901, 1932; Grini, 1930; Harkema, 1942; Hudson, 1940; Hussey, 1941; Joyeux et Baer, 1936; Joyeux et Houdemer, 1927; Linstow, 1892, 1901, 1905; Lopez-Neyra, 1944; Meggitt, 1927; Railliet, 1892, 1916; Railliet et Henry, 1909; Roberts, 1934; Rudolphi, 1810; Tubangui et Masilungan, 1937; Wetzel, 1934; Wolffhügel, 1904. Yamaguti, 1935.

3. *Aporina fuhrmanni* Skrjabin, 1915

(рис. 98)

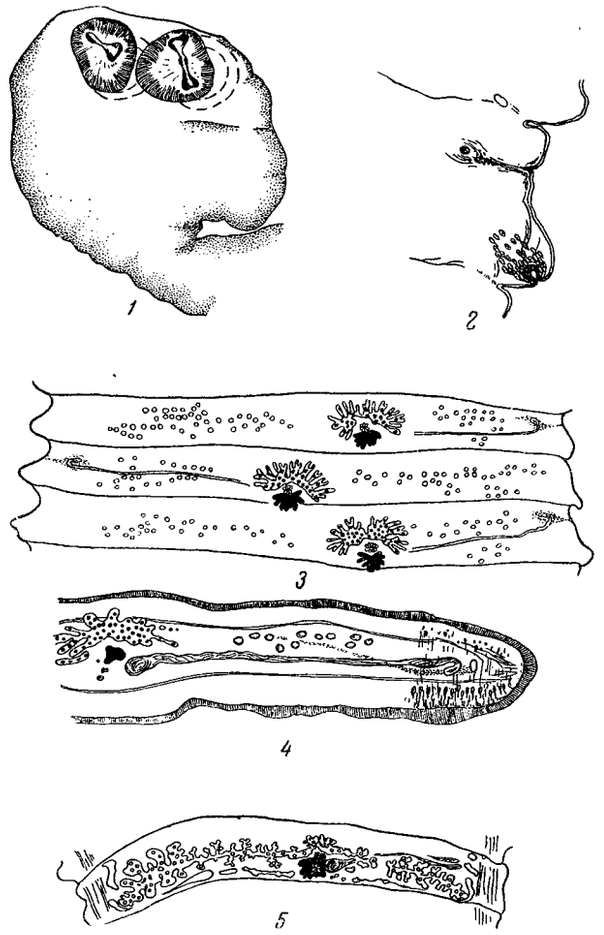
Хозяин: птица неизвестного систематического положения.
Место обнаружения: Восточная Боливия.

К. И. Скрябин (1915) имел в своем распоряжении один экземпляр этого вида цепней, который на заднем поральном углу краспедотных члеников имеет комплекс железок, напоминающих межпроглоттидные железы.

Описание (по Скрябину, 1915, стр. 61—64). Длина 75 мм, ширина 6 мм. Округлый относительно маленький сколекс 0,27 мм ширины. Диаметр присосок 0,1 мм. Проглоттиды вытянуты в ширину и очень быстро достигают максимального диаметра. Мускулатура стробилы довольно сильно развита, состоит из одного поперечного и нескольких продольных нечетко

разграниченных слоев. Экскреторная система слагается из четырех продольных сосудов, из которых вентральные образуют поперечные анастомозы.

Половой аппарат одинарный. Половые поры неправильно чередуются. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных каналов. Многочисленные семенники 0,05—0,06 мм в диаметре образуют две обособленные группы по сторонам от женских половых желез. Они располагаются



98. Aporina fuhrmanni Skrjabin, 1915

1 — сколекс; *2* — разрез членика с особыми железами в корковой паренхиме; *3* — группа гермафродитных члеников; *4* — поперечный разрез гермафродитного членика; *5* — зрелый членик (по Скрябину, 1915)

во всю ширину среднего поля и на поперечном срезе залегают в 2—3 слоя. Поральная группа менее многочисленна, чем апоральная. Общее количество семенников составляет 160—200. Семепровод переходит в маленькую рудиментарную бурсу цирруса 0,05 мм длины, открывающуюся очень узкой порой в рудиментарную половую клоаку, расположенную в передней половине латерального края членика. В развитых гермафродитных

члениках половой атриум полностью атрофируется, но бурса цирруса сообщается с вагиной в толще паренхимы на расстоянии 0,3 мм от бокового края. Начальная часть семепровода залегает вентрально от вагины, затем протоки перекрещиваются и отверстие бурсы цирруса локализуется дорзально от вульвы.

Женские половые железы отчетливо сдвинуты в поральную сторону. Глубоко рассеченный яичник 0,85—0,90 мм ширины, достигает средней линии. Также лопастный желточник 0,34 мм в поперечнике. Вагина образует семеприемник 1,445 мм длины. Развитая матка представляет поперечный мешок с ветвящимися дивертикулами, направленными вперед и назад. Она вытянута во всю ширину среднего поля. Отростки матки достигают наибольшего развития в боковых отделах. Округлые яйца 0,026 мм в диаметре.

У задней границы зрелых проглоттид паренхиматозная ткань принимает вакуолизированный характер, что облегчает отторжение последних члеников.

В заднем поральном углу сегментов располагаются особые железки, открывающиеся в небольшой мешочек. По мнению Скрябина, эти железки гомологичны межпроглоттидным железам мониезий.

Литература: Скрябин (Skrjabin, 1915); Baer, 1927a; Fuhrmann, 1932.

4. *Aporina oenopopeliae* (Yamaguti, 1935) n. comb.

(рис. 99)

Синоним: *Killigrewia oenopopeliae* Yamaguti, 1935.

Хозяин: *Oenopopelia tranquebarica humilis.*

Локализация: тонкий кишечник.

Место обнаружения: остров Тайван.

Историческая справка. *A. oenopopeliae* была описана Ямагути (Yamaguti, 1935), который отнес ее к роду *Killigrewia* Meggitt, 1927, несмотря на то что Фурман еще в 1932 г. установил идентичность рода *Killigrewia* и рода *Aporina*.

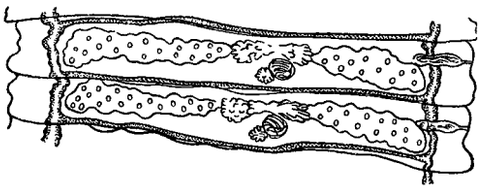
Мы относим вид Ямагути к роду *Aporina*. При этом выявляется близкое сходство между названным видом и *Aporina delafondi*, которая отличается вдвое бо́льшим количеством семенников.

Описание (по Ямагути, 1935, стр. 196—197). Длина тела типичного экземпляра 50 мм, наибольшая ширина 4 мм. Ширина стробилы быстро убывает кпереди. Сколекс 0,15 мм в диаметре, несет четыре присоски 0,078 мм, расположенные попарно, на вентральной и дорзальной поверхностях сколекса. Короткая шейка 0,11 мм ширины. Членики стробилы краспедотного типа вытянуты в поперечном направлении. Размер последних проглоттид 0,37—0,56 × 4,0 мм. Паренхимная мускулатура хорошо развита. Толстый слой продольной мускулатуры, состоящей из тонких пучков, занимает бо́льшую часть кортикальной паренхимы. Латеральные экскреторные сосуды и нервы проходят близко к боковому краю стробилы. Вентральные экскреторные сосуды образуют хорошо выраженные поперечные анастомозы.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются в передней части бокового края члеников. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов. Около 50 округлых и овальных семенников 0,070—0,100 мм в диаметре располагаются в две обособленные группы по бокам от женских половых желез. В поральной группе насчитывают около 20, в апоральной около 30 семенников. Отдельные семенники

налегают сверху на боковые части яичника. Удлиненно-грушевидная бурса цирруса 0,23—0,25 × 0,050—0,075 мм, достигает линии вентрального выделительного сосуда. В проксимальной части она содержит внутренний семенной пузырек, а в дистальной — покрытый кутикулярными щетинками циррус. Имеется овальный наружный семенной пузырек 0,075 × 0,050 мм.

Женские половые железы несколько сдвинуты в поральную сторону. Многолопастный двукрылый яичник 0,28 мм длины, 0,83 мм и более ширины. Бугристый желточник 0,28 мм ширины, локализуется позади и дорзально от мостика яичника. Вагина образует объемистый семеприемник 0,2—0,3 мм в диаметре. В дистальной части стенка вагины выстлана изнутри нежными ресничками. Толщина вагины в этом участке 0,03—0,05 мм. Вульва открывается постерио-вентрально от бурсы цирруса.



99. Aporina oenopopeliae (Yamaguti, 1935) n. comb. Членики с развивающейся маткой (по Ямагути, 1935)

Молодая матка имеет вид простой поперечной трубки. Позднее на ее передней и задней стенках формируются многочисленные дивертикулы, между которыми тянутся сильные дорзо-вентральные мышечные волокна. За линию экскреторных сосудов в боковые участки сегмента матка не заходит. Яйца 0,051 — 0,057 × 0,039—0,042 мм. Наружная оболочка яйца тонкая. Эмбриофора продолговато-овальной формы 0,039—0,044 × 0,027 — 0,033 мм. Размер самой личинки — онкосферы составляет 0,030—0,033 × 0,019—0,025 мм. Эмбриональные крючья 0,010—0,012 мм длины.

Литература: Yamaguti, 1935.

5. *Aporina* sp. Skrjabin, 1927.

Хозяин: *Columba livia dom.*
Место обнаружения: Ташкент.
Описание: Отсутствует.
Литература: Скрябин, 1927.

Род III. *Bertiella* Stiles et Hassall, 1902

Синонимы: *Bertia* Blanchard, 1891; *Prototaenia* Baer, 1927.

Ревизия рода *Bertiella*

Этот род цепней млекопитающих установил Бланшар (1891) и присвоил ему название *Bertia*. Стайлс и Гэссел (Stiles et Hassall, 1902) отбросили его родовое имя, как nomen praeoccupatum и заменили другим, похожим именем — *Bertiella*, которое сохранилось до настоящего времени.

Состав рода *Bertiella* на протяжении 60 лет непрерывно менялся. Бланшар различал в нем два вида: *Bertia studeri* Blanchard, 1891, и *B. satyri* Blanchard, 1891, оказавшиеся синонимами.

Мейнер (Meyner, 1895) описал еще два вида паразитов обезьян: *Bertia conferta* и *Bertia mucronata*, из которых самостоятельное значение сохранил лишь последний.

В последующие годы было описано еще около двух десятков видов этого рода от различных групп млекопитающих.

Бэр (1927а) оставил в составе рода *Bertiella* только два вида — паразитов обезьян, а гельминтов сумчатых и перстокрылов выделил в особый род *Prototaenia*. Отличительными признаками последнего Бэр считает более сильное развитие бурсы цирруса и паренхимной мускулатуры, положение дорзальных выделительных сосудов кнутри от вентральных и выхождение матки за линию экскреторных стволов. Эти признаки строения аноплоцефалид имеют видовое значение, поэтому Бэйлис (1934), затем Саутвел и Лейк (Southwell et Lake, 1939) пришли к выводу, что *Prototaenia* Baer, 1927, является синонимом рода *Bertiella* Stiles et Hassall, 1902. Однако иностранные авторы до сего времени продолжают пользоваться системой Бэра.

В настоящей работе мы рассматриваем *Prototaenia* в числе синонимов рода *Bertiella*, считая доводы Бэра недостаточными. В самом деле: 1) среди видов рода *Bertiella* от обезьян также существуют формы, например *B. hamadryadis*, у которых бурса цирруса пересекает экскреторные сосуды и вдается в среднее поле на половину своей длины; 2) у *B. hamadryadis*, как и у типичных *Prototaenia*, матка выходит в стороны за линии экскреторных сосудов; правда, она пересекает сосуды не с вентральной, как это значится в диагнозе *Prototaenia*, а с дорзальной стороны, но у цестод сумчатых и грызунов — *B. kapul* и *B. anapolytica* — матка также пересекает их выделительные сосуды с дорзальной стороны; 3) летающий маки, подверженный (по Бэру, 1927) заражению «*Prototaenia*» *elongata* и «*Prototaenia*» *plastica*, в филогенетическом отношении несравненно ближе стоит к обезьянам, нежели к сумчатым, поэтому экологический критерий, положенный в основу разграничения этих двух родов, не имеет под собой реальной почвы.

С другой стороны, Станкэрд (Stunkard, 1940) полагает, что *Bertiella fallax* Meggitt, 1927, которая инвазирует капуцина, хотя и представляет собой паразита обезьян, но, в связи с отсутствием грушевидного аппарата, иным положением гонад, должна быть выделена из рода *Bertiella*. Станкэрд указывает на сходство *B. fallax* с *Oochoristica megastoma* (Diesing, 1850), однако вопрос о систематическом положении *B. fallax* оставляет открытым.

Несмотря на то, что описание *B. fallax*, опубликованное Меггитом, весьма поверхностно, по строению половых путей, изображенных на рисунке, в лице *Bertiella fallax* Meggitt, 1927, можно видеть представителя подсем. *Linstowiinae*. К этому следует добавить, что широконосые обезьяны рода *Cebus* очень часто являются хозяевами для цестод рода *Mathevotaenia* (подсем. *Linstowiinae*). Учитывая морфологическое сходство, подкрепляемое данными зоогеографии, мы сносим *Bertiella fallax* в синонимы *Mathevotaenia megastoma* (Diesing, 1850) n. comb.

Слияние рода *Bertiella* с *Prototaenia* требует изменения его диагноза.

Мы предлагаем следующий диагноз рода *Bertiella*. *Anoplocephalinae* средних или крупных размеров. Невооруженный сколекс снабжен четырьмя мускулистыми присосками, расположенными на своеобразных разращениях сколекса, принимающих в ряде случаев стебельчатый характер. Стробила плотная, широкая, состоит из многочисленных краспедотных сегментов, вытянутых в поперечном направлении. Мускулатура стробилы хорошо развита. Продольная мускулатура обычно образует два концентрических слоя пучков. Экскреторная система представлена двумя парами продольных стволов, из которых вентральные соединены в задней части каждого членика поперечным анастомозом.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия чередуются. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва.

Семенники многочисленны, располагаются в передней части среднего поля членика. Женские половые железы дольчатого строения и залегают в поральной половине сегмента. Вагина открывается позади бурсы цирруса; она образует объемистый семеприемник. Молодая матка имеет вид поперечной трубки, пересекающей или не пересекающей экскреторные сосуды. Позднее она принимает форму лопастного мешка. Яйца с грушевидным аппаратом.

Взрослые — у млекопитающих (*Marsupialia, Insectivora, Dermoptera, Rodentia, Primates*), изредка — у человека.

Типичный вид: *Bertiella studeri* (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

В составе рода *Bertiella* мы насчитываем 17 видов.

Определительная таблица видов рода *Bertiella*

1 (2). Порально от яичника семенники отсутствуют. Длина тела 45 мм, ширина 14 мм. Число семенников 35—45. Бурса цирруса 1,2 мм длины. Апоральный край яичника не достигает средней линии тела. У шерстокрыла Филиппин . . . . . *Bertiella cynocephali*, sp. nov . . . . . стр. 238

2 (1). Порально от яичника имеется некоторое количество семенников. Сочетание признаков иное.

3 (4). Апорально от женских половых желез семенники залегают во всю длину среднего поля, семенники поральной группы лежат позади яичника и половых протоков. Паразиты гамадрила . . . . . *Bertiella hamadryadis* Pierantoni, 1928 . . . . . стр 243

4 (3). Семенники располагаются у передней границы членика, преимущественно впереди от матки и половых протоков; если же они распространяются во всю длину среднего поля, то отсутствуют позади вагины.

5 (8). Матка на стадии поперечной трубки не пересекает экскреторных сосудов.

6 (7). Паразиты широконосых обезьян Южной Америки . . . . . *Bertiella mucronata* (Meyner, 1895) Stiles et Hassall, 1902 . . . . стр. 246

7 (6). Паразиты человека и узконосых обезьян Старого Света . . . . . *Bertiella studeri* (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902 . . . . стр. 229

8 (5). Концы маточной трубки пересекают экскреторные сосуды.

9 (12). Концы маточной трубки пересекают экскреторные сосуды с дорзальной стороны.

10 (11). Число семенников 50—60. Бурса цирруса 0,50—0,65 мм, пересекает экскреторные сосуды и далеко вдается в среднее поле. Яичник лежит в поральной половине членика, но в развитом состоянии пересекает среднюю линию тела. У крыс Филиппин . . . . . *Bertiella anapolytica* Baylis, 1934. . . . . стр. 235

11 (10). Число семенников 85—100. Бурса цирруса 0,6—0,9 мм налегает на вентральный экскреторный сосуд, но не вдается в среднее поле членика. Яичник пересекает среднюю линию тела, но смещен несколько в поральную сторону. Паразиты сумчатых Адмиралтейских островов . . . . . *Bertiella kapul* Baylis, 1934. . . . . стр. 245

12 (9). Матка пересекает экскреторные сосуды с вентральной стороны.

13 (22). Присоски расположены на выступах сколекса, носящих стебельчатый характер.

14 (15). Длина тела менее 100 мм. Число семенников 45—55. Бурса цирруса 0,4 мм длины, пересекает порально экскреторные сосуды. Яйца 0,025 мм, онкосферы 0,007 мм в диаметре. У сумчатых Австралии . . . . . *Bertiella undulata* Nybelin, 1917 . . . . . стр. 253

15 (14). Длина тела более 300 мм.

16 (17). Бурса цирруса очень крупная, 0,9 мм длины, снабжена сильным мускулом ретрактором. Ширина сколекса 0,7 мм. У сумчатых острова Целебес . . . . *Bertiella edulis* (Zschokke, 1899) Stiles et Hassall, 1902 . . . . . стр. 239

17 (16). Бурса цирруса меньших размеров, ретрактор бурсы развит слабо или отсутствует.

18 (19). Семеприемник плохо выражен. Сколекс 1,4 мм в диаметре. Бурса цирруса 0,44×0,07 мм. У сумчатых Австралии . . . . . *Bertiella obesa* (Zschokke, 1898) Stiles et Hassall, 1902 . . . . . стр. 246

19 (18). Семеприемник сильно развит.

20 (21). Семенников 35—32. Паразиты летающего маки (*Galeopithcus volans* L.) Филиппин . . . . . *Bertiella boholensis* sp. nov. . . . . стр. 236

21 (20). Семенников 70—90. Паразиты летающего маки *(Galeopithecus temminckі)* Зондских островов . . . . . *Bertiella elongata* (Bourquin, 1905) . . . . . стр. 239

22 (13). Присоски сидячие (без стебельков).

23 (26). Семенников не более 50.

24 (25). Семенников 23—27. Бурса цирруса 0,26—0,33 мм длины и 0,07 мм толщины. У сумчатых Австралии . . . . . *Bertiella pellucida* Nybelin, 1917 . . . . . стр. 248

25 (24). Семенников 30—40. Грушевидная бурса цирруса 0,5 мм длины. У сумчатых острова Целебес . . . . . *Bertiella sarasinorum* (Zschokke, 1899) Stiles et Hassall, 1902 . . . стр. 253

26 (23). Семенников более 60.

27 (28). Семенников 60—70. Длина тела 190—260 мм. Бурса цирруса 0,4×0,05 мм. У сумчатых Австралии. . . . . *Bertiella pseudochiri* Nybelin, 1917 . . . . . стр. 252

28 (27). Семенников более 100.

29 (30). Длина тела менее 100 мм. Бурса цирруса 0,72 мм длины и 0,08 мм толщины. Яичник в поральной половине членика. Яйца 0,027 мм, онкосферы 0,007—0,10 мм в диаметре. У летающего маки — *Galeopithecus temminckі* . . . . *Bertiella plastica* (Sluiter, 1896) Stiles et Hassall, 1902 . . . . . стр. 249

30 (29). Длина тела более 100 мм.

31 (32). Бурса цирруса 0,41 мм длины, не достигает линии экскреторных сосудов. Семеприемник отсутствует, заменен извилинами вагины. Яйца около 0,020 мм в диаметре. У сумчатых Новой Гвинеи . . . . . *Bertiella rigida* (Janicki, 1906) Stiles et Hassall, 1902 . . . . . стр. 252

32 (31). Бурса цирруса 0,93—1,36 мм длины, налегает дном своим на экскреторный сосуд. Вагина образует огромный семеприемник. У сумчатых Австралии. . . . *Bertiella aberrata* Nybelin, 1917 . . . . . стр. 234

1. *Bertiella studeri* (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902

(рис. 43, 83, 100, 101, 102)

Синонимы: *Bertia studeri* Blanchard, 1891; *Bertia satyri* Blanchard, 1891; *Taenia (Bertia) conferta* Meyner, 1895; *Taenia studeri* (Blanchard, 1891) Braun, 1896; *Taenia satyri* (Blanchard, 1891) Braun, 1896; *Bertiella satyri* (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902; *Bertiella conferta* (Meyner, 1895) Stiles et Hassall, 1902; *Bertia polyorchis* v. Linstow, 1905; *Bertiella cercopitheci* Beddard, 1911.

Дефинитивные хозяева: человек — *Homo sapiens* L., оранг-утан — *Simia satyrus* (L.), шимпанзе — *Anthropopithecus troglodytes* (L.), гиббон — *Hylobates hoolock* Herlan и различные собакоголовые обезьяны — *Cercopithecus pygerythrus* Cuv., *C. schmidti* Matschie, *C. neglectus, C. fuliginosus* (Geoffr.), *Macacus rhesus*, (L.), *Hamadryas hamadryas* L. *Cynomolgus cynomolgus, C. irus* L., *C. sinicus.*

Промежуточные хозяева: панцырные клещи надсем. *Oribatoidea (Scheloribates laevigats* и, вероятно, некоторые другие).

Географическое распространение: Африка, Южная Азия, Филиппины, остров Маврикия.

Историческая справка. История изучения этого паразита человека и обезьян необычайно сложна и запутана. Первым его обнаружил Студер (Studer, 1880) у шимпанзе и описал находку без определения видовой принадлежности.

Бланшар (1891) присвоил гельминту видовое имя *Bertia studeri* Blanchard, 1891. Одновременно он описал от оранга под именем *Bertia satyri* близкую форму цепней, которая считается теперь синонимом *B. studeri.* В 1905 г. Линстов установил еще один вид — *Bertiella polyorchis* от макака Индии, также попадающий в синонимы *B. studeri* Blanchard, 1891.

Беддар (1911) в кишечнике обезьяны *Cercopithecus callithrichus,* умершей в неволе в Лондонском зоологическом саду, нашел два экземпляра цестод рода *Bertiella* и описал под именем *B. cercopitheci* Beddard, 1911.

Чендлер (Chandler, 1925) в определительной таблице перечисляет уже шесть видов берциелл от приматов, из которых Бэр (1927а) считает законными только два: *B. studeri* и *B. mucronata*, а остальные виды помещает в списке синонимов *B. studeri*.

Меггит (1927) *B. mucronata* и *B. cercopitheci* считает идентичными. Поскольку *B. cercopitheci* Бэр (1927а) указывает в синонимах *B. studeri*, возникает также вопрос об идентичности *B. studeri* и *B. mucronata*.

Мы сравнили двенадцать различных описаний *B. studeri* как между собою, так и с описанием *B. mucronata*. При этом установлено, что все описанные экземпляры *B. studeri*, полученные из различных источников, по анатомическим признакам существенно отличаются друг от друга. Эти отличия подчас превосходят различия, существующие между типичными представителями основных видов этой группы —*B. studeri* и *B. mucronata* (рис. 100—102).

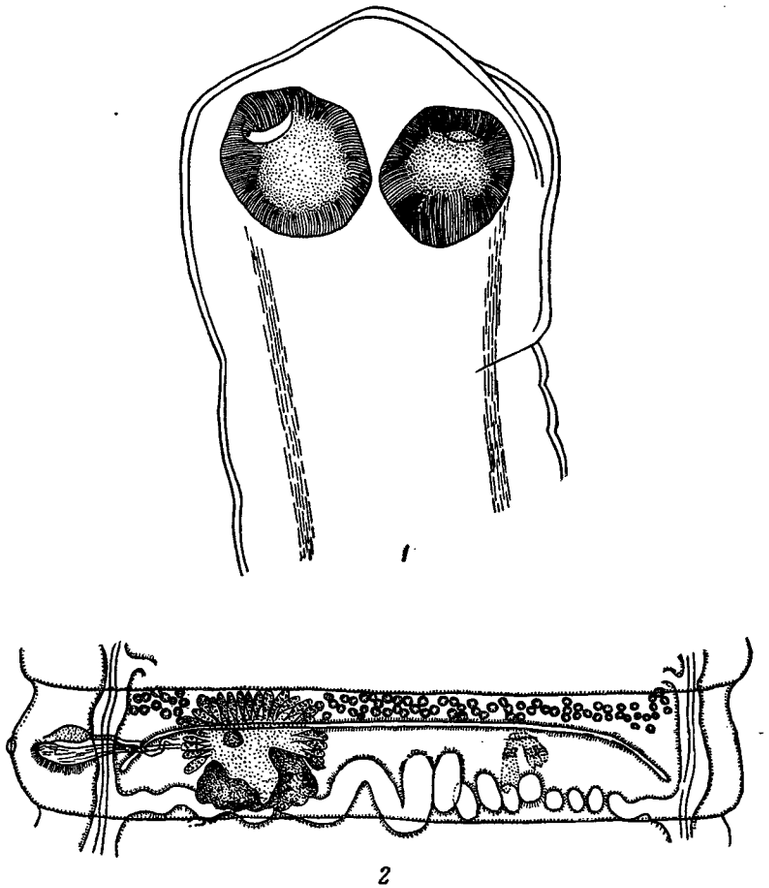
Таким образом, решить вопрос о видовой самостоятельности *B. mucronata* на основании данных анатомии и морфологии в настоящее время не представляется возможным. В этом отношении, поскольку промежуточный хозяин уже известен, опыты перекрестного заражения весьма желательны и технически выполнимы.

За неимением экспериментальных данных в настоящей работе под именем *Bertiella studeri* мы разумеем гельминтов узконосых обезьян и человека Старого Света. Цестод широконосых обезьян Южной Америки, в соответствии со взглядами Бэра (1927), мы причисляем к виду *Bertiella mucronata*, однако видовую принадлежность экземпляров, которые описала Крэм (Cram, 1928), от шимпанзе и человека с острова Куба, поскольку источник заражения еще не выявлен, оставляем под вопросом. Эти экземпляры Крэм обнаружила одновременно у трех молодых шимпанзе, привезенных на Кубу в разное время с трех различных участков африканского континента, а также у их наблюдателя, прибывшего на остров из Астурии, где берциеллез не зарегистрирован. В связи с этим Крэм предполагает, что перечисленные хозяева заражались берциеллезом в период пребывания на острове Куба. Мы согласны с нею в том отношении, что служитель-испанец, а также некоторые из шимпанзе могли получить заражение в период пребывания на острове Куба, тем более что он длился от 4 до 8 лет, но считаем весьма вероятным, что инвазионное начало было завезено из Африки с какой-либо из обезьян.

Ниже мы приводим описание *Bertiella studeri* по Станкэрду (1940, стр. 314—315). Станкэрд изучил три экземпляра половозрелых цестод *Macacus rhesus* (хозяева были привезены в Германию из Индии).

Описание вида по литературным данным. Длина тела 150—450 мм, ширина достигает 6—15 мм. Адамс и Уэбб (Adams et Webb, 1933) описывают *B. studeri* из кишечника человека 700 мм длины, а Бэр (1927а) отмечает случай нахождения у шимпанзе цестоды в 800 мм. Слегка уплощенный сколекс 0,48—0,62 мм в диаметре. Присоски 0,18—0,19 мм ширины. Длина шейки около 0,5 мм. Стробила плоская, широкая, слагается из 400 сегментов, сильно вытянутых в поперечном направлении. Мускулатура стробилы хорошо развита. Продольные мышечные волокна образуют пучки, проявляющие тенденцию располагаться в два слоя. Число волокон в отдельных пучках колеблется от 2 до 60. Между пучками встречаются одиночные мышечные волокна. Кортикальная паренхима, по мере приближения к передней границе члеников, постепенно убывает до тонкой прослойки ткани; наоборот, в средней части сегмента она по толщине равна слою медуллярной паренхимы. Во всех частях стробилы хорошо заметны две пары продольных выделительных сосудов. Вентральные

стволы в задней части каждого членика соединены широким поперечным анастомозом, который выпрямляется при сокращении стробилы и сильно изгибается при вытяжении члеников. Дорзальные сосуды лежат прямо дорзально от вентральных. Стенка крупных экскреторных сосудов содержит продольную и кольцевую мускулатуру.

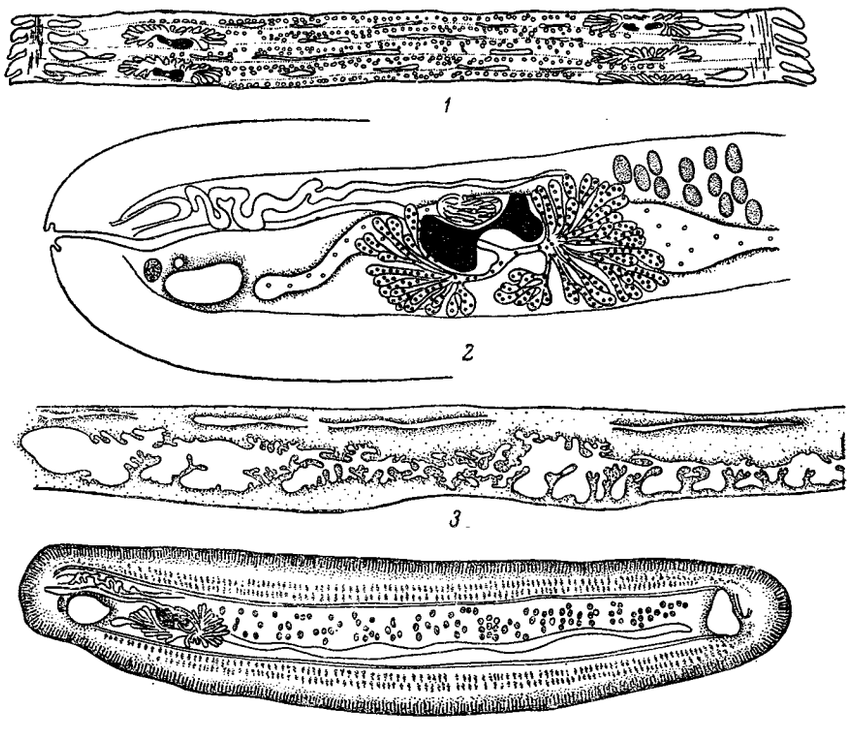


100. Bertiella studeri (Blanchard, 1891)
1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик с недоразвитым вторым яичником (по Станкэрду, 1940)

Половой аппарат одинарный. Женские половые железы целиком укладываются в поральной половине членика, но в большинстве сегментов имеется второй рудиментарный яичник, залегающий симметрично в апоральной половине среднего поля. В этом случае половые протоки остаются неизменно односторонними. Добавочные женские половые железы не имеют половых протоков и не участвуют в процессе воспроизведения потомства.

Половые отверстия неправильно чередуются, причем более двух последовательно расположенных отверстий на одной стороне стробилы обычно не бывает. Половая клоака располагается в середине бокового края члеников. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов, при этом сумка цирруса находится впереди и дорзально от вагины.

В каждом членике имеется около 250 семенников, расположенных непрерывной полосой близ дорзальной стенки членика в передней части среднего поля. Они образуют до шести слоев как в продольном, так и в вертикальном направлении. Диаметр семенников от 0,036 до 0,096 мм. Подобно экскреторным каналам, семепровод, в зависимости от сокращения мускулатуры членика, извивается или идет прямолинейно. Стенка семепровода имеет собственную мускулатуру. Овальная или цилиндрическая бурса цирруса 0,3—0,5 мм длины достигает линии экскреторных сосудов. Имеется внутренний семенной пузырек диаметром 0,10—0,15 мм.



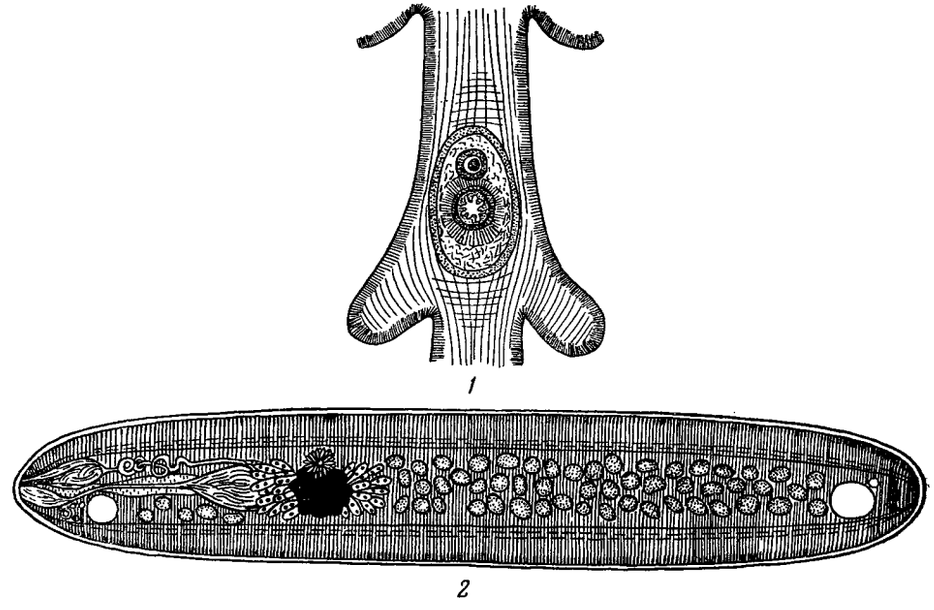
101. Bertiella studeri (Blanchard, 1891)

1 — горизонтальный разрез группы гермафродитных члеников; *2* — поперечный разрез поральной части гермафролитного членика с трубчатой маткой; *3* — разрез участка зрелого членика с маткой, образовавшей многочисленные карманы; *4* — поперечный разрез гермафродитного членика на уровне матки (по Буркену, 1905)

Яичник закладывается как двукрылое образование; впоследствии крылья сливаются. В зрелом состоянии яичник представлен массой булавовидных долей, отходящих от центральной компактной части органа. Ширина яичника 0,5—0,9 мм. От каждого крыла дорзально и назад отходит короткий проток, вливающийся в непарный яйцевод, который вскоре сливается с протоком семеприемника. Желточник первоначально состоит из двух отдельных долей. Доли позднее сливаются, образуя С-образную фигуру, в вогнутой части которой располагается тельце Мелиса. От каждой доли отходит выводной канал. При слиянии последних возникает короткий проток желточника, открывающийся в канал оплодотворения, когда тот проходит над желточником. Отсюда общий проток направляется дорзально и вперед, на слияние с маткой. Стенка протока семеприемника

и яйцевода изнутри выстлана цилиндрическим эпителием; матка и маточный проток имеют плоский эпителий. Дистальная (копулятивная) часть вагины длиною 0,4—0,6 мм расширена и окружена толстым слоем железистых клеток. Средний (проводящий) участок вагины представляет узкую трубку, выстланную низким эпителием. Овальный семеприемник имеет размеры 0,3 × 0,2 мм.

Молодая матка в виде тонкой трубки тянется поперек всего среднего поля членика, но не выходит за линии экскреторных каналов. Позднее она образует передние и задние карманы, занимающие бо́льшую часть

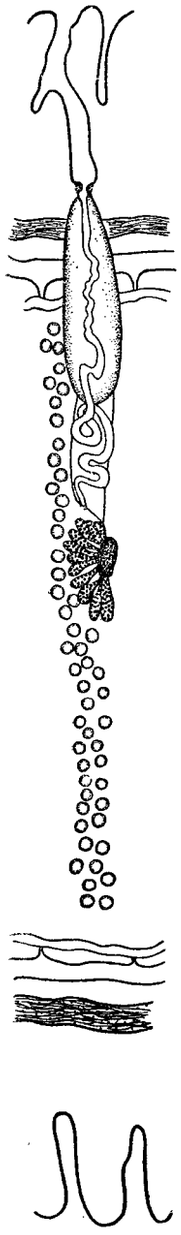


102. Bertiella studeri (Blanchard, 1891)

1 — сагиттальный разрез членика через копулятивный аппарат; *2* — поперечный разрез гермафродитного членика через половые железы и копулятивный аппарат (по Линстову, 1905)

членика. При созревании паренхима в боковых частях сегмента резорбируется и матка постепенно подходит под самую кутикулу. В конечном итоге, с одной или с обеих сторон стенка членика прорывается с образованием маточной поры. Наличие каких-либо специальных маточных каналов не установлено. При сокращении мускулатуры членика яйца выдавливаются через поры в виде шнура, проклеенного маточной жидкостью. Из 200 изученных онкосфер двенадцать обладали двенадцатью крючьями (4 + 4 + 4), три онкосферы — девятью (3 + 3 + 3) и одна — восемью крючьями (3 + 2 + 3); остальные были нормальны. Диаметр свеже выделенных яиц 0,04—0,06 мм. Наружная оболочка яйца прозрачная, 0,006—0,007 мм толщины. Под нею располагается белковая масса, окружающая грушевидный аппарат. Последний 0,027—0,035 мм длины и 0,020—0,021 мм ширины. Рожки грушевидного аппарата продолжаются в филаменты, достигающие наружной оболочки яйца. Стенка капсулы грушевидного аппарата утолщается по направлению к основанию рожек.

Литература: Adams, 1935; Adams et Webb, 1933; Afrioa et Garcia, 1935; Baer, 1927a; Beddard, 1911; Blanchard,1891; Braun, 1896, Bonne; 1910; Bourquin, 1905; Chandler, 1925; Cohn, 1906; Cram, 1928; Gottheil, 1887; Gradwohl, 1943; Houdemer, 1925; Joyeux et Baer, 1928; Joyeux et Dolffus, 1931; Joyeux et Houdemer, 1928; Leiper, 1911; Linstow, 1905; Maplestone, 1930; Maplestone et Riddle, 1936; Meggitt, 1927; Meiner, 1895; Neveu-Lemaire, 1936; Roy, 1938; Sharma, 1930; Southwell et Lake, 1939; Stiles et Hassall, 1902, 1929; Stiles et Stanley, 1932; Studer, 1879, 1880; Stunkard, 1940, 1940a; Zschokke, 1897.



103. Bertiella aberrata Nybelin, 1917. Гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

2. *Bertiella aberrata* Nybelin, 1917

(рис. 103)

Синоним: *Prototaenia aberrata* (Nybelin, 1917) Baer, 1927.

Хозяин: сумчатые — *Pseudochirus herbetensis* Collett.

Место обнаружения: Австралия.

Этот паразит сумчатых был описан Нибелином как представитель рода *Bertiella*. В 1927 г. Бэр переносит его в род *Prototaenia* Baer, 1927a. Мы считаем это неправильным и восстанавливаем первоначальное положение вида в системе.

Описание (по Бэру, 1927a, 102—103). Длина 150 мм, наибольшая ширина 8,5 мм. Сколекс 0,66 мм ширины несет четыре овальные присоски размером 0,36 × 0,25 мм.

Мускулатура стробилы мощно развита. Продольная мускулатура образует два концентрических слоя, состоящих из крупных пучков, включающих по 60—80 волокон в каждом. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура также сильно развита.

Этот вид отличается очень глубокой половой клоакой, снабженной мускулом-сфинктером, способным совершенно замыкать ее входное отверстие. Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются в середине латерального края членика. Очень мускулистая бурса цирруса имеет 0,95—1,36 мм длины и 0,20—0,23 мм толщины. Она больше чем на половину заходит за линию экскреторных сосудов в среднее поле членика. Имеется сильный мускул-ретрактор бурсы, включающийся в слой поперечной мускулатуры тела. Циррус 0,5 мм длины покрыт многочисленными шипиками. Семепровод вне бурсы цирруса сильно расширен. В каждом членике насчитывают 120—160 семенников, расположенных в 2—3 слоя в передней части сегмента.

Вагина открывается позади и вентрально от бурсы цирруса. После оплодотворения вагина атрофируется. Имеется очень крупный семеприемник. Объемистый яичник располагается в поральной половине членика.

Яйца 0,036 мм в диаметре. Онкосфера 0,007 мм имеет маленький грушевидный аппарат.

Литература: Baer, 1927a; Nybelin, 1917.

3. *Bertiella anapolytica* Baylis, 1934

(рис. 104)

Хозяин: крыса — *Rattus rattus brevicaudatus*.

Локализация: ободочная кишка.

Место обнаружения: остров Суматра.

B. anapolytica представляет единственный вид рода *Bertiella*, обитающий в организме грызунов. Второй характерной чертой *B. anapolytica* служит мешкообразно вздутая дистальная часть вагины, превосходящая по размерам бурсу цирруса. Чрезвычайно интересна также способность *B. anapolytica* к выделению яиц до отторжения зрелых члеников. Этот процесс предваряется, как и у *Bertiella kapul* Baylis, 1934, образованием особых маточных каналов в задних углах зрелых члеников. Таким образом, морфолого-биологические особенности этого вида сопровождаются особенностями экологического порядка, к числу которых следует отнести: 1) обитание в толстом отделе кишечника, 2) использование в качестве окончательного хозяина представителей отряда грызунов.

Описание (по Бэйлису, 1934, стр. 416—420). Длина полного экземпляра несколько более 160 мм, максимальная ширина стробилы около 5 мм. Диаметр сколекса 0,40—0,45 мм. Небольшие присоски 0,15—0,17 мм в диаметре не выступают над поверхностью сколекса. Сколекс незаметно переходит в шейку. Сегментация начинается на расстоянии 1,0—1,5 мм от переднего конца тела. Ширина члеников всегда значительно превосходит длину.

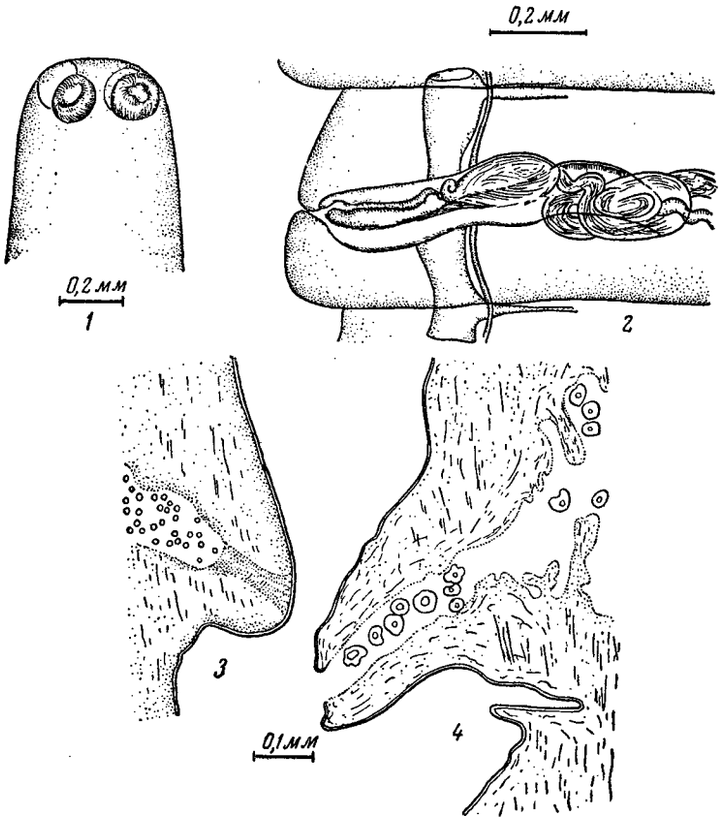
Паренхимная мускулатура развита не особенно сильно. Продольные мышцы распределяются в два нечетко обособленных слоя пучков. Пучки внутреннего слоя крупнее пучков внешнего.

Половые отверстия неправильно чередуются; половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и открываются в небольшую половую клоаку 0,05—0,10 мм глубины. В каждом членике насчитывается 50—60 семенников. Они залегают в передней части сегмента непрерывной полосой от правых экскреторных сосудов до левых, образуя 2—3 слоя по вертикальной оси и 1—2 в передне-заднем направлении. Семенники занимают всю толщину медуллярной паренхимы. Бурса цирруса около 0,50—0,65 мм длины и 0,10—0,13 мм толщины в наиболее широком месте, приуроченном к ее проксимальному концу. Она значительно вдается в среднее поле членика, пересекая экскреторные сосуды. Внутри бурсы содержится крупный семенной пузырек и покрытый шипиками циррус. Семепровод сильно извивается. В развитых члениках он сильно растянут спермой.

Женские половые железы располагаются в поральной половине членика, но яичник пересекает среднюю линию и слегка заходит в апоральную часть среднего поля. Он принимает форму веера и при полном развитии имеет около 0,9 мм ширины. Вагина открывается в половую клоаку непосредственно позади бурсы цирруса. В дистальной части она образует мешковидное вздутие, равное или превосходящее по толщине бурсу цирруса, по длине оно значительно больше бурсы. Стенка расширения изнутри густо усажена мелкими ресничками.

Молодая матка имеет вид поперечной трубки, пересекающей справа и слева экскреторные сосуды с дорзальной стороны. Слепые концы матки

отгибаются к задним углам членика, где впоследствии образуются маточные отверстия. По мере развития в переднем и заднем направлении от стенки матки развиваются карманообразные выросты, причем передние карманы длиннее задних. Число карманов с каждой стороны осевого ствола матки около двух десятков. В дальнейшем дивертикулы сливаются,



104. Bertiella anapolytica (Baylis, 1934)

1 — сколекс; *2* — поральная часть членика; *3* — поральный край зрелого членика; заметно изменение паренхиматозной ткани на месте формирования маточного канала; *4* — то же, виден маточный канал с проходящими по нему яйцами (по Бэйлису, 1934)

и матка принимает вид большого неправильно-лопастного мешка. Яйца сферической формы; в развитом состоянии они достигают 0,042—0,044 мм в диаметре и содержат эмбриофору 0,018—0,020 мм в поперечнике. Пока яйца находятся в матке, грушевидный аппарат еще не имеет рожек. Эмбриональные крючья 0,007 мм длины.

Литература: Baylis, 1934; Krijgsman, 1935.

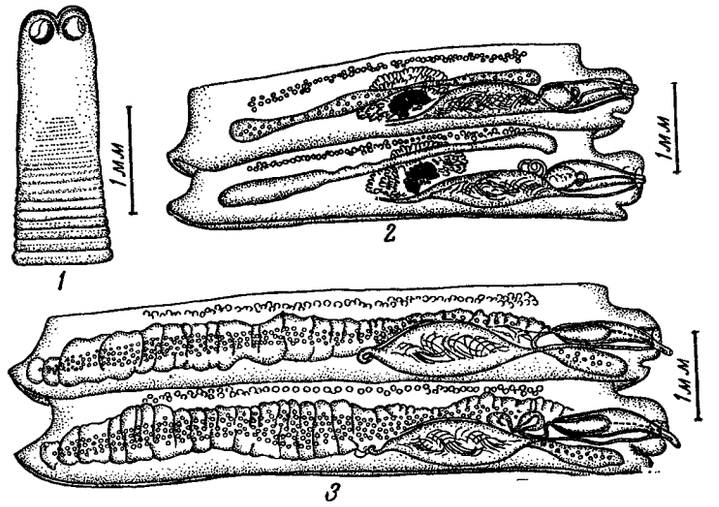
4. *Bertiella boholensis* sp. nov.

Синоним: *Bertiella elongata* (Bourquin, 1905) Chu, 1931

(рис. 105)

Хозяин: Филиппинский летающий маки—*Galeopithecus volans* (L.).
Место обнаружения: Богол (Филиппины).

Историческая справка. Буркеном (Bourquin, 1905) от шерстокрыла Больших Зондских островов, относящегося к виду *Galeopithecus temmincki*, была описана цестода *Bertiella elongata*. Чу (Chu, 1931) обнаружил цепней рода *Bertiella* у другого вида шерстокрыла (*Galeopithecus volans*), распространенного на Филиппинах, и определил их как *Bertiella elongata*. Сопоставление описания паразитов зондских и филиппинских экземпляров по первоисточникам показывает, что экземпляры от *G. volans* отличаются от типичных представителей *B. elongata* меньшим числом семенников и отсутствием шипиков на циррусе. Эти особенности



105. Bertiella boholensis sp. nov.

1 — передний конец тела со сколексом; *2* — гермафродитные членики; *3* — зрелые членики
(по Чу, 1931)

филиппинской формы не дают нам права причислять ее к виду *B. elongata* и вызывают необходимость установления для нее особого вида, который мы именуем по названию места обнаружения — *Bertiella boholensis*, sp. n.

Описание (по Чу, 1931, стр. 489—490). Длина стробилы 304—367 мм, ширина 7—8 мм. Округлые присоски 0,307 мм в диаметре. Сегменты вытянуты в поперечном направлении. В каждом членике насчитывается 35—52 семенника. Они располагаются у переднего края членика в виде поперечной линии в пределах среднего поля, впереди женских половых желез и матки. Мускулистая бурса цирруса содержит крупный семенной пузырек и сильный невооруженный циррус. Извитой семепровод располагается дорзально от вагины.

Женские половые железы лежат более или менее по средней линии. Многолопастный яичник полулунной формы не подразделяется на два крыла. Желточник компактный, залегает позади середины яичника. Маленькое овальное тельце Мелиса располагается под (?) желточником. Вагина в виде прямой тонкой трубки, образует крупный семеприемник 1,21 мм длины и 0,38 мм толщины. Молодая матка имеет форму поперечной трубки, позднее образует карманообразные выпячивания. Яйца 0,033 мм. в диаметре. Онкосферы 0,017 мм.

Чу отмечает отсутствие грушевидного аппарата, но причин отсутствия не рассматривает.

Литература: Bourquin, 1905; Chu, 1931.

5. *Bertiella cynocephali* sp. nov.

(рис. 106)

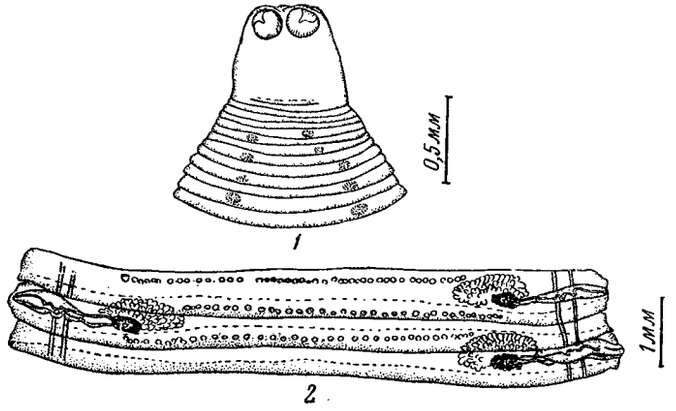
Синоним: *Bertiella studeri* (Blanchard, 1891) Chu, 1931.

Хозяин: летающий маки — *Galeopithecus volans* (L.) = *Cynocephalus volans* L.

Локализация: толстая кишка.

Место обнаружения: Богол (Филиппины).

Историческая справка. В декабре 1929 г. Чу (Chu) вскрыл четыре экземпляра летающих маки (шерстокрылы) с Филиппин и обнаружил, наряду с нематодами, четыре экземпляра аноплоцефалид, из которых три он определил как *Bertiella elongata*, а четвертый отнес к другому виду и обозначил как «*Bertiella studeri* Blanchard,



106. Bertiella cynocephali sp. nov.

1 —сколекс и передняя часть стробилы; *2* —гермафродитные членики (по Чу, 1931)

1891», ошибочно пометив автора без скобок (работа Чу опубликована в 1931 г.). Экземпляры Чу существенно отличаются от типичных представителей названных видов, поэтому цестод, определенных Чу как *B. elongata*, мы относим к особому виду *B. boholensis*, sp. n. Экземпляр, причисленный Чу к *Bertiella studeri*, также ни в коей мере не укладывается в диагноз этого вида. В частности, число семенников *B. studeri* достигает 300, а у цестоды шерстокрыла их всего только 35—45, и все они лежат апорально от женских половых желез, тогда как у *B. studeri* от типичных хозяев часть семенников располагается порально от яичника. По этому признаку интересующий нас объект отличается также и от других известных видов *Bertiella*, обитающих у шерстокрыла и смежных групп млекопитающих, и заслуживает выделения в особый вид *B. cynocephali*, sp. nov.

Описание (по Чу, 1931, стр. 490). Широкая стробила 48 мм длины, у переднего конца ширина ее составляет 0,26 мм, у заднего 14 мм. Сколекс несет четыре округлые присоски 0,16 мм в диаметре. Короткая шейка 0,32 мм длины. Все проглоттиды сильно вытянуты в поперечном направлении. Имеется две пары продольных сосудов экскреторной системы.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются, располагаясь в средней трети бокового края члеников. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов. В каждом членике содержится 35—45 овальных семенников. Они располагаются в поперечную линию вдоль переднего края членика. В молодых гермафродитных члениках цепочка семенников тянется от переднего края апоральной половины яичника поперек среднего поля, не доходя до линии апоральных экскреторных сосудов. Продолговатая бурса цирруса в гермафродитном участке стробилы пересекает поральные экскреторные сосуды, имея около 1,2 мм длины. Внутренний семенной пузырек узкого диаметра.

Женские половые железы лежат целиком в поральной половине среднего поля. Многолопастный вееровидный яичник не разделен на два крыла. Лопастный, но довольно компактный желточник располагается позади и дорзально от яичника, у задней границы членика. Он лежит несколько асимметрично по отношению к центру яичника, будучи смещен в поральную сторону. Тонкая вагина находится постериовентрально от сумки цирруса. Семеприемник слабо выражен. Матка в виде простой поперечной трубки, на поздних стадиях развития образует многочисленные карманообразные выпячивания. Яйца 0,038 мм в диаметре, онкосфера 0,019 мм, грушевидный аппарат имеется.

Литература: Chu, 1931; Hsü, 1931; Stiles et Stanley, 1939.

6. *Bertiella edulis* (Zschokke, 1899) Stiles et Hassall, 1902

Синонимы: *Bertia edulis* Zschokke, 1899; *Prototaenia edulis* (Zschokke, 1899), Baer, 1927a.

Хозяин: кускус — *Phalanger ursinus* Temm.

Место обнаружения: остров Целебес.

Историческая справка. Вид впервые был описан Чокке (Zschokke, 1899) как *Bertia edulis*. Стайлс и Гэссэл (1902) заменили родовое название на *Bertiella*. Бэр (1927) поместил этот вид в род *Prototaenia*. Объединив эти два рода, Бэйлис (1934) относит поименованных паразитов к роду *Bertiella*, где они значатся и в настоящее время.

Описание (по Бэру, 1927a, стр. 104—105). Длина наибольшего экземпляра, не достигшего, однако, полной зрелости, составляет 660 мм, ширина 6—7 мм, сколекс 0,7 мм в диаметре несет четыре стебельчатые присоски. Вся внутренняя анатомия сходна с таковой *B. elongata*, *B. obesa*, но имеется несколько признаков, определяющих его самостоятельное систематическое положение. Число семенников ограниченное (40—75). Бурса цирруса очень объемистая, 0,9 мм длины. В проксимальной части она снабжена сильным мускулом-ретрактором.

Литература: Baer, 1927a; Baylis, 1934; Stiles et Hassal, 1902; Zschokke, 1899.

7. *Bertiella elongata* (Bourquin, 1905)

(рис. 58, 107, 108)

Синонимы: *Bertia elongata* Bourquin, 1905; *Prototaenia elongata* (Bourquin, 1905), Baer, 1927.

Хозяин: шерстокрыл *Galeopithecus temmincki*.

Локализация: толстая кишка (по Stilles et Stenley, 1931).

Географическое распространение: острова Суматра и Ява.

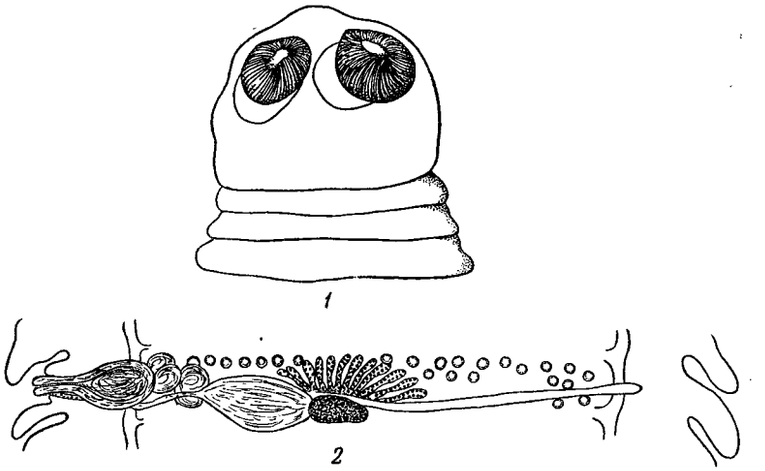
Bertiella elongata была принята Бэром (1927) в качестве типа рода *Prototaenia*, поэтому мы считаем необходимым дать подробное описание этого вида.

Описание (по Буркену, 1905, стр. 444—474). Длина тела достигает 360 мм (средняя 305), ширина 5,5—6,3 мм. По внешнему виду стробила напоминает *Cittotaenia denticulata*. Она постепенно расширяется, достигая максимума на расстоянии 120—140 мм от сколекса. Сколекс 0,50—0,74 мм ширины переходит в узкую несегментированную шейку 1 мм длины. Он несет четыре сильно выступающих присоски 0,315 мм в диаметре. Все членики вытянуты в поперечном направлении (отношение длины к ширине в среднем равно 1 : 7), слегка налегают друг на друга. Начиная с 300-го членика становится заметным половой сосочек. Под кутикулой, слагающейся из трех слоев, располагаются кольцевые, затем продольные волокна субкутикулярной мускулатуры. Известковые тельца многочисленны, в беспорядке разбросаны по всей паренхиме. Продольная паренхимная мускулатура образует два концентрические слоя правильно расположенных пучков. Пучки внутреннего слоя содержат по 20—25 (по Бэру — 35—50) волокон, внешнего — по 10—15 волокон. Анастомозы между смежными пучками существуют только во внутреннем слое. В сколексе внутренний слой образует ретракторы присосок, а внешний слой переходит в их мышечные стенки. Средний диаметр вентральных экскреторных сосудов 0,135 мм, дорзальных — 0,027 мм. Дорзальные сосуды пролегают несколько кнутри от вентральных. Последние в задней части каждого членика образуют ампулообразное расширение, от которого возникает поперечный канал; последний может давать анастомозирующие коллатерали. В сколексе оба сосуда каждой стороны сливаются между собой в один общий канал, который следует дальше кпереди и у самой вершины сколекса загибается к средней линии на слияние с таким же сосудом другой стороны. От этой петли отходит один-два слепых дивертикула, но сети сосудов не образуется.

Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Половые отверстия неправильно чередуются, локализуясь — в средней части латерального края проглоттид на половом сосочке, имеющем 0,28—0,42 мм высоты и 0,33 мм ширины. От 70 до 90 семенников располагаются в 2—3 слоя во всю ширину среднего поля. Они занимают непрерывной полосой всю толщину мозговой паренхимы у передней границы членика. Наибольший диаметр семенников 0,062 мм. Семепровод образует многочисленные извилины. При наполнении спермой самые латеральные извилины возле дна бурсы расширяются до 0,050 мм, выполняя роль семенного пузырька. К моменту проникновения в бурсу цирруса семепровод резко суживается до 0,010—0,015 мм. Стенка семепровода образована эпителиальными клетками; по мере удаления от бурсы клеточная структура постепенно исчезает; стенка семевыносящих канальцев лишена клеточной структуры. Внутри бурсы цирруса семепровод вновь расширяется, образуя хорошо выраженный семенной пузырек, стенки которого изнутри покрыты кутикулой, густо усаженной щетинками 0,005 мм длины. За кутикулой следует эпителий, затем слой кольцевых и продольных мышц. При наполнении спермой пузырек имеет 0,30 мм длины и 0,20 мм ширины. Бурса цирруса 0,45 мм длины и около 0,25 мм толщины, если циррус выставлен. При втянутом циррусе она имеет 1,12 мм длины и в 5 раз меньшую толщину. Дном своим бурса достигает линии вентрального экскреторного сосуда поральной стороны, а дистальным концом открывается кпереди вагины в половую клоаку, расположенную на половом сосочке. Стенка сумки содержит два мощных слоя мускулатуры: наружный продольный и внутренний кольцевой, причем кольцевой слой вдвое толще продольного. Последний переходит в поперечную мускулатуру стробилы. Поверх мускулатуры стенка бурсы покрыта слоем полигональных клеток,

переходящих на семепровод. Последний у дна бурсы окружен 20 крупными грушевидными железистыми клетками 0,030 мм длины. Циррус покрыт шипиками. Он способен прободать кутикулу и проникать в паренхиму того же самого членика.

Женские половые железы располагаются в поральной половине среднего поля членика. Яичник лежит впереди и вентрально, а желточник и тельце Мелиса позади и дорзально от него. Яичник двукрылый, приближен к вентральной и передней стенкам членика, состоит из булавовидных долек. При полном развитии он имеет 0,45 мм в длину и 1,0 мм в ширину, своим аборальным краем достигает средней линии. Каждая

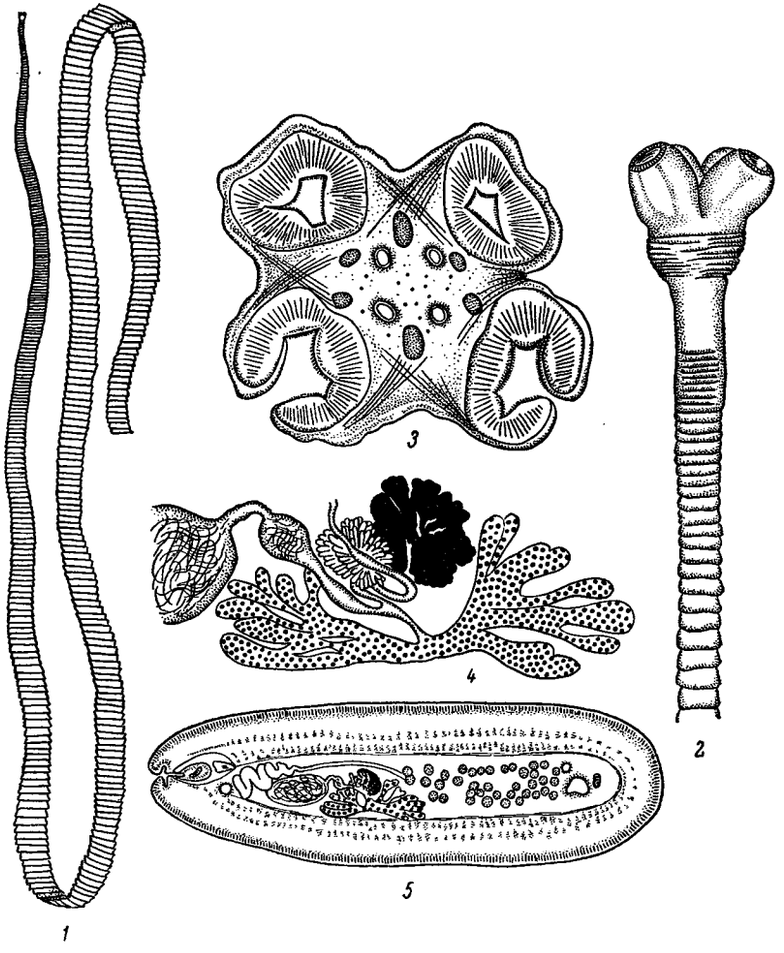


107. Bertiella elongata (Bourquin, 1905).
1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

долька яичника состоит из яйцеклеток на разных стадиях развития. Масса яйцеклеток одета тонкой мембраной. У вершины долек яйцеклетки мелкие—0,0034 мм; по мере приближения к коллектору они находятся на более поздних стадиях развития и достигают 0,0085 мм в диаметре. Почковидный желточник 0,18 мм длины и 0,35 мм ширины лежит позади и дорзально от яичника. Он состоит из компактно расположенных долек, лучеобразно отходящих от общего резервуара. Дольки одеты нежной мембраной и состоят из клеток 0,004 мм в поперечнике с крупным ядром и зернистой плазмой.

Вагина пролегает позади бурсы цирруса. После пересечения с экскреторными сосудами она резко расширяется, образуя семеприемник. Стенка вагины в дистальной части изнутри покрыта кутикулой, усаженной мелкими ресничками 0,002—0,003 мм длины, которые заходят и в семеприемник. Последний в развитом состоянии имеет размеры 1,0 × 0,4 мм, но его можно различить в виде утолщения вагины еще до того, как яичник и семенники начинают функционировать. От медиального конца семеприемника отходит узкий канал, образующий второе расширение такой же структуры, как и главный семеприемник, но меньших размеров. Это второе расширение имеется во всех члениках. Из второго семеприемника выходит семенной канал. Он следует вперед и вентрально и в середине пути образует небольшое короткое расширение—аппарат—регулятор спермы. Начиная с этого пункта, реснички внутри канала исчезают. От мостика яичника в дорзальном направлении отходит овидукт, который вскоре сливается

с протоком семеприемника, образуя канал оплодотворения 0,0085 мм толщины. Яйцевод начинается воронкой глотательного аппарата, снабженного сильным сфинктером. Перед вхождением в тельце Мелиса в канал оплодотворения впадает короткий проток желточника. В тельце Мелиса общий проток несколько расширяется, а затем снова суживается, превращаясь в маточный проток, впадающий в матку.



108. Bertiella elongata (Bourquin, 1905)

1 — общий вид; *2* — передний конец тела со сколексом; *3* — поперечный разрез сколекса; *4* — женские половые железы с половыми протоками; *5* — поперечный разрез гермафродитного членика (по Буркену, 1905)

Матка вначале имеет вид поперечной трубки, апоральный конец которой пересекает экскреторные сосуды и доходит до границы мозгового вещества. Поральный конец простирается только до дна бурсы цирруса. В районе положения женских половых желез она поднимается дорзально, затем вновь опускается и пролегает под семеприемником. Стенки матки выложены плоским эпителием. При наполнении яйцами матка вначале расширяется, а затем образует многочисленные карманообразные выросты. Яйца при созревании смещаются к апоральному концу матки, где впоследствии происходит разрыв стенки членика, через который яйца выходят во внешнюю среду. В зрелых члениках, кроме матки, сохраняется лишь бурса цирруса, семеприемник и остатки вагины.

Яйца круглые или овальные, 0,024 мм в диаметре. Зародыш 0,0078 мм, окружен тремя оболочками. Наружная прозрачная тонкая, около 0,001 мм толщины. Под ней желточная складчатая оболочка окружает зернистую субстанцию. Далее следует эмбриофора со слабо развитыми рожками грушевидного аппарата.

Литература: Baer, 1927a, Bourquin, 1905; Chu, 1931.

8. *Bertiella hamadryadis* (Pierantoni, 1928)

(рис. 109)

Синоним: *Bertia hamadryadis* Pierantoni, 1928.

Хозяин: гамадрил — *Hamadryas hamadryas* L.

Цестоды были обнаружены в кишечнике гамадрила, умершего в неволе в Италии (Торино). Инвазия была приобретена гамадрилом, повидимому, в Аравии или Восточной Африке.

Bertiella hamadryadis отличается от прочих видов расположением семенников почти по всей длине среднего поля, причем некоторое количество семенных фолликулов встречается позади половых протоков, тогда как у прочих видов рода *Bertiella* поральная группа семенников находится впереди от вагины.

Описание (по Пьерантони, 1928, стр. 1—3). Длина тела около 340 мм. Членики краспедотного типа с резко выступающими задними углами, почему края стробилы кажутся пильчатыми. Задний край паруса члеников рассечен. Сколекс 0,9 мм ширины, несколько шире шейки. Передняя поверхность сколекса слегка уплощена. Шейка около 2 мм длины. Ширина ее в самом узком месте 0,45 мм.

Половые отверстия неправильно чередуются. Многочисленные семенники лежат в 2—3 слоя по всей ширине среднего поля членика, располагаясь преимущественно апорально от женских половых желез, залегающих в поральной половине сегмента.

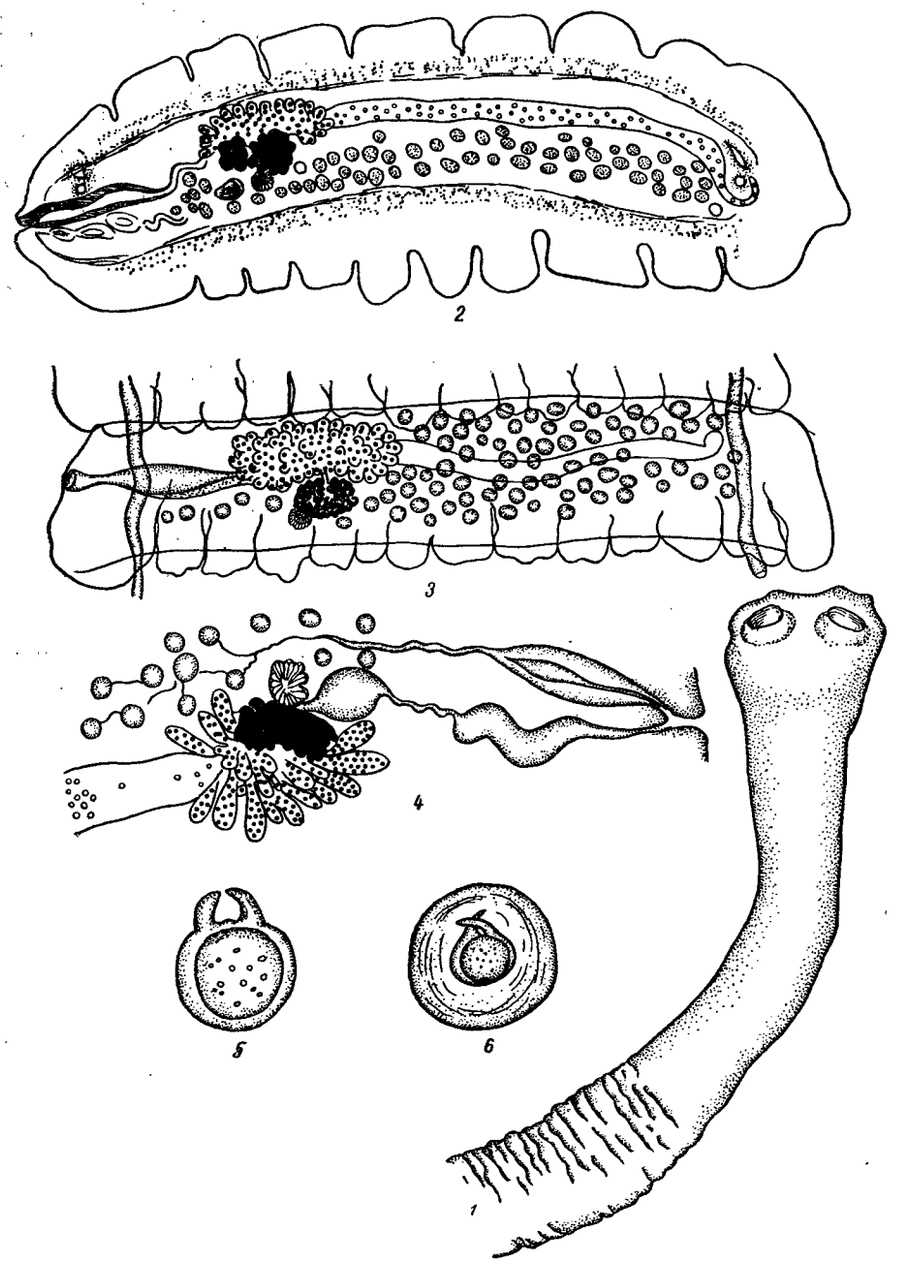
Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов, причем вагина пролегает вентрально от бурсы цирруса. Последняя, если судить по рисунку, пересекает экскреторные сосуды и на значительную часть своей длины вдается в среднее поле членика. Вагина изнутри покрыта ресничками и образует овальный семеприемник.

Молодая матка в виде цилиндрической трубки пересекает среднее поле сегмента в поперечном направлении. С апоральной стороны она может выходить за линию экскреторных сосудов, следуя дорзально от последних. В зрелых члениках во всех направлениях матка образует многочисленные слепые выросты.

Яйца 0,030 мм в диаметре. Грушевидный аппарат имеет два острия, когтеобразно загибающихся навстречу друг другу и перекрещивающихся вершинами.

Мускулатура и экскреторная система не описаны. Нервная система как у *B. studeri*.

Литература: Pierantoni, 1928.



109. Bertiella hamadryadis (Pierantoni, 1928)

1 — передний конец тела со сколексом; *2* — поперечный разрез гермафродитного членика; *3* — гермафродитный членик тотально; *4* — мужские и женские половые органы отдельно; *5* — грушевидный аппарат; *6* — яйцо
(по Пьерантони, 1928)

9. *Bertiella kapul* Baylis, 1934.

(рис. 110)

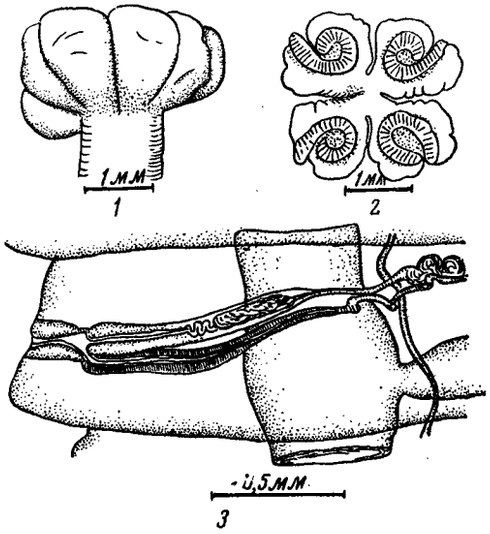
Хозяин: кускус — *Phalanger maculatus krämeri* (сумчатые).

Место обнаружения: остров Манус (Адмиралтейские острова).

Этот паразит пятнистого кускуса был обнаружен всего только один раз и описан Бэйлисом (1934). Материал состоял из фрагментов многочисленных экземпляров, в числе которых было несколько сколексов.

Описание (по Бэйлису, 1934, стр. 314—316). Длина целого экземпляра должна быть значительна, более 700 мм, максимальная ширина около 6 мм.

Относительно крупный сколекс, 2,5—3,0 мм в диаметре, несет четыре желобовидные присоски, сидящие на высоких выступах сколекса, снабженных короткой ножкой. Сегментация начинается непосредственно позади сколекса. Толщина стробилы значительно изменяется при сокращении мускулатуры. Сильно сократившиеся экземпляры почти цилиндрические. Края стробилы зубчаты; сегменты сильно вытянуты в поперечном направлении. Вентральные экскреторные сосуды несоразмерно широки, так же как их поперечные анастомозы. Очень узкие дорзальные сосуды пролегают непосредственно кнутри от вентральных.



110. Bertiella kapul Baylis, 1934

1 — сколекс, вид тотально; *2* — сколекс на поперечном разрезе; *3* — латеральный участок членика с копулятивным аппаратом
(по Бэйлису, 1943)

Половые отверстия неправильно чередуются; половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Вагина открывается позади сумки цирруса, на дне половой клоаки, расположенной в средней трети бокового края сегментов. Глубина клоаки 0,1—0,2 мм. В каждом членике насчитывается 85—100 семенников, расположенных непрерывным слоем толщиной в 2—3 семенника во всю ширину среднего поля в передней половине членика. Удлиненная бурса цирруса 0,6—0,9 мм длины и 0,10—0,12 мм толщины несколько суживается к проксимальному концу, который налегает на широкий вентральный сосуд, но никогда не пересекает его внутренней границы. Проксимальную половину бурсы занимает крупный семенной пузырек, в дистальной части помещается усаженный длинными шипиками циррус. Семепровод в области пересечения с экскреторными сосудами имеет форму прямой тонкой трубки, а непосредственно кнутри от дорзального канала образует волнообразно изгибающийся семенной пузырек.

Женские половые железы несколько сдвинуты в поральную сторону. Яичник слагается из двух веерообразных долей, соединенных вентрально расположенным мостиком. При полном развитии он достигает 1,3 мм ширины. Многораздельный желточник 0,3—0,4 мм в диаметре, лежит дор-

зально от перешейка яичника. Вагина в дистальной части представляет довольно толстую прямую трубку, расположенную позади бурсы цирруса. На уровне дна последней она, постепенно убывая в диаметре, переходит в узкий извивающийся канал, но семеприемника не образует. В дистальной части стенка вагины одета слоем железистых клеток.

Матка первоначально имеет вид поперечно расположенной трубки, концы которой доходят в стороны до линии экскреторных сосудов или же пересекают их с дорзальной стороны, что бывает редко. Со временем очертания матки становятся неправильными, но вполне оформленных карманов она не образует. В конце развития полость матки открывается во внешнюю среду с помощью отверстий, расположенных, как и у *Bertiella anapolytica* Baylis, 1934, возле задних углов членика.

Яйца почти округлой формы, 0,032—0,035 мм в диаметре, онкосферы 0,0125 мм. Длина эмбриональных крючьев 0,0056 мм. Грушевидный аппарат не обнаружен.

Литература: Baylis, 1934.

10. *Bertiella mucronata* (Meyner, 1895) Stiles et Hassall, 1902

(рис. 111)

Синонимы: *Taenia* (*Bertia*) *mucronata* Meyner, 1895; *Bertia mucronata* (Meyner) Stiles, 1896.

Хозяева: широконосые обезьяны — *Alouatta nigra* E. Geoff., *Cebus fatuellus*, *Callicebus nigrifrons* Spix.

Географическое распространение: Гвиана, Парагвай (Южная Америка).

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 46—47). Длина тела 150, ширина 10 мм; округлый сколекс 0,6—0,7 мм в диаметре, присоски 0,25—0,27 мм. Мускулатура и экскреторная система не представляют существенных отличий от *B. studeri*. Около 140 семенников расположены в 2—3 слоя узкой лентой вдоль переднего края членика. Каждый семенник имеет 0,088—0,100 мм в диаметре. Удлиненная бурса цирруса 0,5 мм длины, содержит семенной пузырек и невооруженный циррус. Отверстие бурсы находится впереди и дорзально от вульвы.

Женские половые железы находятся в поральной половине членика. Довольно компактный яичник 1,7 мм ширины. Почковидный желточник располагается позади и дорзально от яичника. Вагина окружена железистыми клетками. Она образует крупный семеприемник. Матка сходна с таковой *B. studeri*. Яйца 0,036 мм, эмбрион 0,013—0,014 мм в диаметре. Грушевидный аппарат хорошо развит.

Литература: Baer, 1927a; Baylis, 1947; Cram, 1928; Gradwohl, 1943; Joyeux et Baer, 1929; Meyner, 1895; Neveu-Lemaire, 1936; Stiles et Hassall, 1902; Zschokke, 1897.

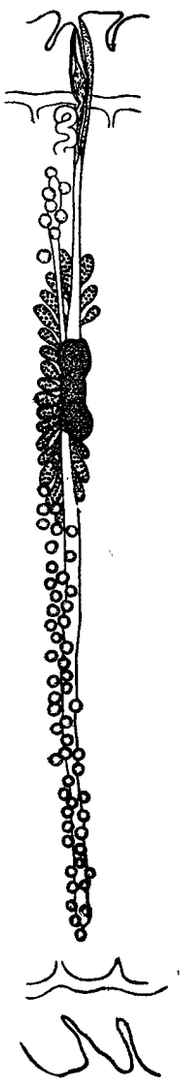
11. *Bertiella obesa* (Zschokke, 1898) Stiles et Hassall, 1902

(рис. 113)

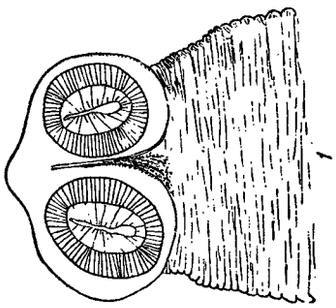
Синонимы: *Taenia obesa* Zschokke, 1898; *Bertia obesa* (Zschokke, 1898) Zschokke, 1899; *Prototaenia obesa* (Zschokke, 1898) Baer, 1927.

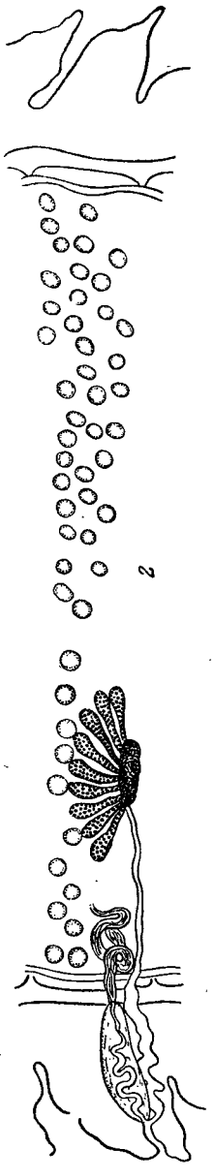
Хозяин: коала — *Phascolarctos cinereus* Goldf. (сумчатые).

Место обнаружения: Австралия.



111. Bertiella mucronata (Meyner, 1895). Гермафродитный членик (по Бэру, 1927)



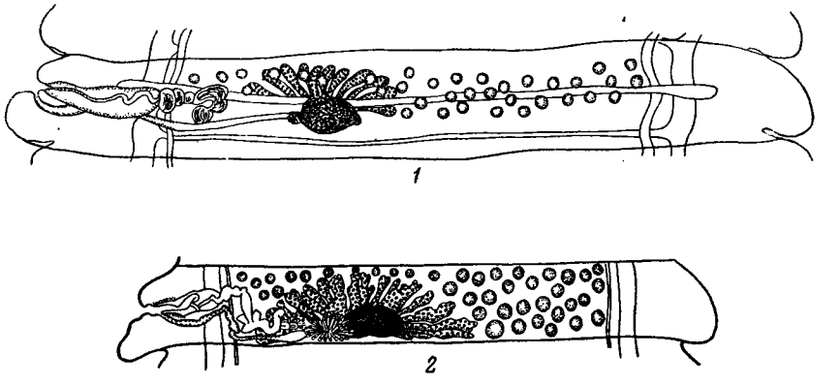


112. Bertiella pellucida Nybelin, 1917

1 — сколекс и передняя часть стробилы; *2* — гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

История описания вида сходна с таковой *B. aberrata*.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 104—105). Эта цестода из австралийских сумчатых медведей имеет 500—600 мм длины и 5—6 мм ширины. Скслекс 1,4 мм в диаметре, несет четыре стебельчатые овальные присоски, размером 0,42 × 0,34 мм. Мускулатура стробилы очень сильно развита.



113. Bertiella obesa (Zschokke, 1898)
Гермафродитые членики
(*1* — по Бэру, 1927; *2*— по Фурману, 1932)

Продольная мускулатура представлена двумя слоями крупных пучков, из которых наружный развит более сильно. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура также хорошо выражены. Известковых телец не обнаружено. Семенников 75—90; они располагаются в 2—3 слоя в передней части сегмента. Семенники удлинены в дорзо-вентральном направлении. Их размеры 0,110 × 0,040 мм. Семепровод сильно извит и расширен. Сумка цирруса длинная, пересекает поральные экскреторные сосуды. Она имеет 0,44 мм в длину и 0,07 мм в толщину. Внутренний семенной пузырек отсутствует. Циррус вооружен. Вагина открывается в половую клоаку позади и вентрально от бурсы цирруса. Вагина изнутри покрыта длинными ресничками. Семеприемник отсутствует даже во вполне развитых члениках. Яичник расположен в поральной половине сегмента. Он состоит из довольно длинных булавовидных долей. Ширина яичника 0,6 мм. Желточник располагается позади и дорзально от яичника. Матка пересекает экскреторные сосуды с вентральной стороны. Яйца 0,030 мм ширины, онкосфера 0,015 мм. Грушевидный аппарат рудиментарный.

Литература: Baer, 1927; Zschokke, 1898.

12. *Bertiella pellucida* Nybelin, 1917

(рис. 112)

Синоним: *Prototaenia pellucida* (Nybelin, 1917) Baer, 1927.

Хозяин: *Pseudochirus lemuroides* Collett (сумчатые).
Место обнаружения: Австралия.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 105). Длина не более 70 мм, ширина 4 мм. Диаметр сколекса 0,63 мм, ширина присосок 0,3 мм. Присоски отделены одна от другой глубокими бороздками, но стебельки у присосок отсутствуют. Мускулатура стробилы развита слабее в сравнении с другими видами. Семенники в количестве 22—27 шт., 0,053 мм в диаметре, располагаются в дорзальной части сегмента. Половые отверстия находятся в задней половине края членика. Бурса цирруса 0,26—0,33 мм длины и 0,07 мм ширины. Внутренний семенной пузырек отсутствует. Циррус вооружен. Вагина открывается позади бурсы цирруса и расширяется в небольшой семеприемник. Стенка вагины по всей длине имеет реснички. Яичник и желточник лежат в поральной половине членика. Матка пересекает экскреторные сосуды с вентральной поверхности как с правой, так и с левой стороны. Яйца 0,033 мм в диаметре, онкосферы 0,009 мм, снабжены маленьким грушевидным аппаратом.

Литература; Baer, 1927a; Nybelin, 1917.

13. *Bertiella plastica* (Sluiter, 1896) Stiles et Hassall, 1902

(рис. 59, 114, 117)

Синонимы: *Taenia plastica* Sluiter, 1896; *Bertia plastica* (Sluiter, 1896) Stiles, 1896; *Prototaenia plastica* (Sluiter, 1896) Baer, 1927.

Хозяин: летающий маки — *Galeopithecus temmincki* (шерстокрылы).
Географическое распространение: Индия, острова Суматра и Ява.

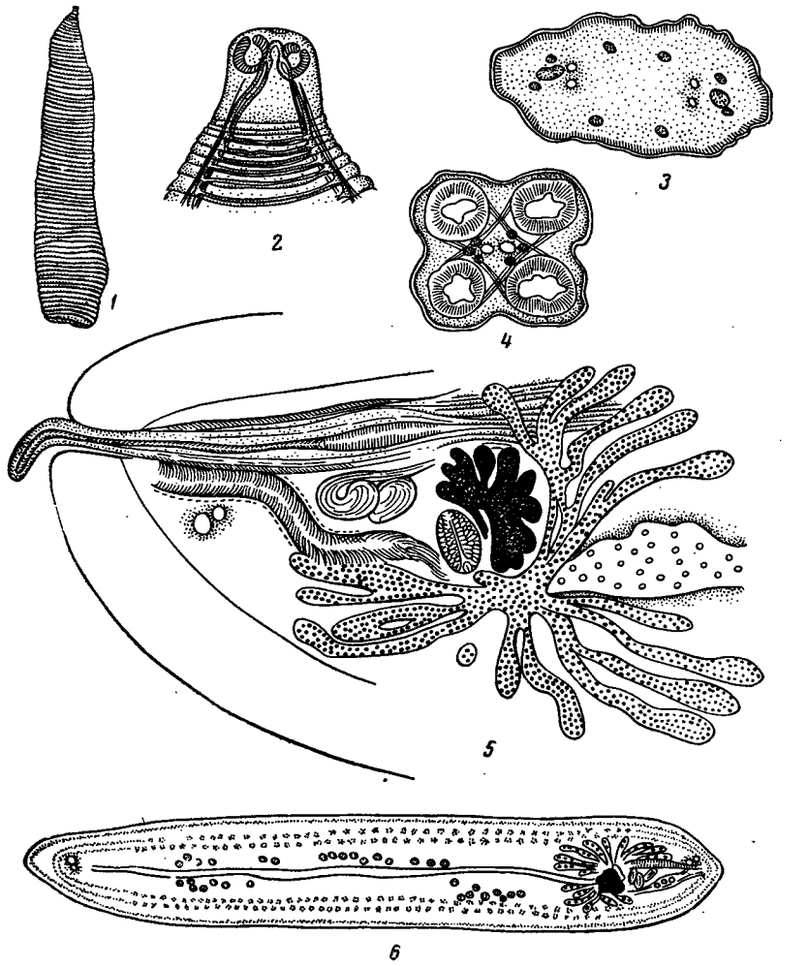
Историческая справка. Вид описан под именем *Taenia plastica* Слюитером в 1896 г. В том же году Стайлс перенес его в род *Bertia*, название которого в 1902 г. было заменено на *Bertiella* Stiles et Hassall, 1902. Устанавливая род *Prototaenia* для цестод *Marsupialia*, Бэр включает его в состав также паразитов летающего маки, относя последнего к отряду насекомоядных млекопитающих. Мы рассматриваем поименованных выше цестод в составе рода *Bertiella*.

Описание (по Бэру, 1927, стр. 106—107). Длина тела от 20 до 60 мм. Наибольшая ширина достигает 14 мм. Сколекс резко отделяется от стробилы. Он несет четыре овальные присоски, расположенные на небольших выступах. Диаметр сколекса 0,80 мм, размер присосок 0,25 × 0,023 мм. Шейка отсутствует. Стробила слагается, по Буркену, из 80— 200, по Слюитеру (Sluiter, 1896) — из 80—400 проглоттид. Мускулатура стробилы хорошо развита.

Половые отверстия неправильно чередуются. Число семенников (по Бэру) 100—150, простираются вдоль всей дорзальной поверхности среднего поля, впереди от женских половых желез. В поральной части сегмента они могут выходить в сторону за линию положения вентральных экскреторных сосудов. В дорзо-вентральном направлении они образуют 6—7 слоев. Сильно вытянутая бурса цирруса 0,72 мм длины и 0,08 мм толщины пересекает поральные экскреторные сосуды. Она имеет мускулистую стенку, снабжена сильным мускулом-ретрактором и содержит вооруженный циррус. Извивающийся семепровод образует наружный семенной пузырек; внутренний пузырек отсутствует.

Женские половые железы располагаются в поральной половине сегмента. Вульва находится позади и вентрально от мужского полового отверстия. Вагина не образует семеприемника; ее стенка изнутри усажена

ресничками. Матка возникает в виде поперечного тяжа. При наполнении яйцами образуются слепые карманы. При этом трубка матки выходит за линию экскреторных сосудов. Зрелая матка занимает почти весь членик. Яйца 0,027, онкосфера 0,007—0,010 мм в диаметре, обладает грушевидным аппаратом.

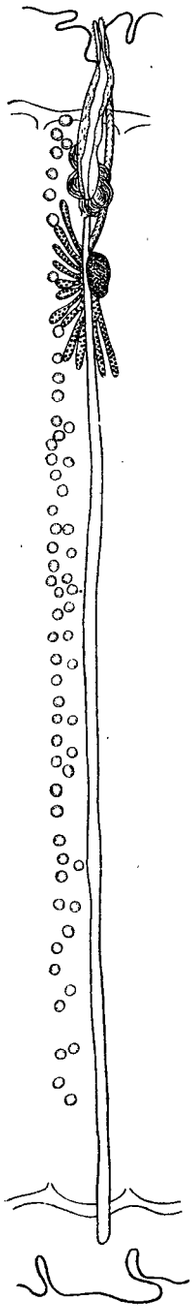


114. Bertiella plastica (Sluiter, 1896)

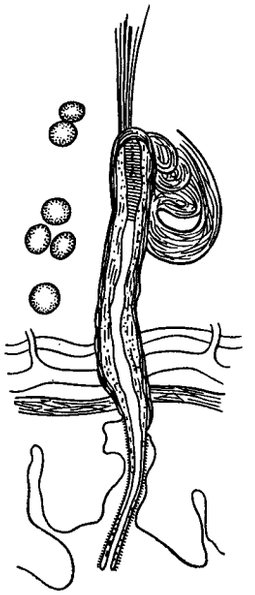
1 — общий вид; *2* — передняя часть тела со сколексом; *3* — поперечный разрез в области шейки; *4* — то же в области сколекса; *5* — то же через поральный участок гермафродитного членика; *6* — то же через гермафродитный членик (по Буркену, 1905)

Слюитер (1896) указывает, что в районе отхождения поперечных анастомозов вентральные сосуды ампулообразно расширяются и от внутренней стенки сосуда в этом месте свешивается пластинка клапана. Однако Бэр (1927а) о наличии клапана не упоминает.

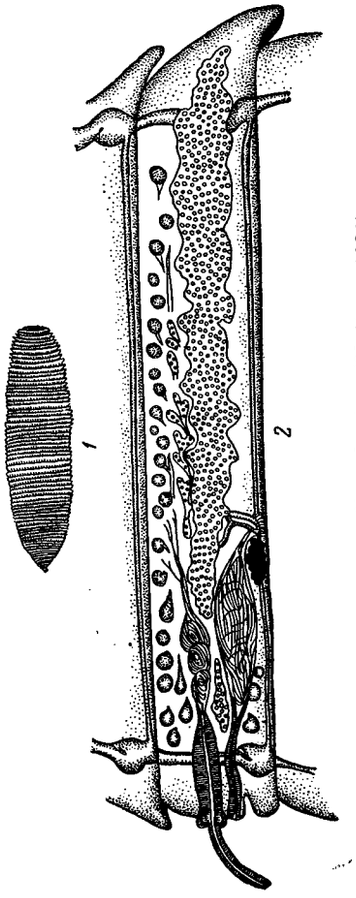
Литература: Baer, 1927a; Bourquin, 1905; Sluiter, 1896.



115. Bertiella plastica (Sluiter, 1896).
Гермафродитный членик (по Бэру, 1927)



117. Bertiella plastica (Sluiter, 1896)
Бурса цирруса (по Бэру, 1927)



116. Bertiella plastica (Sluiter, 1896)
1 — общий вид, тотально; *2* — гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

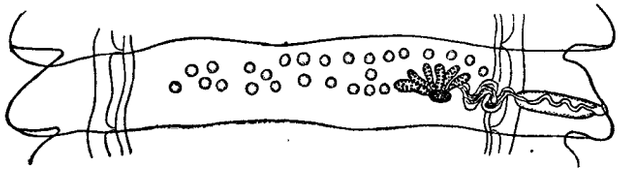
14. *Bertiella pseudochiri* Nybelin, 1917

(рис. 118)

Синоним: *Prototaenia pseudochiri* (Nybelin, 1917) Baer, 1927.

Хозяин: *Pseudochirus herbetensis* Collett (сумчатые).
Место обнаружения: Австралия.
Описание (по Бэру, 1927а, стр. 107). Длина цестоды 190—260 мм, наибольшая ширина 4,5 мм. Сколекс 0,63 мм в диаметре. Присоски овальной формы, не имеют стебельков. Они достигают 0,26 мм в длину и 0,2 мм в ширину.

Мускулатура стенки тела относительно слабая. 60—70 семенников занимают почти всю дорзальную часть сегмента, располагаясь в два слоя. Семенники очень объемистые, 0,070 мм в диаметре. Бурса цирруса 0,4—0,5 мм длиной, снабжена сильным мускулом-ретрактором. Циррус вооружен шипиками.



118. Bertiella pseudochiri Nybelin, 1917
Гермафродитный членик
(по Бэру, 1927)

Половые отверстия открываются в задней половине латерального края сегмента. Вагина открывается позади мешка цирруса, перед семеприемником она описывает многочисленные изгибы. Просвет вагины покрыт ресничками. Расположенные в поральной половине сегмента женские половые железы не имеют особых отличительных качеств, равно как и матка, пересекающая с обеих сторон экскреторные сосуды. Яйца 0,035 мм в диаметре, онкосферы 0,009 мм. Грушевидный аппарат имеется.

Литература: Baer, 1927a; Nybelin, 1917.

15. *Bertiella rigida* (Janicki, 1906) n. comb.

Синонимы: *Bertia rigida* Janicki, 1906, *Prototaenia rigida* (Janicki, 1906) Baer, 1927.

Хозяин: кузу — *Phalangista* sp. (сумчатые).
Место обнаружения: Новая Гвинея.
Описание (по Яницкому, 1906, стр. 127—128, и Бэру, 1927а, стр. 108). В материале Яницкого имелся лишь фрагмент цестоды без сколекса. Длина тела более 210 мм, ширина 8,5 мм. Членики очень короткие широкие, даже в зрелых сегментах отношение длины к ширине составляет 1 : 30. Паренхимная мускулатура стробилы хорошо развита. Продольные волокна собраны в пучки, расположенные в 2—3 слоя.

Половые отверстия неправильно чередуются. 110—120 семенников располагаются в передней половине членика в 2—3 слоя.

Бурса цирруса сравнительно небольшая, не достигает линии порального нерва. Длина бурсы 0,41 мм. Семепровод перед проникновением в бурсу

цирруса сильно извивается и расширяется, образуя вместилище для спермы. Внутренний семенной пузырек отсутствует. Циррус вооружен шипиками. Женские половые железы залегают в поральной половине среднего поля. Яичник 1,5 мм ширины. Позади него лежит лопастный желточник. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Изнутри она усажена длинными ресничками. Перед слиянием с протоками женских желез она образует извилины, но семеприемника не формирует. Матка в виде поперечной трубки, пересекающей экскреторные сосуды с вентральной стороны. Яйца около 0,020 мм в диаметре. Грушевидный аппарат не обнаружен.

Литература: Baer, 1927a; Janicki, 1906.

16. *Bertiella sarasinorum* (Zschokke, 1899) Stiles et Hassall, 1902

Синонимы: *Bertia sarasinorum* Zschokke, 1899; *Prototaenia sarasinorum* (Zschokke, 1899) Baer, 1927.

Хозяин: кускус — *Phalanger ursinus* Temm. (сумчатые).
Место обнаружения: остров Целебес.
Описание (по Бэру, 1927а, стр. 108—109). Этот вид по размерам тела сходен с *B. plastica*.

Длина гельминта 40—70 мм, наибольшая ширина 9 мм. Сколекс 0,76 мм ширины, несет четыре овальные присоски, отделенные друг от друга глубокими бороздами. Мускулатура на протяжении всей стробилы хорошо развита и сходна по строению с мускулатурой *B. edulis*.

Не более 30—40 семенников образуют непрерывную полосу в передней части сегмента. Грушевидная бурса цирруса снабжена сильным мускулом-ретрактором. Она имеет 0,5 мм длины, достигает поральных экскреторных сосудов и содержит крупный семенной пузырек. Циррус вооружен. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Она образует крупный продолговатый семеприемник. Яичник обладает ограниченным количеством булавовидных долей. Зрелая матка пересекает с вентральной стороны экскреторные сосуды.

Литература: Baer, 1927a; Zschokke, 1899.

17. *Bertiella undulata* Nybelin, 1917

(рис. 30)

Синоним: *Prototaenia undulata* (Nybelin, 1917) Baer, 1927.

Хозяин: *Pseudochirus lemuroides* Collett (сумчатые).
Географическое распространение: Австралия.
Описание (по Бэру, 1927, стр. 109—110). Максимальные размеры тела составляют 45—55 мм в длину и 3,5 мм в ширину. Сколекс 0,8 мм, овальные присоски 0,33 мм в длину и 0,25 мм в ширину, располагаются на хорошо выраженных стебельках. 45—55 семенников залегают в одном поле, занимающем всю ширину сегмента. Бурса цирруса открывается в задней половине латерального края сегментов. Она имеет 0,41 мм длины, пересекает поральные экскреторные сосуды. Циррус вооружен. Внутренний семенной пузырек отсутствует. Яичник и матка выглядят так же, как и у *B. pellucida*; яйца более мелкие, 0,025 мм в диаметре, онкосфера 0,007 мм. Грушевидный аппарат имеется.

Литература: Baer, 1927a; Nybelin, 1917.

18. *Bertiella* (?) sp. Africa et Garcia, 1935

Хозяин: собака — *Canis familiaris* L.
Место обнаружения: Филиппины.
Описание отсутствует.
Литература: Africa et Garcia, 1935.

Род IV. *Coelodela* Shipley, 1900

Род *Coelodela* установил Шиплей (Shipley, 1900) для цестод голубиных птиц архипелага Бисмарка, обладающих парным половым аппаратом и трубчатой маткой.

Фурман (1901) соединил его с родом *Cittotaenia* Riehm, 1881, усматривая единственное различие между ними в отсутствии грушевидного аппарата. Мнение Фурмана разделяют многие другие авторы.

Мы обращаем внимание на различие в характере развития матки и в строении экскреторной системы *Coelodela* и *Cittotaenia*. У типичного вида рода *Cittotaenia* продольные стволы экскреторной системы многочисленны и матка закладывается в виде крупноячеистой сети, тогда как у *Coelodela kuvaria* Shipley, 1900, экскреторная система обычного строения и матка первоначально имеет вид поперечной трубки с несколькими ветвями, направленными назад. У группы видов, объединяемых нами в род *Ctenotaenia*, матка на ранних стадиях онтогенеза имеет форму прямой поперечной трубки, но каудальных ветвей, свойственных *Coelodela*, матка *Ctenotaenia* не образует. Карманообразные выпячивания зрелой матки, которые образуются на поздних стадиях развития у большинства аноплоцефалид и в том числе у *Ctenotaenia*, отличаются от каудальных отростков матки *Coelodela*. Последние носят более постоянный характер, тогда как карманы *Ctenotaenia* варьируют по форме, числу и положению. Они гомологичны выпячиваниям маточной стенки, возникающим у *Coelodela* с поступлением в матку яиц.

Особенности строения организма, проявляющиеся на ранних стадиях развития, как правило, глубже затрагивают его структуру, чем признаки, проявляющиеся в конце индивидуального развития. В связи с этим признаки крупных систематических категорий в ходе онтогенеза обычно возникают ранее признаков, определяющих принадлежность индивидуума к тому или иному виду или подвиду. Конечно, не исключается возможность смещения стадий развития. Кроме того, для цестод весьма обычно явление независимой изменчивости имаго и лярвоцисты. Так, например, лярвоцисты гименолепидид рода *Dicranotaenia* весьма разнохарактерны при большом единообразии половозрелых стадий. Однако в случае *Coelodela* речь идет о стадии имаго. В этой связи мы считаем возможным восстановить род *Coelodela*, который отличается от *Cittotaenia* также и по экологическому признаку.

Диагноз рода *Coelodela* предлагаем в следующем виде.

Anoplocephalinae средних размеров. Широкая стробила слагается из многочисленных краспедотных члеников, сильно вытянутых в поперечном направлении. Экскреторная система имеет четыре продольных ствола, из которых вентральные в задней части члеников соединяются поперечным каналом.

Половой аппарат парный. Семенники весьма многочисленны, распределяются в пределах среднего поля. Внутренний семенной пузырек имеется.

Женские половые железы парные, лежат в боковых отделах среднего поля. Вагина образует объемистый семеприемник. Матка возникает в виде узкой поперечной трубки, протянутой во всю ширину среднего поля, от которой назад отходит несколько слепых ветвей. С поступлением яиц стенка матки дает карманообразные разращения в различных направлениях и занимает весь членик. Развитый грушевидный аппарат отсутствует.

В имагинальной стадии паразитируют у голубиных птиц (отряд *Columbae*).

Типичный вид: *Coelodela kuvaria* Shipley, 1900.

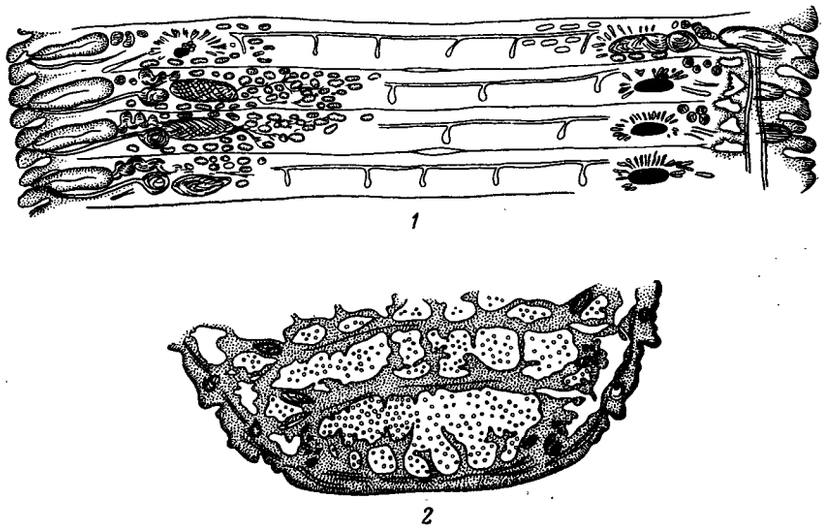
1. *Coelodela kuvaria* Shipley, 1900

(рис. 119)

Синонимы: *Cittotaenia kuvaria* (Shipley, 1900) Fuhrmann, 1901, *Cittotaenia columbae* Skrjabin, 1915.

Хозяева: голубиные птицы — *Carpophaga vanwicki* Cass., *Leucotreron jambu* Gm., *Columba* sp.

Географическое распространение: Малайский архипелаг, архипелаг Бисмарка.



119. Coelodela kuvaria Shipley, 1900

1 — горизонтальный разрез гермафродитных члеников с трубчатой маткой; *2* — горизонтальный разрез зрелых члеников со зрелой маткой (по Скрябину)

Историческая справка. Вид *Coelodela kuvaria* установил Шиплей от голубиных птиц (*Carpophaga vanwicki*) островов Ново-Гвинейской подобласти. Материал от *Carpophaga* архипелага Бисмарка был передан Фурману, который дал повторное описание вида. Однако описание по Фурману существенно отличается от описания, которое предложил Шиплей. В частности, число семенников по Фурману около 300, по Шиплею — около сотни. Если сведения последнего автора правильны, тогда цестод *Carpophaga* следует рассматривать отдельным видом.

В 1915 г. Скрябин описал второй вид аноплоцефалид голубиных с парным половым аппаратом — *Cittotaenia columbae*, которую Бэр (1927) считает синонимом *C. kuvaria* Shipley, поскольку *C. columbae* соответствует *C. kuvaria* в описании Фурмана. За неимением возможности сравнить оригинальные препараты перечисленных авторов мы вынуждены принять мнение Бэра.

Описание (по Скрябину, 1915, стр. 64—66) по одному экземпляру без сколекса. Длина стробилы 130 мм, максимальная ширина 6,5 мм. Членики стробилы сильно вытянуты в поперечном направлении. Длина наиболее длинных (зрелых) сегментов составляет 0,5 мм. (Диаметр сколекса, по Фурману, 1902, —1,0—1,5 мм.) Продольная мускулатура стробилы состоит из нескольких слоев. Толщина пучков мышечных волокон уменьшается по мере приближения к периферии тела. Вентральные экскреторные сосуды в задней части каждого членика соединяются поперечным сосудом 0,085 мм ширины.

Половой аппарат парный. Многочисленные семенники в количестве около 240 (по Фурману около 280) располагаются в пределах среднего поля в две обособленные группы. Они залегают в 5—6 слоев. Диаметр семенников 0,055—0,74 × 0,030—0,040 мм. Удлиненная бурса цирруса 0,37 мм длины и 0,069 мм толщины. Она имеет толстую мускулистую стенку. Половые протоки открываются в глубокую половую клоаку, причем вульва локализуется позади мужского отверстия с обеих сторон стробилы.

Женские половые железы лежат в боковых участках среднего поля, на некотором расстоянии от экскреторных сосудов. Глубоко рассеченный веерообразный яичник 0,425—0,500 мм ширины. Позади него находится желточник. Вагина образует большой овальный семеприемник 0,25—0,28 мм длины и 0,06—0,07 мм толщины. В отличие от прочих органов половой системы этого вида, матка одиночная. В начальных стадиях своего развития она имеет вид узкой поперечной трубки с 6—8 слепыми отростками, направленными назад. Они впоследствии образуют расширенные карманы, и матка в целом принимает вид лопастного мешка, занимающего членик.

Яйца 0,03—0,04 мм в диаметре, онкосферы 0,018 мм.

Литература: Скрябин (Skrjabin, 1915); Baer, 1927a; Shipley, 1900.

Род V. *Ctenotaenia* Railliet, 1893

Историческая справка. Род *Ctenotaenia* установил Райе в 1893 г. для одного вида цепней альпийского сурка, описанного Фрелихом под именем *Taenia marmotae* Frölich, 1802.

В 1896 г. Стайлс и Гэссэл объединили этот род с родом *Cittotaenia* Riehm, 1881, и родовое имя *Ctenotaenia* списали в число синонимов. С этого времени род *Ctenotaenia* не имел самостоятельного значения.

Производя ревизию рода *Cittotaenia* Riehm, 1881, и изыскание филогенетических связей отдельных видов этого рода, мы пришли к убеждению о необходимости расчленения рода *Cittotaenia* на три самостоятельных рода, причем основная масса видов попадает в одну группу с *T. marmotae*. Тем самым род *Ctenotaenia* мы восстанавливаем и пополняем его еще семью видами цепней с парным половым аппаратом, трубчатой маткой и двупарным строением выделительной системы.

Подробное обоснование предпринятой перестройки мы приводим в связи с ревизией рода *Cittotaenia*.

Диагноз рода *Ctenotaenia* (по Райе, 1893, с нашими изменениями). *Anoplocephalinae* крупных размеров. Сколекс снабжен четырьмя присосками без мышечных придатков. Стробила плоская, широкая. Членики вытянуты в поперечном направлении. Экскреторная система представлена двумя парами продольных стволов.

Половой аппарат парный, половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Многочисленные семенники располагаются в среднем поле членика. Наружный и внутренний семенные пузырьки обычно хорошо развиты.

Женские половые железы залегают в боковых участках среднего поля. Основные отделы вагины — копулятивный отдел и семеприемник — резко разграничены и хорошо выражены. Матка закладывается в виде тонкого поперечного тяжа клеток; на второй стадии она принимает вид прямой поперечной трубки, которая вскоре образует многочисленные слепые карманы или ответвления (третья стадия). В конечной четвертой стадии развития матки карманы могут сливаться, и орган принимает характер поперечно расположенного мешка. Яйца с грушевидным аппаратом.

В имагинальной стадии паразитируют в кишечнике млекопитающих, редко — у птиц.

Промежуточные хозяева — почвенные клещи надсем. *Oribatoidea*.

Типичный вид: *Ctenotaenia marmotae* (Frölich, 1802) Railliet, 1893.

Помимо типичного, в состав рода мы включаем еще семь видов.

Определительная таблица видов рода *Ctenotaenia*

1 (12). Семенники располагаются между женскими половыми железами и не выходят в сторону от желточника.
2 (3). Длина бурсы цирруса 1 мм при толщине 0,12 мм. Матка на стадии поперечной трубки не пересекает экскреторные сосуды. Число семенников 120—140. Хозяин неизвестен . . . . . *Ctenotaenia avicola* (Fuhrmann, 1897) n. comb. . . . . стр. 260
3 (2). Бурса цирруса не более 0,75 мм длины.
4 (5). Число семенников 150—200. Бурса цирруса 0,45—0,75 мм в длину и 0,12—0,18 мм в толщину. Наружный семенной пузырек очень крупный, овальной формы. Паразиты сусликов СССР . . . . . *Ctenotaenia citelli* (Kirschenblatt, 1939) n. comb. . . . . стр. 263
5 (4). Число семенников не превышает 160. Сочетание признаков иное.
6 (7). Бурса цирруса короткая, толстая, 0,16—0,25 мм длины и 0,13—0,23 мм толщины, не достигает линии выделительных сосудов. Семенники в количестве 120—160 мм располагаются позади матки в две группы, разделенные по средней линии. Паразиты заячьих Палеарктики (Европа) . . . . . *Ctenotaenia ctenoides* (Railliet, 1890) n. comb. . . . . стр. 268
7 (6). Бурса цирруса длиннее 0,3 мм.
8 (9). Сколекс 1,2 мм ширины, присоски 0,70×0,55 мм, семенников около сотни, располагаются во всю длину сегмента. Семепровод извивается до вхождения в бурсу и внутри последней; наружный семенной пузырек отсутствует. Паразиты страусовых птиц (*Rhea americana*) Южной Америки . . . . . *Ctenotaenia rhea* (Fuhrmann, 1904) n. comb. . . . . стр. 272
9 (8). Диаметр сколекса менее 1 мм в ширину; присоски меньшего диаметра. Паразиты млекопитающих.
10 (11). Диаметр сколекса 0,8 мм. Бурса цирруса 0,5 мм длины и 0,17 мм толщины, пересекает экскреторные сосуды. Паразиты сурков Палеарктики (Зап. Европа) *Ctenotaenia marmotae* (Frölich, 1802) Railliet, 1893 . . . . . стр. 258
11 (10). Диаметр сколекса 0,3—0,6 мм. Бурса цирруса 0,32—0,45 мм длины, не пересекает экскреторных сосудов. У заячьих Северной Америки . . . . . *Ctenotaenia variabilis* Stiles, 1895 . . . . . стр. 273

12 (1). Семенники располагаются не только между женскими половыми железами, но могут распространяться и кнаружи от последних. Семенников около 200, располагаются во всю длину членика и во всю ширину среднего поля. Бурса цирруса 0,24×0,096 мм. Яйца 0,032—0,036 мм в диаметре; бульбус грушевидного аппарата 0,008—0,012 мм ширины. У грызунов (*Geomys bursarius*) Северной Америки . . . . . .
Ctenotaenia praecoquis Stiles, 1895 . . . . . стр. 269

В определительную таблицу мы не включили *Ctenotaenia quadrata* (Linstow, 1904) n. comb., которая требует дополнительного изучения и описания.

1. *Ctenotaenia marmotae* (Frölich, 1802) Railliet, 1893

(рис. 120, 121)

Синонимы: *Taenia marmotae* Frölich, 1802; *Taenia pectinata* (Goeze, 1782) Rudolphi, 1814, e. p., *Moniezia marmotae* (Frölich, 1802) Blanchard, 1891.

Хозяин: альпийский сурок — *Marmota marmota* L.

Локализация: тонкий кишечник.

Географическое распространение: Франция (альпийская зона).

Историческая справка. Цестоду сурка, добытую Блюменбахом в 1782 г., Гёце (Goeze) причислил к виду *Taenia pectinata*, описанному им же от зайцев в 1782 г.

В 1802 г. Фрелих (Frölich), найденную им у сурка цестоду принял в качестве типа нового вида *Taenia marmotae*. Однако Рудольфи (Rudolphi, 1819), затем Дизинг (Diesing, 1850) и Берд (Baird, 1853) рассматривают *T. marmotae* в числе синонимов *Taenia pectinata*.

Бланшар (1891), изучив коллекцию из 214 экземпляров *T. marmotae*, добытых им при вскрытии четырех сурков, помещает этот вид в род *Moniezia*. Райе (1893) также рассматривает *T. marmotae* самостоятельным видом и устанавливает для него особый род *Ctenotaenia*. Вслед за ним Стайлс и Гэссэл (1896), которые решили, что род *Ctenotaenia* является синонимом рода *Cittotaenia*, определяют цестод альпийского сурка как *Cittotaenia marmota* (Frölich, 1802).

Стайлс (1896), изучив натуральные объекты, обобщил опыт предшествующих авторов и дал краткий диагноз этого вида, который он именует как *Cittotaenia marmotae* (Frölich, 1802) Stiles et Hassall, 1896. Тем не менее современные иностранные цестодологи, в частности Бэр (1927а), вновь причисляют паразитов сурка к виду *C. pectinata*.

Киршенблат (1939), устанавливая новый вид *Cittotaenia citelli* от сусликов СССР, выражает мнение, что систематическое положение *T. marmotae* нуждается в пересмотре.

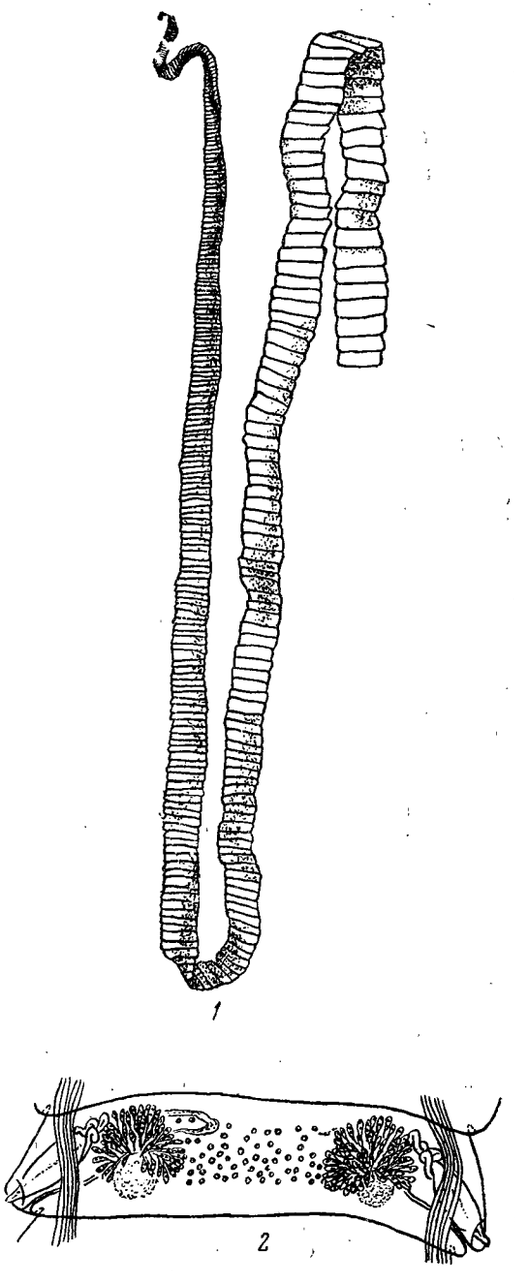
Сравнивая детали строения *C. pectinata* от типичных хозяев (зайцы, кролики) и *C. marmotae*, мы приходим к убеждению, что объединение этих видов цепней в один вид совершенно невозможно. Семенники *C. marmotae* сосредоточены в пространстве между яичниками, тогда как у *C. pectinata* порально от каждого яичника всегда можно видеть 20—40 семенников. Признаку наличия — отсутствия семенников порально от яичника в подсем. *Anoplocephalinae* те же авторы, которые отрицают самостоятельность *M. marmotae*, придают родовое значение. Относиться к нему пренебрежительно и в данном случае нет оснований, тем более, что он сочетается

с рядом иных морфологических особенностей, затрагивающих строение мужских и женских половых протоков, половой клоаки и пр.

С нашей точки зрения *C. marmotae* несколько сближается с *C. citelli* (Kirschenblatt, 1939), от которой отличается числом семенников и невооруженным циррусом. На этом основании мы извлекаем *C. marmotae* из числа синонимов *C. pectinata* и рассматриваем ее в качестве самостоятельного и типичного вида рода *Ctenotaenia* Railliet, 1893.

Описание (по Стайлсу, 1896, стр. 173—174). Длина стробилы 112 мм, ширина 5 — 13 мм. Сколекс 0,8 мм ширины и 0,5—0,6 мм длины. Шейка отсутствует. Сегментация начинается сразу позади сколекса. Молодые членики быстро обособляются. Длина сегментов от 0,056 до 0,75 мм. Ширина всегда превосходит длину во много раз и достигает 13 мм. Задний край члеников снабжен коротким парусом.

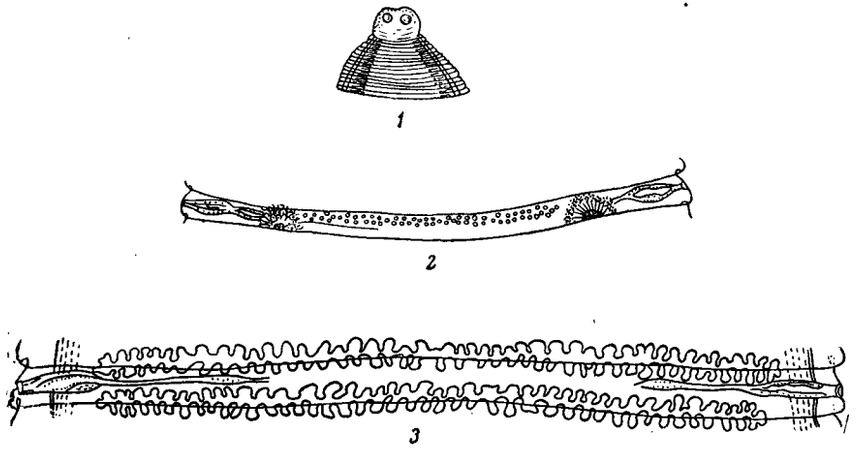
Половые отверстия парные, располагаются в задней половине бокового края проглоттид. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Половая клоака глубокая. В каждом членике насчитывается 100—150 семенников, разбросанных по всему среднему полю членика в пространстве между двумя яичниками. Они впервые проявляются в районе 30-го сегмента. Бурса цирруса толстая, очень мускулистая, 0,5 мм длины и 0,17 мм толщины. Она содержит крупный семенной пузырек в проксимальной части и втянутый циррус — в дистальной.



120. Ctenotaenia marmotae (Frölich, 1802)
1 — общий вид; *2* — гермафродитный членик (по Стайлсу, 1896)

Женские половые железы располагаются в латеральных частях среднего поля членика на расстоянии около 1 мм от соответствующего края стробилы и на некотором

удалении от порального экскреторного сосуда. Яичник достигает полного развития в 47—57 члениках, затем быстро атрофируется. Вагина залегает вентрально от бурсы цирруса на обеих сторонах сегмента. Матка в виде сплошной поперечной трубки тянется впереди семенников. Она образует и переднем и заднем направлении слепые карманы. Яйца 0,048—0,060 мм



121. Ctenotaenia marmotae (Frölich, 1802)

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелые членики (по Стайлсу, 1896)

в диаметре, содержат грушевидный аппарат с хорошо выраженными рожками. Бульбус грушевидного аппарата 0,023 мм в диаметре.

В отношении экскреторной системы Стайлс пишет, что дорзальные продольные каналы располагаются между вентральным каналом и нервом.

Литература: Киршенблат, 1947; Baer, 1927a; Baird, 1853; Blanchard, 1891; Diesing, 1850; Frölich, 1802; Galli-Valerio, 1918, 1930; Goeze, 1782; Railliet, 1893; Rudolphi, 1819; Stiles, 1896, Stiles et Hassall, 1896.

2. *Ctenotaenia avicola* (Fuhrmann, 1897) n. comb.

(рис. 122)

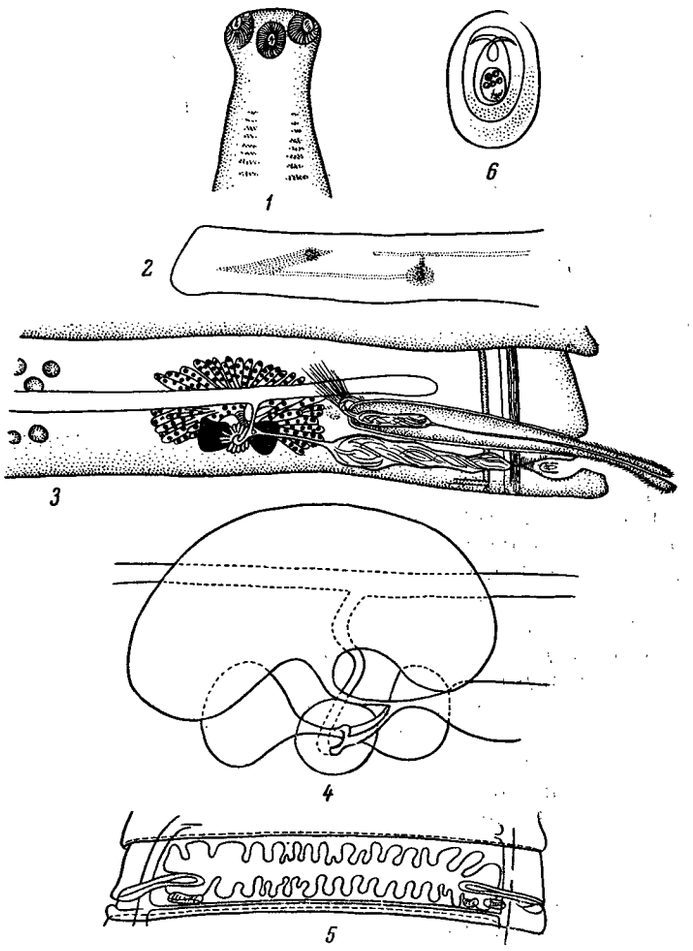
Синоним: *Cittotaenia avicola* Fuhrmann, 1897

Хозяин: неизвестен. По Фурману (1897), который ссылается на этикетку Женевского музея, хозяином служит *Anas* sp.

Место обнаружения: неизвестно.

Историческая справка. Фурман описал цестоду *Cittotaenia avicola* по препаратам из Женевского естественноисторического музея (Швейцария), на которых стояла надпись: «*Taenia lanceolata* Goeze».

Наличие грушевидного аппарата говорит о принадлежности этих экземпляров к сем. *Anoplocephalidae*. Строение стробилы отвечает диагнозу рода *Ctenotaenia*, однако обнаружение *Ctenotaenia* у птиц отряда гусиных (*Anseres*), которые служат хозяевами различного рода гименолипедид, ставит данный вид под сомнение. Следует отметить, что, во-первых, Фурман лично не находил *C. avicola* в кишечнике уток, описание вида велось по готовым музейным препаратам, и нет доказательств, что изученные Фурманом цестоды действительно найдены в кишечнике утки. Во-вторых, домашние и дикие утки как в СССР, так и за границей ежегодно вскрывают в больших количествах, тем не менее за полтораста лет, со времени Гёце, никто не отмечает у этой группы птиц *C. avicola*. Экземпляры цестод от *Lophophorus refulaens* Индии, первоначально отнесенные Саутвелом к этому виду, по данным того же автора (Саутвел, 1930), принадлежат к числу давайнеид.



122. Ctenotaenia avicola (Fuhrmann, 1897) n. comb.

1 — передний конец тела со сколексом; *2* — часть молодого членика с зачатками половых органов; *3* — часть гермафродитного членика; *4* — схема соотношений протоков женских половых желез; *5* — членик с развитой маткой; *6* — зрелое яйцо (по Фурману, 1897)

По всей вероятности, изученные Фурманом экземпляры цестод принадлежат грызунам, а не утиным, так как по своему анатомическому строению они попадают в род *Ctenotaenia*, который объемлет паразитов грызунов.

Описание (по Фурману, 1897, стр. 109—117). Длина тела 150—220 мм; максимальная ширина 10 мм падает на область стробилы в задней четверти ее длины.

Сколекс 0,8 мм ширины, присоски 0,33 мм в диаметре. Шейка почти такой же ширины, как и сколекс. Длина ее составляет 1 мм.

Членики краспедотного типа; своим задним краем они слегка налегают на передний край позади лежащего сегмента. На расстоянии 6 мм от сколекса членики имеют 0,11 мм длины и 2,85 мм ширины, отношение длины к ширине составляет 1 : 25; на расстоянии 25 мм, с поступлением в матку первой партии яиц, размеры проглоттид изменяются до 0,7 × 7,7 мм (отношение 1 : 11); в наиболее широком участке членики 0,9 × 10,0 мм (отношение 1 : 11); последние сегменты 1,33 мм длины и 2,5 мм ширины (отношение 2 : 3). Тело покрыто тонкой кутикулой, под которой располагаются продольные и циркулярные волокна субкутикулярной мускулатуры. Немногочисленные известковые тельца размером 0,008 мм встречаются только в сколексе позади присосок. Паренхимная мускулатура стробилы имеет следующее строение. Продольная мускулатура образует два нечетко разграниченных слоя пучков, толщина которых убывает по краям стробилы. В задней части каждого членика от них отделяются тонкие волокна, направляющиеся к кутикуле. Поперечная мускулатура слабая. Вертикальные волокна, наоборот, очень многочисленны, особенно у заднего края члеников, где толщина их, как и у волокон продольной мускулатуры, может достигать 0,007 мм.

Экскреторная система у вершины сколекса образует систему капилляров, впадающих в кольцевой сосуд, расположенный впереди присосок. От него назад тянутся четыре канала одинаковой ширины, которые позади присосок образуют второй кольцевой анастомоз. Вначале каналы располагаются друг над другом; впоследствии дорзальные каналы ложатся кнаружи от вентральных в одной горизонтальной плоскости с ними. По мере продвижения к заднему концу вентральные сосуды увеличиваются в диаметре. В задней части каждого сегмента они соединяются поперечным широким каналом.

Половые органы двойные, за исключением матки, которая вначале парная, но еще до поступления яиц сливается в одну поперечную трубку. Половые поры лежат в задней половине членика; половые протоки следуют дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Зачатки половой системы видны в самом начале стробилы, где еще отсутствует внешняя сегментация, в виде парного скопления клеток, которое вскоре дифференцируется на отдельные органы. Матка закладывается впереди от женских желез.

Округлые семенники в количестве 120—140 занимают одно четырехугольное пространство, ограниченное с боков женскими половыми железами. На поперечном срезе они лежат в два слоя, ближе к дорзальной поверхности членика. Развитые семенники имеют 0,068 мм в диаметре. Перед вхождением в бурсу цирруса семепровод окружен простатическими клетками и образует извилины, которые при наполнении половыми продуктами выполняют функции семенного пузырька. Длинная узкая бурса цирруса 1,0 мм длины и 0,12 мм толщины. Она пересекает экскреторные сосуды и далеко вдается в пределы среднего поля. Мускулистая стенка бурсы образована преимущественно за счет наружного слоя продольных волокон; внутренний кольцевой слой менее развит. При вхождении в бурсу семепровод сильно суживается и затем вновь расширяется, образуя заметный семенной пузырек. Далее следует мускулистая трубка цирруса, от которой к стенке бурсы тянутся мышечные волокна (ретрактор цирруса). Сама бурса также обладает мощным ретрактором, волокна которого вплетаются в поперечную мускулатуру дорзальной стенки тела.

Мужское половое отверстие лежит на дне глубокой половой клоаки, впереди и несколько дорзально от вульвы. Циррус густо усажен тонкими щетинками 0,018 мм длины. Женские половые железы располагаются в боковых частях среднего поля, несколько отступая от экскреторных каналов. Вееровидный яичник 0,8 мм ширины, состоит из многочисленных долей, узкими трубочками сходящихся кзади, к анатомическому центру органа, где имеется мускулистый овикапт. Яичник лежит вентрально, занимая почти всю длину сегмента. В поральном направлении он доходит до уровня дна бурсы цирруса. Позади и дорзально от центра яичника локализуется двудольный желточник; еще более дорзально залегает тельце Мелиса. Копулятивная часть вагины короткая, широкая, узким коротким перехватом 0,05 мм длины отделяется от очень крупного семеприемника, достигающего 1,0 мм длины, последний располагается вентрально у задней стенки членика, в направлении поперечной оси стробилы. От него отходит узкий канал, сливающийся с яйцеводом. Канал оплодотворения следует дорзально и соединяется с протоками желточника. Возникший общий проток прободает снизу вверх тельце Мелиса, изгибается и вливается в матку, проходящую над яичником. Слепые концы матки, если судить по рисунку, проходят впереди от бурсы цирруса, но не пересекают экскреторные сосуды. При наполнении яйцами матка образует короткие широкие карманы, направленные вперед и назад и разрастающиеся особенно сильно у латеральных концов матки.

Яйца 0,054 мм в диаметре, содержат грушевидный аппарат с длинными, утончающимися к вершине рожками. Диаметр бульбарной части аппарата 0,016 мм. Длина рожков 0,018 мм.

Описанный вид напоминает *C. citelli*, но отличается меньшим числом семенников.

Литература: Baer, 1927a; Fuhrmann, 1897, 1921, 1932; Саутвел, 1930.

3. *Ctenotaenia citelli* (Kirschenblatt, 1939) n. comb.

(рис. 26, 123)

Синонимы: *Cittotaenia pectinata citelli* Kirschenblatt, 1939; *Cittotaenia citelli* (Kirschenblatt, 1939) Kirschenblatt, 1947.

Хозяева: суслики *Citellus xanthoprymnus* Bennet, *C. pygmaeus* Pall., *Citellus dauricus* Br.

Локализация: нижний отдел тонкого кишечника.

Географическое распространение: СССР (Армения, Южная Украина, Сев. Кавказ, Урал, Забайкалье).

Степень инвазии *Citellus xanthoprymnus* в Армении составляет от 3,22 до 12%.

Историческая справка. В 1939 г. Киршенблат описал новый подвид цитотении — *Cittotaenia pectinata citelli* от малоазийского суслика *Citellus xanthoprymnus*. Позднее он установил, что идентичные гельминты инвазируют также и другие виды сусликов на широкой территории Советского Союза, от западных его границ до Забайкалья. В результате сравнительного изучения *Cittotaenia pectinata* от зайцев и *C. pectinata citelli* от сусликов Киршенблат (1947) пришел к правильному заключению, что последняя является совершенно самостоятельным видом.

Проверив выводы Киршенблата на материале от *Citellus pygmaeus*, с одной стороны, и от зайцев (*Lepus timidus*) — с другой, мы подтверждаем видовую самостоятельность *C. citelli*. Более того, по строению мужского

копулятивного аппарата, последняя не может быть отнесена не только к виду *C. pectinata*, но даже в группу «*Pectinata*» Стайлса и причисляется к группе «*Marmotae*». Равным образом, по отсутствию семенников латерально от яичников *C. citelli* сближается с *C. marmotae*, но не с *C. pectinata*, которая отличается также строением экскреторной системы: у *C. citelli* имеется лишь две пары продольных сосудов выделительной системы. На основании вышеизложенного мы помещаем вид Киршенблата в род *Ctenotaenia*.

Ниже мы приводим расширенное описание вида по препаратам цестод от *Citellus pygmaeus*.

Описание. Длина 100—450 мм, максимальная ширина 8—13 мм. Округлый сколекс 0,46—0,98 мм ширины и 0,35—0,70 мм длины, незаметно переходит в короткую шейку длиною 0,4 мм, которая может быть или немного у́же или немного шире сколекса. По углам сколекса располагаются продолговатые паренхиматозные вздутия, соприкасающиеся по средней линии. Между вздутиями располагаются глубокие продольные борозды. На каждом вздутии, ближе к его переднему краю, находится по одной весьма мощно развитой присоске 0,210—0,300 мм в диаметре. Присоски имеют правильную сферическую форму с более или менее округлым отверстием и способны глубоко погружаться в ткань соответствующего вздутия сколекса. Толщина мышечной стенки присосок 0,030—0,070 мм.

Стробила взрослых цепней состоит из 216—460 краспедотных члеников, сильно вытянутых в поперечном направлении. Задние углы сегментов сильно выступают. Края стробилы имеют пильчатый характер. Длина толстого, отчетливо выраженного паруса 0,07—0,140 мм.

По наблюдениям Киршенблата, в случаях, когда в кишечнике суслика развивается один экземпляр цестоды, он достигает большей величины и состоит из большого количества члеников. В случае множественной инвазии каждый из экземпляров имеет меньшую длину и состоит из меньшего количества сегментов, причем все экземпляры, обитающие в данном кишечнике, имеют приблизительно одинаковые размеры.

Тело покрыто довольно толстой кутикулой, толщина которой различна в разных участках данного членика: на тех участках поверхности тела, которые обращены кнаружи, она достигает 0,010 мм толщины, наоборот, на внутренней поверхности паруса истончается до 0,003—0,004 мм. Можно отметить, что толщина кутикулы на поверхности тела постепенно убывает по мере приближения к заднему краю каждого членика. Имеется один ряд кольцевых и под ними один ряд продольных мышечных волокон субкутикулярной мускулатуры. Паренхимная мускулатура стробилы развита умеренно. Имеется два концентрических слоя мелких пучков. Пучки внешнего слоя крупнее (0,015—0,025 мм), несколько сжаты с боков и располагаются с более равными интервалами. Пучки внутреннего слоя мельче, сплюснуты в дорзо-вентральном направлении, располагаются не столь равномерно и весьма нечетко отграничены. Между ними чаще встречаются мелкие пучки и отдельные мышечные волокна. Кнаружи от внешнего слоя в паренхиме видны мелкие разрозненные продольные мышечные волокна, которые отсутствуют в самом переднем участке членика, где кутикула очень близко подходит к медуллярной паренхиме и пучки наружного ряда располагаются непосредственно между клетками субкутикулярного слоя. Существует один поперечный мышечный слой на границе с мозговой паренхимой.

Экскреторная система представлена двумя парами латеральных стволов, проходящих близко к боковым краям стробилы. С увеличением ширины сегментов ширина латеральных полей почти не изменяется, тогда как ширина среднего поля увеличивается в 10—12 раз. Крупные вентральные сосуды в задней части каждого сегмента соединены поперечным каналом. Их диаметр постепенно увеличивается от 0,030 мм и достигает очень больших размеров — 0,300 мм. Дорзальный канал хорошо развит. Он лежит непосредственно кнаружи от вентрального, причем стенки сосудов почти соприкасаются. В молодых сегментах ширина дорзального канала равна ширине вентрального, а в дальнейшем очень слабо уменьшается. Поперечные анастомозы у дорзальных каналов отсутствуют. Главные нервные стволы 0,070 мм в диаметре.

Половой аппарат парный, половые отверстия располагаются в задней половине латеральных краев каждого членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва, причем на обеих сторонах стробилы вагина располагается позади бурсы цирруса. Половые протоки в том же порядке открываются в широкий половой атриум, дно которого куполообразно выпукло. В середине купола располагаются половые отверстия. Размеры половой клоаки к моменту ее созревания составляют 0,070 мм глубины и 0,120 мм ширины. При выставлении цирруса край сегмента может выпячиваться, образуя половой бугорок, причем клоака совершенно уплощается и сохраняется лишь кольцевая бороздка вокруг полового сосочка.

Мужские гонады представлены многочисленными округлыми семенниками, диаметр которых достигает 0,110 мм. Они располагаются в виде сплошного слоя, ограниченного с боков женскими половыми железами, кнаружи от которых семенники не встречаются. В развитом состоянии семенники могут занимать всю длину сегмента. Число семенников варьирует от 150 до 200. Перед вхождением в бурсу цирруса семепровод образует крупный семенной пузырек, расположенный у дорзальной стенки членика, непосредственно кнутри от дна бурсы. По Киршенблату, он может достигать размеров 0,415—0,547 × 0,166—0,182 мм.

Массивная бурса цирруса грушевидной формы достигает 0,450—0,750 мм в длину и 0,120—0,180 мм в толщину. Ее вздутая медиальная половина содержит овальный семенной пузырек, а наружная половина содержит мускулистый циррус, густо усаженный тонкими щетинками, которые у вершины высунутого цирруса имеют 0,015 мм длины.

Во второй половине стробилы циррус чаще бывает высунут. Он имеет вид толстого цилиндрического тела размером 0,280 × 0,040 мм с конически заостренной вершиной. Циррус способен загибаться и проникать сквозь кутикулу в кортикальную паренхиму собственного членика. В развитых сегментах внутренний семенной пузырек занимает полностью всю полость бурсы, так что циррус вытесняется за пределы сумки цирруса, которая внутренним концом пересекает экскреторные сосуды.

Женские половые железы залегают в боковой четверти среднего поля данной стороны. Между ними остается широкое пространство, заполненное семенниками. Ширина этого пространства в развитых гермафродитных члениках составляет $^1/_2$ ширины среднего поля. Вееровидный яичник 0,8—1,4 мм ширины, слагается из большого числа (около сотни) пальцевидных или булавовидных долей. Поральный край его не доходит до линии экскреторных сосудов приблизительно на 0,2—0,4 мм. В продольном направлении лопасти яичника простираются до передней стенки членика. Коллектор органа располагается вентрально, у задней границы членика. Над ним, также у задней границы, симметрично по отношению к яичнику,

залегает желточник, состоящий из нескольких десятков коротких, толстых долек, расходящихся радиально. Ширина желточника 0,30—0,35 мм. Поральную половину яичника сверху притесняет конец семеприемника, который лишь доходит до края желточника.

Весьма характерное строение имеет вагина. Ее копулятивная часть представляет широкий, короткий колбообразный резервуар с очень узким «горлышком», стенки которого изнутри покрыты кутикулой. Широкое внутреннее пространство колбы остается свободным. Длина копулярной части едва достигает $^1/_3$ длины бурсы и составляет 0,210 мм, при ширине около 0,100 мм. Дно резервуара уплощено, что увеличивает сходство с плоскодонной колбой. Средний проводящий участок вагины очень узкий и короткий; длина его лишь немногим превосходит ширину. На уровне середины бурсы цирруса проводящий участок вагины резко отграничен от семеприемника, длина которого достигает 1,2 мм при ширине 0,3—0,4 мм. Последняя составляет около 0,8 длины членика. Семеприемник пересекает экскреторные сосуды позади бурсы цирруса и основною массой находится в среднем поле. Он соприкасается с задней стенкой членика, но отделен от передней стенки слоем лопастей яичника, которые окружают его медиальную половину снизу и спереди. Таким образом, длина семеприемника в несколько раз превышает длину двух других частей вагины, взятых вместе, а проводящая часть сведена на положение перехвата, препятствующего обратному току спермы.

Матка на стадии поперечной трубки тянется через все среднее поле, вдоль передней границы членика, непосредственно у вентральной мышечной стенки. Слепые концы матки заходят кпереди от бурсы цирруса, но не пересекают экскреторных сосудов.

В ходе дальнейшего развития в переднем и заднем направлениях она образует по 35—40 слепых отростков, которые ветвятся вторично. Зачастую можно видеть даже ветви третьего порядка. Основной ствол матки разрастается мало, но разбухшие ветвящиеся отростки занимают в среднем поле всю зону мозгового вещества.

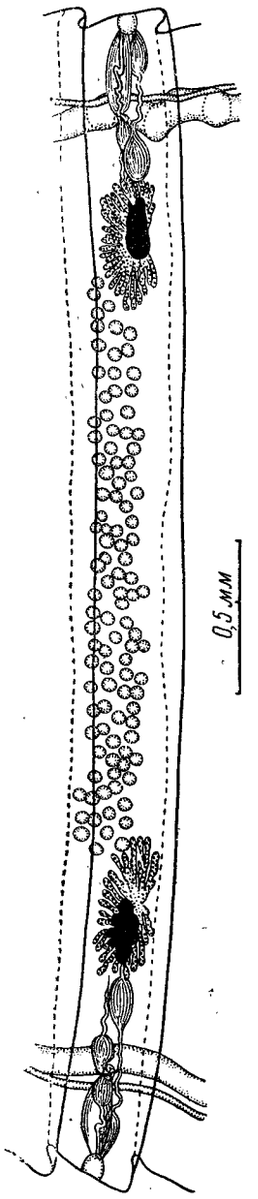
Округлые яйца 0,035—0,050 мм в диаметре, содержат грушевидный аппарат с двумя длинными рожками. Диаметр бульбуса 0,016 мм. Длина эмбриональных крючьев около 0,007—0,008 мм.

Развитие половых органов совершается в следующем порядке. Зачаток женских половых желез и внутреннего отдела бурсы цирруса в виде парного сплошного скопления клеток появляется в самом начале стробилы, там, где еще отсутствует наружная сегментация. С 30-го членика зачаток женских половых желез отделяется от зачатка бурсы, у которой первое время виден лишь тот участок, который лежит кнутри от экскреторных сосудов.

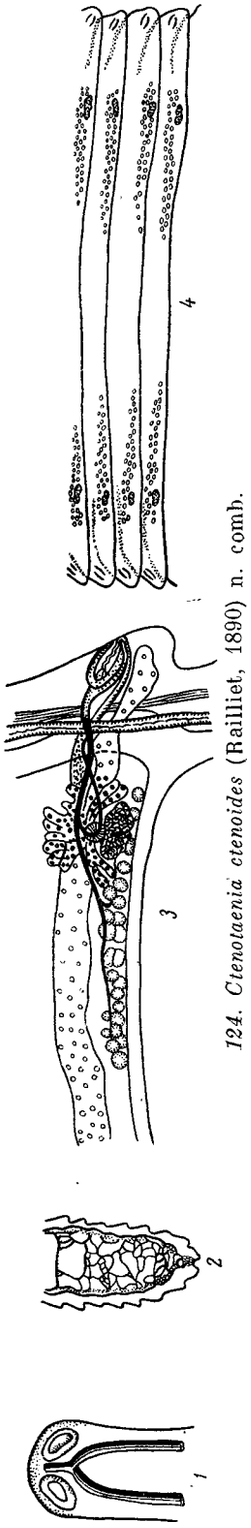
В 40—50-м сегментах в пределах женского зачатка можно различить закладку желточника, яичника и семеприемника. От бурсы цирруса отделяется наружный семенной пузырек. В пространстве между яичниками разбросаны зачатки семенников, которые достигают зрелости в районе 100-го сегмента; женские половые железы созревают несколько позднее.

Половая клоака возникает под покровами тела в виде замкнутого округлого пузыря, имеющего сообщение лишь с полостью копулятивной части вагины. Клоакальный пузырь остается замкнутым на протяжении 20—30 члеников. К моменту созревания семенников, когда семенные пузырьки заполняются спермой, прорывается наружное отверстие клоаки.

Литература: Ахумян, 1946; Киршенблат, 1939, 1947.



123. Ctenotaenia citelli (Kirschenblatt, 1939) n. comb. Гермафродитный членик (оригинал)



124. Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.
1 — экскреторная система в сколексе; *2* — сеть экскреторных сосудов в заднем участке стробилы; *3* — часть гермафродитного членика; *4* — группа гермафродитных члеников (по Стайлсу, 1896)

4. *Ctenotaenia ctenoides* (Railliet, 1890) n. comb.

(рис. 84, 124, 125)

Синонимы: *Dipylidium leuckarti* Riehm, 1881; *Taenia leuckarti* (Riehm, 1881) Neumann, 1888; *Taenia ctenoides* Railliet, 1890; *Moniezia leuckarti* (Riehm, 1881) Blanchard, 1891; *Ctenotaenia leuckarti* (Riehm, 1881) Railliet, 1893; *Ctenotaenia leuckarti* (Riehm, 1881) Stiles et Hassall, 1896; *Cittotaenia ctenoides* (Railliet, 1890) Stiles, 1896; *Cittotaenia ctenoides* (Riehm, 1881) Arnold, 1938.

Дефинитивные хозяева: кролики — *Oryctolagus cuniculus* (L.), *O. cuniculus domest.*, *O. cuniculus algiris* Locke.

Промежуточные хозяева: почвенные клещи — *Cepheus cepheiformis*, *Galumna nervosus* Berl., *G. obvious* Berl., *Liebstadia similis*, *Liacarus coracinus*, *Notaspis coleoptratus*, *Pelops acromius*, *Scheloribates laevigatus*, *Scutovertex minutus*, *Trichoribates incisellus*, *Xenillus tegeocranus*.

Географическое распространение: Европа, Азорские острова.

Историческая справка. *Ctenotaenia ctenoides* впервые обнаружил Рим (Riehm, 1881) и назвал *Dipylidium leuckarti*. Нейман (Neumann, 1888) перевел ее в род *Taenia*. Райе (Railliet, 1890) установил, что видовое имя *T. leucarti* впадает в гомономию с *Taenia leuckarti* Krabbe, 1869, и должно быть отброшено. Поэтому Райе предложил именовать гельминта как *Taenia ctenoides*.

Бланшар (1891) переводит этот вид в род *Moniezia* под именем *Moniezia leuckarti*, но Райе (1893), а позднее Стайлс и Гэссэл (1896) рассматривают его в составе рода *Ctenotaenia* под именем *Ct. leuckarti* (Riehm, 1881).

Стайлс в 1896 г. включает этот вид в список видов рода *Cittotaenia* под названием *Cittotaenia ctenoides*. С того времени это наименование гельминта было принято в мировой литературе, однако Арнольд, нарушая правила зоологической номенклатуры, связывает название «ctenoides» с именем Рима, именуя вид как *Cittotaenia ctenoides* (Riehm, 1881) Stiles et Hassall, 1896.

Мы помещаем вид в состав рода *Ctenotaenia*, именуя его как *Ctenotaenia ctenoides* (Railliet, 1890) n. comb.

Описание (по литературным данным). Длина тела достигает 480 мм, а по Стайлсу (1896) даже 800 мм. Максимальная ширина 10,0—10,5 мм. Сколекс сравнительно миниатюрный, 0,32—0,48 мм в диаметре, переходит в короткую шейку 0,25—0,42 мм длины. Ширина присосок 0,12—0,25 мм (в среднем 0,16 мм). Стробила слагается из 560—750 широких, коротких члеников. Последние 10—15 проглоттид зачастую остаются стерильными.

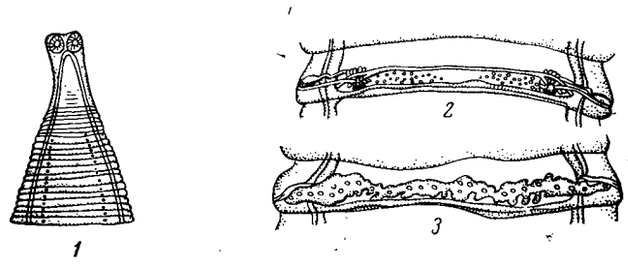
Строение мускулатуры, по Бэру (1927а), напоминает *C. pectinata*, но экскреторная система иного типа. По бокам стробилы проходят две пары экскреторных каналов, из которых более широкие вентральные в задней части каждого членика образуют поперечный анастомоз. Только последние восемь члеников имеют разветвленную экскреторную систему.

Половая клоака локализуется в задней половине краев членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Около 120—160 семенников располагаются в две группы в боковых частях среднего поля, позади от женских половых желез. Каждая группа включает 60—80 семенников, 0,050—0,080 мм в диаметре. На рис. 15 Арнольд размещает семенники медиально от женских половых

желез; по Стайлсу (1896, табл. XIV, рис. 5), некоторое количество семенников может встречаться позади женских гонад. По средней линии стробилы между группами семенников остается широкое свободное пространство.

Бурса цирруса короткая, толстая, 0,16—0,25 мм длины (в среднем 0,23 мм) и 0,13—0,23 мм толщины, не достигает даже линии прохождения продольного нерва поральной стороны. Она содержит семенной пузырек и хорошо развитый циррус. Зачатки мужских половых желез появляются в 85—100-м сегментах.

Женские половые железы парные, располагаются в боковых частях среднего поля, неподалеку от экскреторных сосудов. Вееровидный яичник 0,40—0,88 мм ширины. От яичника в каудальном направлении отходит яйцевод, который вскоре сливается с протоком семеприемника. Проток оплодотворения проникает в тельце Мелиса, где сливается с протоком желточника. Маточный проток направляется кпереди и вливается в трубчатую матку, которая впоследствии разрастается и становится мешковидной. Концы матки на стадии поперечной трубки пересекают экскреторные сосуды с дорзальной стороны и заходят в латеральное поле членика. Вульва располагается вентрально от мужского отверстия. Вагина залегает вентрально и позади бурсы цирруса. Она образует удлиненный семеприемник.



125. Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.
1 — передний конец тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (по Арнольду, 1938)

Яйца 0,064 мм в диаметре, содержат хорошо развитый грушевидный аппарат. При подсыхании яйца принимают форму трехгранной пирамидки высотою 0,061—0,064 мм. Бульбус грушевидного аппарата до 0,026 мм. Тесно сближенные рожки 0,023—0,031 мм длины, оканчивающиеся свободно. К вершинам рожек прикрепляются нежные нити.

Литература: Калантарян, 1926; Arnold, 1938; Baer, 1927; Blanchard, 1891; Joyeux et Baer, 1936; Lopez-Neyra, 1944; Neumann, 1886; Obits, 1934; Railliet, 1890, 1893; Riehm, 1881a; Schwartz, 1928; Sprehn, 1932; Stiles, 1896; Stunkard, 1934; Weimer etc. 1934; Stiles et Hassall, 1896.

5. *Ctenotaenia praecoquis* Stiles, 1895

(рис. 126)

Синоним: *Cittotaenia praecoquis* Stiles, 1895) Stiles et Hassall, 1896; *Ctenotaenia praecoquus* Stiles, 1895 (вследствие опечатки).

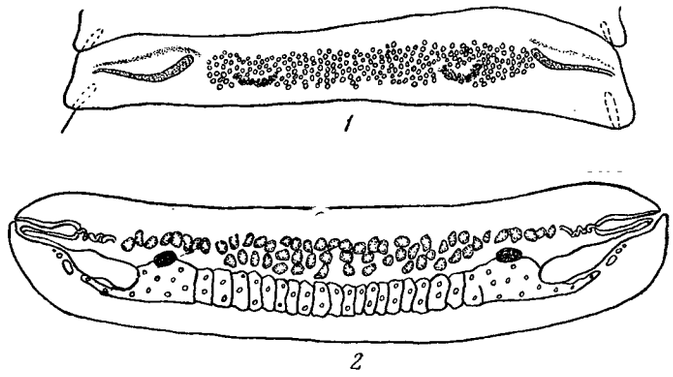
Хозяин: гофер — *Geomys bursarius* Shaw. (грызуны).

Место обнаружения: шт. Айова (США).

Два экземпляра этого паразита были собраны Осборном и описаны Стайлсом в 1895 г. как *Ctenotaenia praecoquis*.

В 1896 г. Стайлс и Гэссэл переместили этот вид в род *Cittotaenia*, но мы восстанавливаем его первоначальное положение.

Описание (по Стайлсу, 1896, стр. 181—183). Вид характеризуется малыми размерами. Длина зрелого экземпляра составляет около 40 мм, наибольшая ширина 5,5 мм. Сколекс 0,43 мм ширины, присоски 0,160 × × 0,128 мм. Шейка короткая, широкая. Сегментация становится заметна



126. Ctenotaenia praecoquis Stiles, 1895

1 — гермафродитный членик тотально; *2* — то же в поперечном сечении (по Стайлсу, 1896)

на расстоянии 0,56 мм от переднего конца, при длине сколекса 0,032 мм. Членики краспедотного типа; парус перекрывает $^1/_3$ длины молодых и $^1/_6$ длины зрелых члеников.

Половой аппарат парный. Половые отверстия располагаются в средней трети бокового края сегментов. Половые протоки тянутся дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Зачатки половых желез появляются в первых члениках. Семенники весьма многочисленны (по Бэру, 200), занимают дорзальную часть мозговой паренхимы, почти во всю ширину среднего поля. Значительное количество семенников выходит спереди от яичника латерально от женских половых желез, но не достигает линии латеральных экскреторных сосудов. Они занимают широкое сплошное поле, залегая в средней его части в 4—5 слоев. Бурса цирруса 0,24 мм длины и 0,096 мм толщины, довольно мускулистая, булавовидная, суживается к латеральному концу. Вздутая медиальная часть бурсы содержит овальный семенной пузырек. До впадения в бурсу цирруса семепровод образует систему извилин.

Женские половые железы в среднем поле членика залегают на половине расстояния между средней линией и экскреторными сосудами. Вагина 0,019 мм толщины располагается вентрально от бурсы цирруса. Кнутри от экскреторных сосудов она образует крупный овальный семеприемник 0,72 мм длины и 0,19 мм толщины. Матка в виде поперечной трубки, образует многочисленные карманы. Она пролегает вентрально от семенников и может пересекать экскреторные сосуды и нерв. Яйца 0,032—0,036 мм; булбус грушевидного аппарата 0,008—0,012 мм в диаметре; от него отходят два длинных рожковидных придатка.

Литература: Baer, 1927a; Stiles, 1895; Stiles et Hassall, 1896.

6. *Ctenotaenia quadrata* (Linstow, 1904) n. comb.

(рис. 127)

Синонимы: *Cittotaenia quadrata* Linstow, 1904, *Cittotaenia pectinata* (Goeze, 1782) Baer, 1927, p. p.

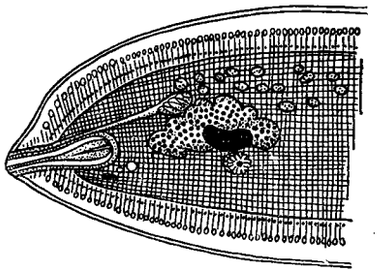
Хозяин: грызун — *Lagidium peruanum* Meyen.

Место обнаружения: Перу (Южная Америка).

Историческая справка. *C. quadrata* весьма неполно описана Линстовым (Linstow, 1904) от грызунов Южной Америки. Бэр (1927) поместил этот вид цестод в синонимы *Cittotaenia pectinata*. Но *C. quadrata* отличается от *C. pectinata* рядом признаков: 1) Линстов отмечает, что у *C. quadrata* циррус густо усажен шипиками, тогда как у *C. pectinata* поверхность цирруса гладкая; 2) семенники *C. quadrata*, в изображении Линстова, не заходят порально от женских половых желез, в то время как у *C. pectinata* от двух до четырех десятков семенников всегда можно видеть латерально от желточника; 3) бурса цирруса *C. quadrata*, по Линстову, не пересекает экстреторных сосудов, у *C. pectinata* половина бурсы цирруса располагается в пределах среднего поля.

На основании перечисленных различий мы считаем *C. quadrata* самостоятельным видом и временно помещаем его в род *Ctenotaenia* Railliet, 1893.

Описание (по Линстову, 1904, стр. 680—681). Длина тела 180 мм. Короткий сколекс 0,87 мм ширины. Округлые присоски 0,17 мм в диаметре. Позади сколекса тело быстро расширяется. Все членики стробилы вытянуты в поперечном направлении. Первые сегменты 0,079 мм длины и 1,500 мм ширины, последние 1,26 × 0,30 мм. В паренхиме кнаружи от поперечной мускулатуры располагается двойной слой продольных мышц. Имеется две пары продольных экскреторных сосудов. Узкий дорзальный канал располагается кнаружи от широкого вентрального. Известковые тельца отсутствуют.



127. Ctenotaenia quadrata (Linstow, 1904) n. comb.

Поперечный срез участка гермафродитного членика (по Линстову, 1904)

Половой аппарат парный. Половые отверстия двусторонние, открываются в середине длины края члеников. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов.

Очень многочисленные семенники размером 0,088 × 0,053 мм располагаются в пределах среднего поля членика. Мускулистая стенка бурсы цирруса слагается из мощной кольцевой мускулатуры, кнаружи от которой находится тонкий слой продольной. Циррус короткий, толстый, густо усажен шипиками. Женские половые железы располагаются в боковых частях среднего поля, возле самых экскреторных каналов. Лопастный яичник занимает $^1/_7$ ширины членика. Он содержит яйцеклетки 0,016 мм в диаметре. Вентрально от него лежит желточник с клетками 0,005 мм ширины; еще ниже залегает тельце Мелиса. (Мы сомневаемся в правильности описания Линстовом пространственных отношений женских половых желез *C. quadrata*, так как у всех аноплоцефалид тельце Мелиса локализуется у дорзальной стенки членика.) Вагина образует небольшой семеприемник. Матка тянется поперек мозгового слоя паренхимы, формируя дорзальные и вентральные карманы. Яйца четырехугольной формы, 0,13 мм в диаметре, содержат грушевидный аппарат 0,015 мм ширины.

Литература: Baer, 1927a, Goeze, 1782; Linstow, 1904.

7. *Ctenotaenia rhea* (Fuhrmann, 1904) n. comb.

(рис. 128)

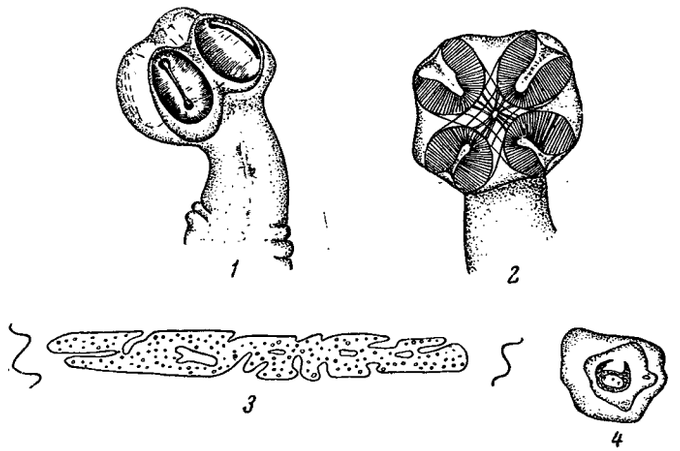
Синоним: *Cittotaenia rhea* Fuhrmann, 1904.

Хозяин: нанду — *Rhea americana*.

Географическое распространение: Южная Америка. Интенсивность инвазии достигает 100 экземпляров.

Ctenotaenia rhea является единственным представителем аноплоцефалид, обитающих у бескилевых птиц (*Ratitae*). Равным образом, *C. rhea* — единственный паразит нанду (американский страус), относящийся к роду *Ctenotaenia*, типичные представители которого обитают у грызунов.

По своим диагностическим признакам поименованный вид гельминта целиком соответствует диагнозу рода *Ctenotaenia*. Тем не менее обитание у птиц сем. *Rheidae* наводит на размышление о том, что его морфологическое сходство с *Ctenotaenia* может не подтвердиться при более углубленном исследовании.



128. Ctenotaenia rhea (Fuhrmann, 1904) n. comb.
1 — сколекс, тотально (вид сбоку); *2* — сколекс, оптический срез (вид спереди); *3* — зрелый членик; *4* — яйцо (по Фурману, 1904)

Описание (по Фурману, 1921, стр. 447—451). Длина сильно сократившейся стробилы без зрелых члеников составляет 50—90 мм. Следовательно, истинная длина зрелой стробилы будет значительно больше. Ширина 3 мм. Сколекс 1,2 мм ширины, четко отделяется от более узкой шейки. Крупные, мощные присоски имеют овальные очертания. Их продольный диаметр составляет 0,7 мм, поперечный 0,55 мм. Отверстия присосок имеют вид продольной щели. Краспедотные членики всегда вытянуты в поперечном направлении. Молодые проглоттиды 0,040 мм, зрелые 0,28 мм длины. Мускулатура стробилы мощно развита. Она пронизывает кортикальную паренхиму, столь пышно развитую, что на долю медуллярного вещества приходится всего лишь $^1/_5$ толщины сегмента. Продольная мускулатура образует мелкие пучки, включающие от 6 до 23 волокон. Пучки располагаются беспорядочно, в 5—7 этажей, не образуя правильных концентрических слоев. Имеется две пары продольных сосудов выделительной системы, расположенных очень близко к боковым краям стробилы. Вентральные сосуды 0,06—0,08 мм ширины, соединяются крупным поперечным анастомозом в каждом членике. Более узкие дорзальные залегают над вентральными стволами.

Половой аппарат парный. Половые отверстия располагаются у передней границы задней трети латеральных краев членика. Около сотни семенников занимают непрерывное пространство, ограниченное с боков женскими половыми железами. Лишь небольшое количество семенников находится впереди и позади яичников. Фурман пишет (стр. 448), что «как и у *Cittotaenia pectinata*, отдельные семенники лежат впереди и позади яичника». По данным современных иностранных авторов и по нашим личным наблюдениям, впереди яичника семенники у *M. pectinata* никогда не встречаются. Диаметр семенников 0,05—0,06 мм. Бурса цирруса длинная и узкая, 0,4—0,06 мм длины и только 0,020 мм толщины. До впадения в бурсу семепровод образует целый клубок извилин. Внутри сумки он также слегка извивается.

Женские половые железы целиком укладываются в боковых частях среднего поля и удалены друг от друга на расстояние около 1,0 мм. Вееровидный яичник 0,5 мм ширины своими долями обнимает лежащий позади него желточник, имеющий 0,19 мм в поперечнике.

Вагина до уровня медиального конца бурсы тянется в виде слегка волнистой трубки; дальше кнутри она образует грушевидный семеприемник. Матка вначале имеет форму простой поперечной трубки, выходящей в стороны за линии экскреторных сосудов. С поступлением яиц ее передняя и задняя стенки образуют слепые карманы. Зрелая матка имеет вид поперечного лопастного мешка, доходящего в стороны почти до самой кутикулы.

Яйца 0,070 мм в диаметре, имеют три оболочки. Внутренняя оболочка (эмбриофора) образует грушевидный аппарат, имеющий на полюсах два рожковидных придатка 0,010—0,012 мм длины, которые направлены навстречу друг другу. Основания придатков удалены одно от другого на значительное расстояние. Таким образом, грушевидный аппарат *C. rhea* напоминает грушевидный аппарат *Moniezia* на ранних стадиях развития.

Литература: Baer, 1927a; Fuhrmann, 1904, 1921; Neveu-Lemaire, 1936.

8. *Ctenotaenia variabilis* Stiles, 1895

(рис. 129)

Синонимы: *Taenia pectinata* (Goeze, 1782) Curtice, 1892, pp. *Cittotaenia variabilis* (Stiles, 1895) Stiles et Hassall, 1896; *Cittotaenia variabilis angusta* Stiles, 1896; *Cittotaenia variabilis imbricata* Stiles, 1896.

Хозяева: грызуны—*Sylvilagus floridanus mallurus*, *S. palustris*.

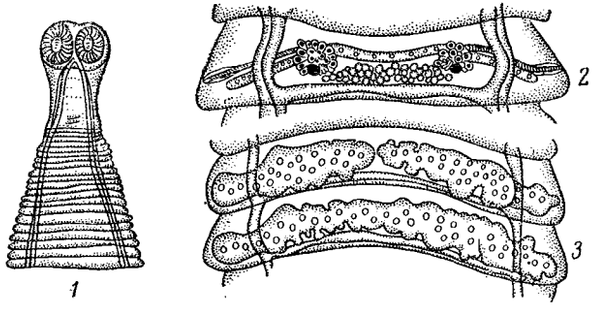
Локализация: средний отдел тонкой кишки.

Географическое распространение: Северная Америка.

Историческая справка. Описывая этого гельминта, Стайлс долго колебался в определении того, насколько признаки *C. variabilis* достаточны для установления особого вида. В своей монографии по цестодам зайцев (1895), он указывает, что дюжину раз менял свое решение, расценивая описанную цестоду то в качестве представителя нового вида, то низводя в ранг подвида *C. pectinata*. В конечном итоге, он решил считать ее особым видом — *Ctenotaenia variabilis*. Стайлс и Гэссел в 1896 г. перевели этот вид в род *Cittotaenia*. В следующей работе того же года Стайлс не только подтверждает видовую самостоятельность *C. variabilis*, но и подразделяет на подвиды (*C. v. variabilis*, *C. v. imbricata*), основываясь на особенностях строения заднего края членика. Это подразделение с полным основанием было отвергнуто последующими авторами — Холл (Hall, 1908), Даутит (Douthitt, 1915), Джон (John, 1926), Бэр (Baer, 1927a).

Арнольд (Arnold, 1938). Более того, само видовое название *C. variabilis* Бэр (1927а) помещает в число синонимов *Cittotaenia pectinata* (= *Mosgovoyia pectinata*). Однако Арнольд (1938), заново изучив препараты Стайлса, а также свой собственный материал, включающий 97 экземпляров цестод, подтверждает видовую самостоятельность *C. variabilis*, устанавливая отличия не только в анатомии стробилы и экологии хозяев, но также и в темпе развития половых желез. С нашей точки зрения *C. variabilis* должна расцениваться самостоятельным видом: от *M. pectinata* ее отделяет отсутствие семенников, лежащих латерально от яичника, выхождение матки за пределы среднего поля, малые размеры бурсы цирруса, не достигающей линии экскреторных сосудов, а также отсутствие дополнительных стволов экскреторной системы (что установлено по рисунку в работе Стайлса, 1896).

О п и с а н и е (по литературным данным). Длина тела до 180—450 мм, ширина 10—10,5 мм. Число проглоттид может достигать 750. Сравнительно маленький сколекс, 0,32—0,61 мм ширины, округлые присоски 0,12—0,28 мм в диаметре (в среднем 0,21 мм). Шейка 0,26 — 0,84 мм длины. Форма переднего участка тела сильно варьирует в зависимости от состояния мускулатуры.



129. Ctenotaenia variabilis Stiles, 1895

1 — передний конец тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (по Арнольду, 1938)

Половые отверстия открываются в средней трети бокового края проглоттид. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. В каждом членике насчитывают от 60 до 135 семенников, которые лежат в задней половине сегмента, в пространстве между двумя яичниками, позади матки, но в стороны от женских половых желез не выходят. Семенники появляются в районе 125-го сегмента и достигают зрелости в 175-м. Размеры развитых семенников составляют 0,053—0,071 (в среднем 0,062) мм. Бурса цирруса узкая, слабая, с тонкой стенкой. Она имеет 0,32—0,45 мм длины и не достигает линии экскреторных каналов. Семепровод до впадения в бурсу цирруса образует многочисленные извилины, при наполнении спермой выполняющих функцию семенного пузырька. Извилины располагаются преимущественно кнутри от экскреторных сосудов.

Женские половые железы располагаются в боковых участках среднего поля на некотором удалении от экскреторных каналов. Железы закладываются в районе 40—50-го сегментов, а их протоки — в районе 95—105-го. Многолопастный яичник достигает 0,48—0,71 мм ширины. Вагина лежит вентрально от сумки цирруса. Ее дистальный участок длиною 0,48 мм окружен сильно окрашивающимися железистыми клетками. Он переходит в узкий канал, который впоследствии расширяется, образуя семеприемник. Последний оформляется в районе 160-го сегмента. Проток семеприемника вливается в яйцевод, принимающий затем проток желточника. Молодая матка на стадии поперечной трубки пересекает экскреторные каналы с дорзальной стороны и далеко вдается в пределы латеральных полей. Матка двойная или одиночная. По Стайлсу (1896) в большинстве

члеников стробилы закладывается по две матки, которые впоследствии сливаются. В ходе развития матка образует сперва передние и задние ветви, а затем она становится мешковидной. Яйца 0,053—0,071 мм, содержат развитый грушевидный аппарат, диаметр бульбуса которого составляет 0,012—0,016 мм.

Л и т е р а т у р а: Arnold, 1938; Baer, 1927a; Curtice, 1892; Goeze, 1782; Douthitt, 1915; Hall, 1908; Hermann et Jankiewiez, 1943; Honess, 1935; John, 1926; Stiles, 1895, 1896; Stiles et Hassall, 1896.

Род VI. *Flabelloskrjabinia* gen. nov.

С и н о н и м: *Anoplocephala* Blanchard, 1848, p. p.

Род *Flabelloskrjabinia*, gen. nov., мы устанавливаем для цестод тапира Филиппин, которые были отнесены к роду *Anoplocephala* под именем *Anoplocephala tapirus* Chin, 1938. При определении систематического положения этого вида аноплоцефалид мы не можем принять точку зрения Чина (Chin, 1938) и отнести этот вид к роду *Anoplocephala*, так как анатомическое строение *A. tapirus* существенно отличается от строения типичного вида рода *Anoplocephala* — *A. perfoliata*. Отметим главнейшие отличия.

1. Экскреторная система *A. tapirus* представлена двумя парами продольных латеральных сосудов, тогда как у *A. perfoliata* продольные сосуды многочисленны.

2. Мужские и женские половые железы *A. tapirus* простираются в горизонтальной плоскости, а у типичного вида рода *Anoplocephala* они распространяются в вертикальном направлении.

3. Яичник *A. tapirus* имеет обычное вееровидное строение, причем лопасти яичника отходят от компактной центральной части органа, в то время как у типичных аноплоцефал яичник слагается из поперечной парной трубки, от которой в дорзальном направлении отходят ветвящиеся отростки.

4. Хозяином *A. tapirus* является тапир. У этого своеобразного непарнокопытного до сего времени не найдено цепней, отвечающих диагнозу рода *Anoplocephala*.

Вышеперечисленные доводы говорят о необходимости выделения *A. tapirus* в особый род — *Flabelloskrjabinia* gen. nov., который называем в честь нашего учителя академика К. И. Скрябина; в названии подчеркивается вееровидное строение яичника (flabellum — веер).

Д и а г н о з рода *Flabelloskrjabinia* gen. nov. *Anoplocephalinae* довольно крупных размеров. Невооруженный сколекс, без придатков несет четыре присоски. Многочисленные краспедотные членики вытянуты в поперечном направлении. Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия односторонни; половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва (?). Многочисленные семенники располагаются широкой полосой в среднем поле членика, причем часть семенных фолликулов лежит впереди и порально от женских половых желез. Яичник вееровидный. Развивающаяся матка пролегает впереди женских половых желез, она имеет вид поперечной трубки, которая образует хорошо выраженные глубокие карманы или дивертикулы. Зрелые яйца снабжены грушевидным аппаратом с двумя рожками.

В ленточной стадии паразитируют в кишечнике непарнокопытных (тапиры).

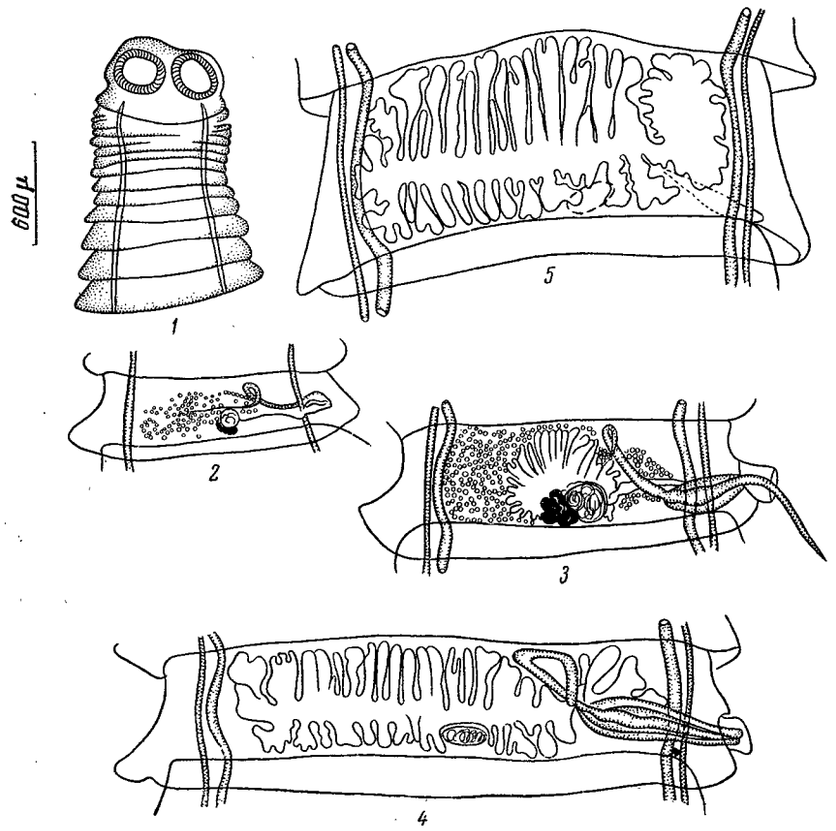
Типичный вид: *Flabelloskrjabinia tapirus* (Chin, 1938) n. comb.

1. *Flabelloskrjabinia tapirus* (Chin, 1938) n. comb.

(рис. 130)

Синоним: *Anoplocephala tapirus* Chin, 1938.

Хозяин: тапир — *Tapirus* sp.
Локализация: тонкие кишки.
Место обнаружения: Филиппины (?).
Интенсивность инвазии: в одном организме хозяина были найдены многочисленные экземпляры цестод этого вида.



130. Flabelloskrjabinia tapirus (Chin, 1938) n. comb.

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — недоразвитый гермафродитный членик; *3* — развитый гермафродитный членик; *4* — созревающий членик; *5* — вполне зрелый членик
(по Чину, 1938)

Описание (по Чину, 1938, стр. 605—607). Длина стробилы, содержащей более сотни проглоттид, составляет от 80 до 112 мм, максимальная ширина 8 мм. Сколекс 0,67 мм, присоски 0,30 мм в диаметре. Шейка отсутствует. Членики вытянуты в поперечном направлении, задний край сегментов значительно шире переднего.

Экскреторная система представлена четырьмя продольными каналами, причем дорзальные сосуды лежат кнаружи от более широких вентральных.

Половые отверстия односторонни, открываются в задней половине латерального края члеников. Женское половое отверстие локализуется позади мужского. Половой сосочек обычно сильно выступает. Многочисленные семенники располагаются единой группой в пространстве между экскреторными сосудами — апорально, впереди и порально от женских половых желез. Основная масса семенников находится в апоральной половине среднего поля. Семепровод начинается в апоральной половине членика, проходит над яичником, образует одну крупную петлю в виде буквы «е» и проникает в сумку цирруса. Последняя имеет 0,60 мм длины и пересекает экскреторные сосуды. Женские половые железы лежат у задней стенки, почти по средней линии члеников. Вееровидный многолопастный яичник 0,20 × 0,25 мм ширины. Позади него лежат лопастный, неправильной формы желточник и крупный, почти сферический семеприемник. Матка в виде поперечной трубки с длинными дивертикулами залегает в среднем поле членика. Многочисленные овальные яйца 0,048 × × 0,028 мм.

Развитие полового аппарата осуществляется в довольно быстром темпе. Бурса цирруса появляется уже в 8-м сегменте, семенники — в 15-м, яичник — в 20-м. В области 25-го членика видны практически все главные детали полового аппарата; полного развития они достигают около 30-го сегмента. В дальнейшем половые железы деградируют, и пышно развивается матка.

Литература: Chin, 1938.

2. *Flabelloskrjabinia globiceps* (Diesing, 1856) n. comb.

Синонимы: *Anoplocephala globiceps* (Diesing, 1856), Luhe, 1895, *Paranoplocephala mamillana* (Mehlis, 1831) Baer, 1927, p. p.

Хозяин: американский тапир — *Tapirus terrestris*.
Локализация: тонкие кишки.
Место обнаружения: Бразилия.

Тапиры распространены в Индо-Малайской и Неотропической зоогеографических областях. У американского тапира была найдена в 1856 г. Дизингом цестода *Taenia* (= *Anoplocephala globiceps*), которую Бэр (1927а) относит к роду *Paranoplocephala* и сводит в синонимы *P. mamillana*, обитающей в кишечнике лошади. Мы считаем, что внешнее сходство *A. globiceps* и *P. mamillana* не дает достаточных оснований для сведения их в один вид, тем более что внутренняя анатомия *A. globiceps* осталась почти неизученной.

Восстанавливая видовую самостоятельность *T. globiceps*, мы условно помещаем этот вид в род *Flabelloskrjabinia* gen. nov.

Описание (по Люэ, 1895, стр. 203—204). Длина тела 25—40, ширина около 3 мм. Сколекс 0,8 мм ширины, почти кубической формы. Шейка отсутствует. Ширина члеников очень быстро нарастает и может достигать максимума на расстоянии 1 мм позади сколекса. Гермафродитные сегменты 0,3 мм длины и 2,8—3,2 мм ширины; при созревании они несколько вытягиваются. Общее число сегментов стробилы 30—40.

Половой атриум представляет довольно вместительную полость с узким отверстием. Бурса цирруса 1,0 мм длины и 0,15 мм толщины, развивается очень рано. В 7-м сегменте она уже способна функционировать. Стенки бурсы состоят из наружной продольной и внутренней кольцевой мускулатуры. Циррус вооружен шипиками. Вагина образует крупный семеприемник. В 10—12-м члениках уже появляется матка — в виде поперечной трубки. При заполнении яйцами она очень быстро образует передние и задние карманы со вторичными выпячиваниями. Яйца с тремя

оболочками: наружная двуконтурная, полигональная, 0,043 × 0,025 мм: средняя очень тонкая; внутренняя образует грушевидный аппарат с двумя рожками. Диаметр грушевидного аппарата 0,010 мм.

Литература: Baer, 1927; Chin, 1938; Diesing, 1856; Lühe, 1895; Mehlis, 1831.

Род VII. *Fuhrmannodes* Strand, 1942

Синоним: *Baeriella* Fuhrmann, 1933, nec Simon, 1903.

Род *Fuhrmannodes* был первоначально описан Фурманом под именем *Baeriella*, но затем Штранд (Strand, 1942) его переименовал, поскольку родовое имя *Baeriella* оказалось занятым.

Этот род во многом сходен с родом *Progamotaenia* Nybelin, 1917, но отличается непрерывным простиранием семенников, которые у рода *Progamotaenia* образуют две отдельные группы. Этот признак обычно носит видовой характер. Имея в виду своеобразное строение сколекса *Fuhrmannodes proterogyna* и его биологические особенности, мы воздержались от соединения двух названных родов в один.

Диагноз (по Фурману, 1933, стр. 178). *Anoplocephalinae* небольших размеров. Присоски расположены на конических выростах сколекса. Членики стробилы краспедотного типа. Свободный край паруса лопастный. Половой аппарат парный. Женские половые железы развиваются гораздо раньше мужских. Семенные пузырьки хорошо развиты; они заполняются спермой после исчезновения женских половых желез. Многочисленные семенники располагаются непрерывной полосой поперек всего среднего поля, впереди от женских половых желез. Вагина образует объемистый семеприемник. В каждом зрелом членике закладываются две мешковидные матки. Яйца с грушевидным аппаратом. Взрослые в кишечнике сумчатых (*Marsupialia*).

Типичный и единственный вид: *Fuhrmannodes proterogyna* (Fuhrmann, 1933) Strand, 1942.

1. *Fuhrmannodes proterogyna* (Fuhrmann, 1933) Strand, 1942
(рис. 131)

Синоним: *Baeriella proterogyna* Fuhrmann, 1933

Хозяин: кенгуру — *Macropus rufus*.

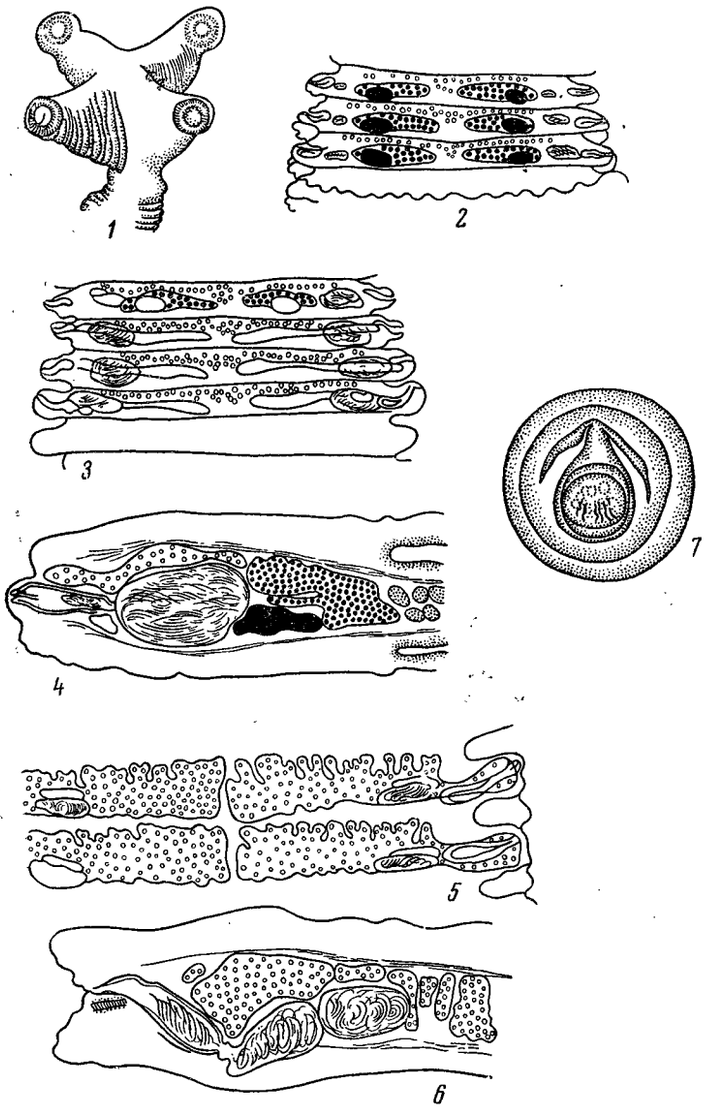
Локализация: кишечник.

Единственный экземпляр этого своеобразного цепня был найден в кишечнике кенгуру, умершего в Зоологическом саду в Женеве.

Описание (по Фурману, 1933, стр. 172—177). Длина зрелого экземпляра всего 20 мм, максимальная ширина 3,6 мм. Паразит обладает своеобразным сколексом 2,3 мм в ширину. Присоски 0,46 × 0,52 мм располагаются на стебельчатых выростах, что придает сколексу при рассмотрении спереди крестообразную конфигурацию. Шейка отсутствует. Стробила содержит 90 члеников, вытянутых в поперечном направлении. Последние членики 3,6 мм ширины и 0,72 мм длины; длина паруса 0,29 мм. Свободный край паруса лопастный. Мощно развитая продольная мускулатура образует один слой четко разграниченных крупных пучков. Толщина зоны, занимаемой продольными мышцами, составляет $^1/_6$ толщины членика (0,08—0,096 мм).

Половой аппарат парный. В каждом членике имеется около сотни семенников, достигающих 0,043 мм в диаметре. Они не распределяются

на две группы, но тянутся непрерывной полосой поперек среднего поля в передней его половине. Впереди яичников они располагаются в один слой, а между женскими половыми железами в 2—3 слоя. Довольно



131. Fuhrmannodes proterogyna (Fuhrmann, 1933) Strand, 1942.

1 — сколекс; *2* и *3* — горизонтальные срезы гермафродитных члеников; *4* — поперечный разрез участка гермафродитного членика; *5* — горизонтальный и *6* — поперечный срезы зрелых члеников; *7* — яйцо (по Фурману, 1933)

крупная бурса цирруса 0,34—0,39 мм длины и 0,096 мм толщины. Две трети полости бурсы занимает внутренний семенной пузырек. Имеется также наружный пузырек, расположенный дорзально впереди семеприемника. Женская половая система развивается значительно ранее мужской. Зачатки женских желез заметны уже в седьмом членике. В 18-м имеется закладывающаяся матка в виде поперечного сплошного тяжа клеток и зачаток

бурсы цирруса. Зачатки семенников на тотальном препарате можно видеть лишь в 26-м сегменте. В 31-м женские половые железы уже достигли зрелости и семеприемник наполнен спермой, но семенники имеют всего только 0,009 мм в диаметре. В 35—37-м яичник опоражнивается и пропадает, а матка заполняется яйцами. Семенники достигают зрелости не ранее 40-го, а исчезают полностью в 64-м членике.

Развитый яичник имеет 0,43 мм ширины, желточник 0,13 мм в поперечнике, локализуется порально от середины яичника. Обе железы имеют компактное слегка лопастное строение. Вагина образует объемистый семеприемник 0,26 мм длины и 0,13—0,17 мм толщины, который сохраняется до конца стробилы. Парная матка проходит обычно четыре стадии развития. Развитые матки сходятся по средней линии и, повидимому, сливаются между собой. Лопасти матки могут проникать в кортикальную паренхиму и достигать кутикулы. Яйца 0,043 мм в диаметре, имеют три оболочки. Средняя оболочка очень тонкая, 0,034 мм в диаметре. Эмбриофора образует грушевидный аппарат с двумя рожками, переходящими в филаменты. Онкосфера 0,019 мм в поперечнике.

Литература: Fuhrmann, 1933; Strand, 1942.

Род VIII. *Hemiparonia* Baer, 1925

Этот род цестод австралийских птиц, подобно роду *Paronia*, характеризуется подковообразной формой матки, но отличается от упомянутого рода непарностью полового аппарата.

Диагноз (по Бэру, 1927а, с нашим дополнением). *Anoplocephalinae* средних размеров. Членики стробилы умеренной ширины, с коротким парусом. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия односторонние. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Вентральные экскреторные сосуды широкие, в области слияния с поперечными каналами нередко формируют крупные расширения. Семенники многочисленны, занимают непрерывное поле позади и по сторонам от женских половых желез, залегающих по средней линии, в передней половине среднего поля. Семенники могут выходить в стороны за линию положения вентральных экскреторных сосудов. Матка — сначала трубчатая, в форме подковы, обращенной выпуклостью кпереди. При созревании она расширяется, образуя боковые карманы.

Взрослые — у попугаев (*Psittaci*).

Типичный вид: *Hemiparonia cacatuae* (Maplestone, 1922) Baer, 1925.

В пределах этого рода имеется два вида цепней.

Определительная таблица видов рода *Hemiparonia*

1 (2). Число семенников около 200. Бурса цирруса 0,30×0,13 мм. . . . . *Hemiparonia cacatuae* (Maplestone, 1922) Baer, 1925 . . . . . стр. 280

2 (1). Число семенников около 150. Бурса цирруса 0,22—0,25×0,07—0,13 мм. . . *Hemiparonia merotomocheta* Woodland, 1930 . . . . . стр. 283

1. *Hemiparonia cacatuae* (Maplestone, 1922) Baer, 1925

(рис. 132, 133)

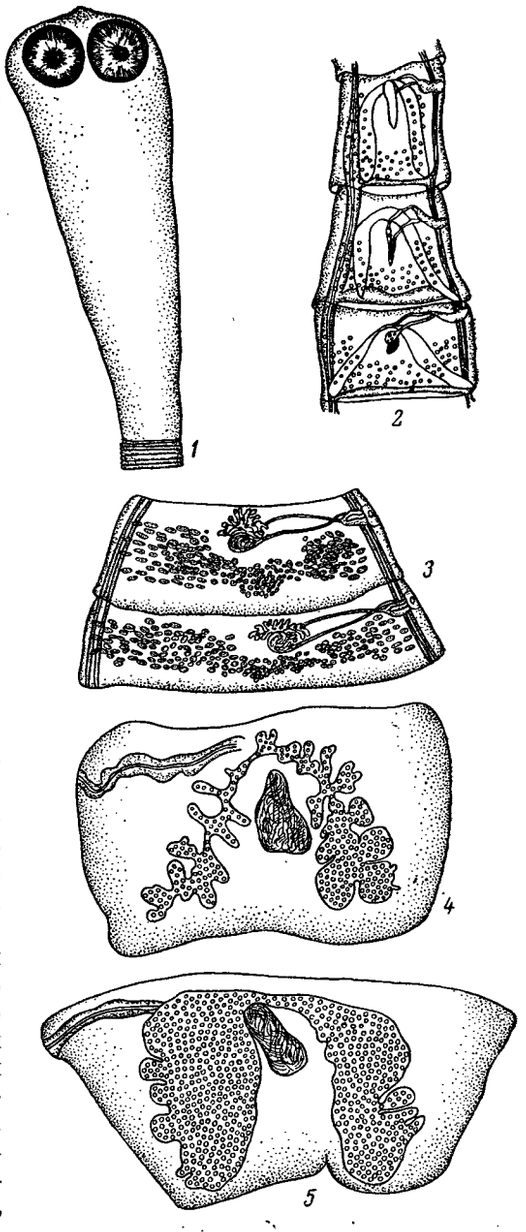
Синоним: *Schizotaenia cacatuae* Maplestone, 1922

Хозяин: какаду — *Cacatua galerita* Lath.

Места обнаружения: Таунсвилл (Сев. Квинсленд) и остров (Magnetic Island) у берегов Квинсленда (Австралия).

Историческая справка. Этого паразита первоначально описал Мэплстоун (Maplestone, 1922) от двух экземпляров какаду, один из которых был добыт на австралийском континенте, а другой — на небольшом острове у берегов Австралии. Автор подтверждает видовую идентичность изученных им экземпляров указанием, что птицы часто перелетали с острова на континент и обратно. Мэплстоун включил этот вид в род *Schizotaenia*. Бэр (1925) заново изучил препараты Мэплстоуна, исправил и дополнил видовое описание. При этом он выделил интересующий нас вид гельминтов из рода *Schizotaenia*, учредив род *Hemiparonia*, Baer 1925, название которого подчеркивает анатомическое сходство с цестодами рода *Paronia*, отличающегося наличием парного полового аппарата.

Описание (по Мэплстоуну, 1922, стр. 305—310, и Бэру, 1927а, стр. 64—65). Длина фиксированных экземпляров достигает 200 мм, максимальная ширина 5 мм. Сколекс 0,24 мм ширины переходит в несегментированную шейку 0,80 мм длины. Округлые присоски 0,10 мм в диаметре. Стробила состоит из многочисленных члеников, ширина которых обычно превосходит длину, однако между нормальными поперечно вытянутыми сегментами местами встречаются такие, у которых длина превосходит ширину, остающуюся при этом неизменной. Контуры члеников почти прямоугольные. Паренхимная мускулатура стробилы хорошо развита, особенно продольная, которая образует три слоя крупных пучков. Поперечные волокна немногочисленны, но вертикальные представлены в большом количестве. В кортикальной паренхиме разбросаны многочисленные известковые тельца размером 0,0076 × 0,0050 мм.

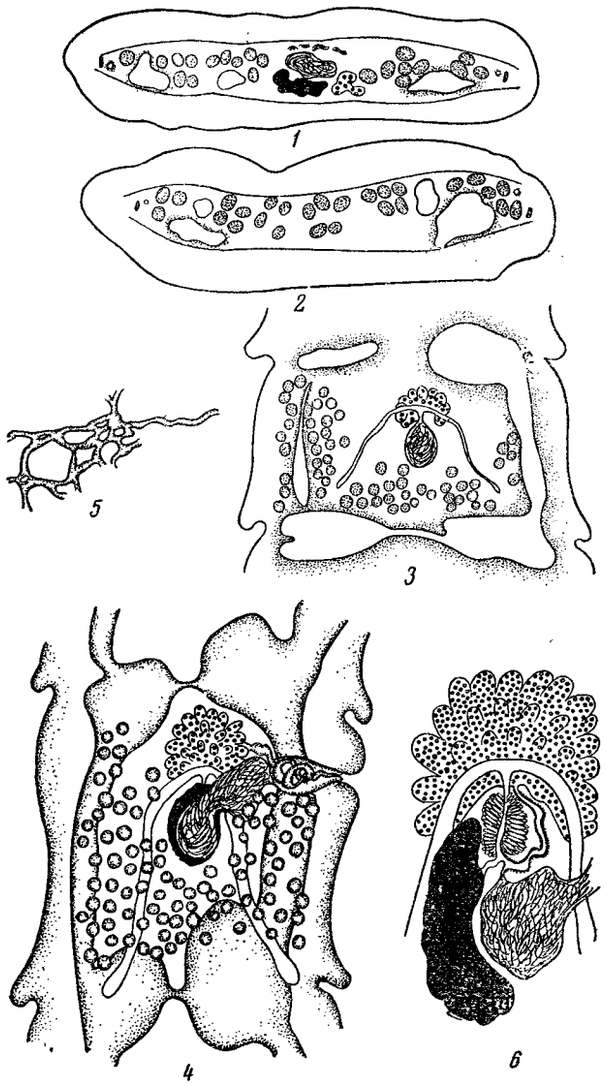


132. Hemiparonia cacatuae (Maplestone, 1922)

1 — сколекс и шейка; *2* — *3* — гермафродитные членики; *4*—*5* — зрелые членики (по Мэплстоуну, 1922)

Экскреторная система имеет две пары продольных сосудов, проходящих очень близко к боковым краям стробилы. Дорзальные сосуды

располагаются кнаружи от вентральных. Последние у заднего края каждого членика, у места впадения поперечных каналов, образуют объемистые расширения, в формировании которых принимают участие латеральные участки поперечных сосудов, имеющих форму песочных часов



133. Hemiparonia cacatuae (Maplestone, 1922)

1, 2 — поперечные срезы гермафродитного членика; *3* — горизонтальный срез гермафродитного членика; *4* — гермафродитный членик тотально; *5* — участок сети семевыносящих канальцев; *6* — женские половые органы (по Бэру, 1925)

Половые отверстия располагаются на правой стороне стробилы, половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Половой атриум около 0,16 мм глубины и 0,06 мм ширины, имеет толстые выступающие губы. Он располагается в передней трети края членика.

Многочисленные семенники в количестве около 200 занимают всю дорзальную часть медуллярной паренхимы, располагаясь в 2—3 слоя позади и по бокам от женских половых желез. Они занимают одно непрерывное поле, выступая в стороны за линии положения вентральных экскреторных сосудов, или же располагаются дорзально от них. Диаметр семенников, по данным Бэра, составляет 0,040 мм. Семевыносящие канальцы образуют сложную сеть анастомозов. Семепровод проходит дорзально от яичника. Он следует сначала вперед, затем загибается вправо и проникает в бурсу цирруса, внутри которой, а также и до впадения, образует систему извилин, раздутых спермой. Обособленные семенные пузырьки отсутствуют. Грушевидная сумка цирруса с тупым проксимальным концом располагается в правом переднем квадранте членика, дорзально от экскреторных сосудов. Она имеет 0,30 мм длины и 0,13 мм толщины. Вытянутый циррус может достигать 0,65 мм длины. Он утолщен при основании и густо усажен шипиками. Женские половые железы располагаются по средней линии в передней половине проглоттид. Довольно компактный яичник состоит из большого количества радиальных долей, протоки которых сходятся к центру органа, откуда берет начало яйцевод. Последний следует в каудальном направлении, затем загибается дорзально и вперед, где сливается с протоком семеприемника. Короткий проток оплодотворения вскоре соединяется с протоком желточника. Последний локализуется позади и дорзально от яичника. Клетки тельца Мелиса окружают общий проток впереди от места впадения протока желточника. По выходе из тельца Мелиса маточный проток направляется вперед и вскоре открывается в среднюю часть подковообразно изогнутой матки, с задней ее стороны.

Вагина открывается вентрально от бурсы цирруса. Она образует объемистый семеприемник, расположенный дорзально от желточника. При наполнении спермой средний участок вагины сильно раздувается, сливаясь с семеприемником.

Матка появляется довольно рано в виде подковообразно изогнутой трубки. Средняя часть подковы располагается впереди желточника, а ветви оканчиваются возле задних углов среднего поля членика. Первые яйца, попадая в матку, скапливаются у ее концов, где вызывают образование карманов. В конечной стадии развития ветви матки принимают форму двух широких лопастных мешков, соединенных спереди узким протоком. Позади протока до конца стробилы сохраняются остатки семеприемника. Зрелых яиц в материале не было.

Литература: Baer, 1925, 1927a; Maplestone, 1922.

2. *Hemiparonia merotomocheta* Woodland, 1930

(рис. 48)

Хозяин: австралийский какаду — *Cacatua leadbeateri*.

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Австралия.

У цестод этого вида Вудлэнд (Woodland, 1930) описал весьма странную особенность строения экскреторной системы, заключающуюся в распадении вентральных экскреторных сосудов на короткие отрезки — по числу сегментов стробилы.

К сожалению, повторных находок *H. merotomocheta* не было и наблюдения Вудлэнда до сего времени подтверждений не получили.

Описание (по Вудлэнду, 1930, стр. 221—225). Изученные четыре экземпляра находились в фрагментарном состоянии, поэтому общая длина

тела паразитов не установлена. Сопоставление длины фрагментов стробил позволяет предположить, что она должна быть не менее 60 мм. Передняя $^1/_5$—$^1/_6$ часть стробилы очень узкая, 0,166—1,300 мм, но затем цепочка быстро расширяется, достигая максимальной ширины в 4 мм. Сколекс относительно маленький, 0,26 мм ширины, несет четыре довольно крупные присоски 0,128 мм в диаметре. Несегментированная шейка 0,8 мм длины. Развитые гермафродитные членики 0,3 мм длины и 1 мм ширины локализуются на расстоянии 20 мм от сколекса. Зрелые членики 0,5—0,7 мм длины и 2,5—4,0 мм ширины. Продольные мышечные волокна собраны в разнокалиберные пучки, образующие один толстый слой паренхимной мускулатуры. В кортикальной паренхиме разбросаны многочисленные известковые тельца. Обнаружена лишь одна (вентральная) пара латеральных стволов выделительной системы, разделенных на короткие отрезки — по количеству члеников, причем смежные отрезки полностью изолированы друг от друга (?). Поперечные каналы имеют такое же строение, как и у *H. cacatuae*. Их вздутые латеральные участки вливаются в передний конец отрезка продольного канала позади лежащего сегмента. Каждый отрезок слепо оканчивается у заднего края членика, вплотную подходя к поперечному каналу.

Вудлэнд утверждает, что сосуды правой и левой стороны также полностью разобщены. Однако на рис. 12 в его же работе между вздутыми концами поперечной комиссуры изображен узкий короткий каналец. Подобную картину можно видеть на рис. 13 в работе Бэра (1925), который изображает членики *H. cacatuae*.

При созревании члеников происходит разрыв стенки стробилы на уровне поперечных каналов, входящих при этом в сообщение с внешней средой. Наличие широких поперечных сосудов облегчает отторжение зрелых сегментов.

Половые отверстия правосторонни. Половая клоака локализуется в передней трети края члеников. Половые протоки проходят дорзально от экскреторного сосуда. В каждом членике имеется около 150 семенников, расположенных латерально и позади женских половых желез, в дорзальной части медуллярной паренхимы. Широкой лентой они обрамляют задний край и боковые края среднего поля, описывая три стороны прямоугольника и оставляя в передней половине членика четырехугольное свободное пространство, где помещаются женские половые железы. Диаметр семенников 0,080 мм. Овальная бурса цирруса 0,212—0,256 мм длины и 0,073—0,131 мм толщины. Она имеет толстую мышечную стенку, наружный слой которой состоит из волокон продольного направления. Циррус невооруженный. Семепровод образует небольшой овальный наружный семенной пузырек. Внутри бурсы он слегка извивается и формирует небольшой внутренний пузырек. Яичник слагается из двух лопастных крыльев, соединенных узким мостиком. Он лежит по средней линии, в передней половине среднего поля, у вентральной поверхности мозгового вещества. Позади перешейка яичника находится крупный лопастный желточник. От мостика яичника отходит овидукт, направляющийся дорзально на соединение с протоком семеприемника. Участок протока, окруженный клетками тельца Мелиса, сливается с протоком желточника.

Вагина пролегает вентрально от семепровода и бурсы цирруса. На уровне дна последней она начинает постепенно расширяться и превращаться в луковицеобразный семеприемник. Матка подковообразна. Она развивается в виде двух боковых выпячиваний стенки оотипа (это положение нуждается в проверке.—*А. С.*). При созревании ветви матки образуют карманы, которые, как и у *H. cacatuae*, сильнее развиты на латеральной поверхности каждой ветви. В зрелых члениках внутри подковы матки можно видеть лишь семеприемник. Матка заполнена мелкими яйцами 0,014—0,018 мм в диаметре, у которых эмбриональные крючья обнаружены не были. Поэтому можно думать, что в материале Вудлэнда не было зрелых яиц и что истинные размеры зрелых яиц превышают 0,014—0,018 мм.

Литература: Woodland, 1930.

Род IX. *Moniezioides* Fuhrmann, 1918

Этот род цепней представлен всего одним видом паразитов птиц, который от всех аноплоцефалид отличается наличием на присосках особых мышечных придатков, а также наличием между присосками четырех групп небольших железок неизвестного назначения.

Диагноз рода (по Бэру, 1927а, с нашим дополнением). *Anoplocephalinae* средних размеров. Сколекс несет четыре присоски, каждая из которых имеет по два небольших мышечных придатка. На апикальной поверхности сколекса, перед присосками находятся четыре группы железистых клеток. Половой аппарат парный. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Женские половые железы залегают в центре соответствующей половины среднего поля, на значительном удалении от продольных сосудов. Матка непарная, в виде поперечной трубки, расположенной впереди женских половых желез. Семенники многочисленны, занимают одно сплошное поле и располагаются в несколько рядов позади матки, между женскими половыми железами и латерально от них. Яйца без (?) грушевидного аппарата.

Взрослые — у попугаев (*Psittaci*).

Типичный вид: *Moniezioides rouxi* Fuhrmann, 1918.

1. *Moniezioides rouxi* Fuhrmann, 1918

(рис. 134)

Хозяин: попугай лори — *Trichoglossus massena* Br.

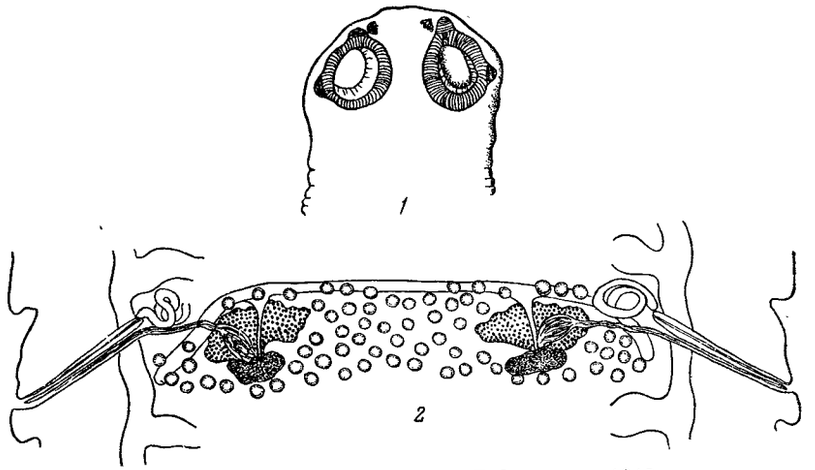
Место обнаружения: Новая Каледония.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 75—76). Цестоды 60 мм длины и 2,2 мм ширины. Сколекс 0,4 мм, присоски 0,16 мм в диаметре. Каждая присоска имеет по два мышечных придатка, достигающих 0,022 мм в длину. Один из них расположен на передней, другой на боковой поверхности присоски. В передней части сколекса между присосками находятся четыре группы железистых клеток неизвестной функции. Фурман (1918) высказал предположение о том, что эти железы имеют значение при фиксации паразита в кишечнике хозяина.

Мускулатура стробилы довольно хорошо развита. Во всей кортикальной паренхиме проходят изолированные продольные мышечные волокна. Возле поперечной мускулатуры встречаются продольные пучки, включающие по 2—5 волокон. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура хорошо выражены. Экскреторная система состоит из четырех стволов, причем вентральные стволы очень толсты, а дорзальные едва различимы.

Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Половые отверстия лежат в задней трети края членика. В каждом членике содержится около 90 семенников, которые располагаются в один слой, занимая сплошной участок, ограниченный экскреторными сосудами. Дорзально от яичника семенников нет. Каждый семенник 0,044 мм в диаметре.

Сумка цирруса очень тонкая и длинная, пересекает проксимальным концом вентральный экскреторный сосуд. Она имеет 0,3—0,36 мм в длину и 0,02—0,03 мм в толщину. Циррус очень тонкий, невооруженный. Вагина открывается с обеих сторон членика позади бурсы цирруса. В проксимальной части она образует семеприемник. Яичник и желточник обычного строения. Одиночная матка имеет форму поперечной трубы, протянутой во всю ширину сегмента впереди яичников. Концы ее слегка загибаются



134. Moniezioides rouxi Fuhrmann, 1918

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

кзади по направлению к задним углам среднего поля. Они огибают соответствующий яичник с латеральной стороны, проходя позади от медиальной части бурсы цирруса. При наполнении яйцами матка образует два утолщения, расположенных между семеприемниками, причем создается впечатление, что в членике имеются две отдельные матки. Яйца изученного экземпляра были не вполне развиты, что лишает возможности судить о наличии грушевидного аппарата.

Литература: Baer, 1927a; Fuhrmann, 1918, 1932.

Род X. *Mosgovoyia* Spassky, 1951

Данный род мы устанавливаем для цестод зайца с парным половым аппаратом, отличающимся наличием трубчатой матки и многочисленных продольных выделительных сосудов. Кроме того, для типичного вида *Mosgovoyia pectinata* (Goeze, 1782) Spassky, 1951 характерно расположение части семенников кнаружи от желточника, позади вагины, чего нет у типичных видов родов *Cittotaenia* и *Ctenotaenia*, которые ранее находились в одном роде с *Mosgovoyia pectinata*. Вопрос о самостоятельности нового рода более подробно освещается в разделе, посвященном ревизии рода *Cittotaenia*.

Диагноз рода. *Anoplocephalinae* крупных размеров. Сколекс несет четыре присоски без мышечных придатков. Стробила плоская, ширская, состоит из многочисленных краспедотных члеников, сильно вытянутых в поперечном направлении. Экскреторная система, помимо четырех основных, имеет дополнительные продольные сосуды.

Половой аппарат парный. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Вагина с обеих сторон стробилы залегает вентрально от бурсы цирруса. Многочисленные семенники располагаются узкой полосой позади матки и женских половых желез, причем часть семенников размещается латерально от правого и левого желточника позади вагины. Обособленный наружный семенной пузырек отсутствует. Женские половые железы располагаются в боковых участках среднего поля. Копулятивный отдел вагины и семеприемник хорошо выражены, но проводящий отдел вагины очень короткий (в виде перехвата). Матка непарная, закладывается в виде поперечного тяжа клеток, затем превращается в поперечную трубку, образующую впоследствии слепые дивертикулы, которые при заполнении яйцами расширяются и придают матке вид поперечного мешка. Яйца с хорошо развитым грушевидным аппаратом. В половозрелой стадии обитают в кишечнике грызунов.

Типичный вид: *Mosgovoyia pectinata* (Goeze, 1782) Spassky, 1951.

1. *Mosgovoyia pectinata* (Goeze, 1782) Spassky, 1951

(рис. 34, 65, 73, 135, 136, 137, 138, 139)

Синонимы: *Taenia pectinata* Goeze, 1782, e. p., *Alyselminthus pectinatus* (Goeze, 1782) Zeder, 1800, e. p., *Taenia leporina* Rudolphi, 1810; *Halysis pectinata* (Goeze, 1782) Zeder, 1810, e. p.; *Dipylidium pectinatum* (Goeze, 1782) Riehm, 1881; *Moniezia pectinata* (Goeze, 1782) Blanchard, 1891; *Ctenotaenia pectinata* (Goeze, 1782) Railliet, 1893; *Cittotaenia* (?) *bursaria* Linstow, 1906; *Cittotaenia pectinata* (Goeze, 1782) Stiles et Hassall, 1896.

Хозяева: кролики и зайцы, случайно — белка. Жуайе и Дольфю (1931) в списке хозяев *C. pectinata* указывают также вискашу (сем. *Chinchillidae*). Как нам удалось выяснить, цестод вискаши следует считать особым видом — *C. viscacii* Spassky, 1951.

Локализация: верхний отдел тонкого кишечника.

Географическое распространение: Европа, Африка, Азия, Северная Америка.

В СССР обнаружена на всей территории европейской части Союза и в Сибири до Забайкалья. Восточная граница ареала не установлена. Мы отмечаем *C. pectinata* у зайца Коми АССР и Западной Сибири, Ошмарин — в Бурят-Монголии. Можно предполагать, что ареал этого паразита соответствует ареалу хозяев рода заяц — *Lepus*.

Ревизия вида *Cittotaenia pectinata* (Goeze, 1782)

Эта цестода была описана впервые Геце как *Taenia pectinata* Goeze, 1782. Впоследствии было выяснено, что под этим названием скрывается несколько видов, в частности *Cittotaenia pectinata* и *Ctenotaenia variabilis*, которая была выделена Стайлсом (1895), как особый вид. Цедер (Zeder, 1800) переносит *Taenia pectinata* в род *Alyselminthus*, однако его конкретный материал, повидимому, содержал цестод совершенно иного рода (*Andrya*). В 1810 г. этот автор переводит *T. pectinata* в род *Halysis* Zeder. Рудольфи (1810) описал новый вид цестод зайца — *Taenia leporina*, которая оказалась синонимом *Taenia pectinata*. Последующие авторы — Бремзер (Bremser, 1824) и Дизинг (Diesing, 1850) переописывают *Taenia pectinata* Goeze, но их описания, равным образом, слишком общи и относятся сразу к нескольким видам. Первое более или менее детальное описание вида дает

Рим (Riehm, 1881) и помещает его в род *Dipylidium*. Последующие авторы неоднократно меняли родовую принадлежность *T. pectinata*. Бланшар (1891) переводит *T. pectinata* в род *Moniezia*, Райе (1893) перемещает его в род *Ctenotaenia*, а Стайлс и Гэссэл (1896) находят ему место в составе рода *Cittotaenia*. Даутит (Douthitt, 1915) установил, что типичная форма *Cittotaenia pectinata* встречается только в Европе, а паразиты североамериканских зайцев относятся к особому подвиду *Cittotaenia pectinata americana* Douthitt, 1915. Этого взгляда придерживаются Меггит (Meggitt, 1924), Джон (John, 1926) и Рис (Rees, 1933). С другой стороны, Бэр (1927), а затем Шпрен (Sprehn, 1932) не принимают это подразделение. Кроме того, в число синонимов *Cittotaenia pectinata* (Goeze) они помещают также *Taenia marmotae* Frölich, 1802; *Ctenotaenia perplexa* Stiles, 1895; *Ctenotaenia variabilis* Stiles, 1895; *Cittotaenia quadrata* Linstow, 1804, и *Cittotaenia mosaica* Hall, 1908, с чем мы не можем согласиться.

1. *Taenia marmota* Frölich, 1802, мы выделяем в особый вид и принимаем его типом рода *Ctenotaenia*.

2. *Ctenotaenia variabilis* Stiles, 1895, имеет расположение половых желез, несвойственное *Cittotaenia pectinata* (Goeze), а также иной круг дефинитивных хозяев. Используя данные Арнольда (Arnold, 1938), переописавшего цестод рода *Cittotaenia* на широком материале, включающем препараты Стайлса, мы перемещаем *C. variabilis* в род *Ctenotaenia*.

3. *Cittotaenia quadrata* Linstow, 1904, считаем необходимым изъять из списка синонимов *C. pectinata*. Неполнота описания этого вида не дает возможности точно определить его систематическое положение, однако несовместимость его с *Cittotaenia pectinata* очевидна. Временно мы его заносим в список видов рода *Ctenotaenia*.

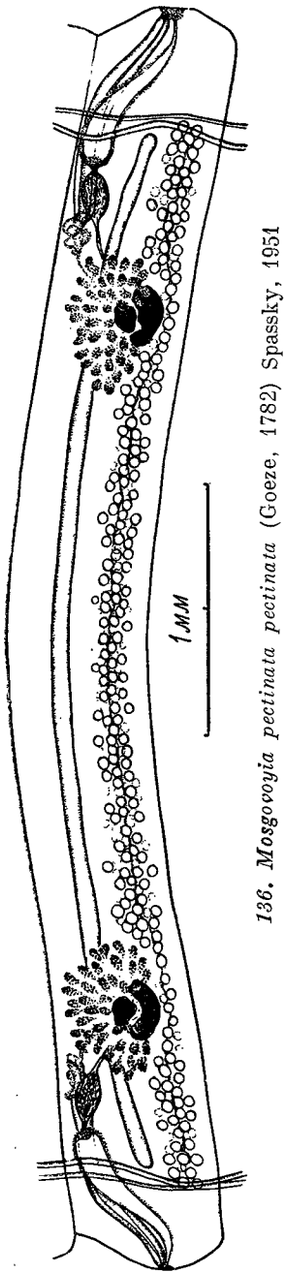
4. *Cittotaenia perplexa* Stiles, 1895, по строению копулятивного аппарата, по расположению семенников и строению экскреторной системы и по хозяину приближается к *C. pectinata*, однако американские авторы Арнольд, 1938, Гэнзен (Hansen, 1948), изучавшие данную группу цепней, считают *C. perplexa* особым видом. Следует заметить, что основным хозяином *C. pectinata* служат заячьи рода *Lepus*, тогда как *C. perplexa* паразитирует у представителей другого рода зайцев — *Sylvilagus*.

Как уже было отмечено, *C. pectinata* по целому ряду признаков строения половой и выделительной системы должна быть выделена в род *Mosgovoyia* Spassky, 1951, который генетически гораздо ближе к роду *Schizorchis* Hansen, 1948, чем к роду *Cittotaenia*. Учитывая сказанное, *C. perplexa* мы также помещаем в род *Mosgovoyia* Spassky, 1951.

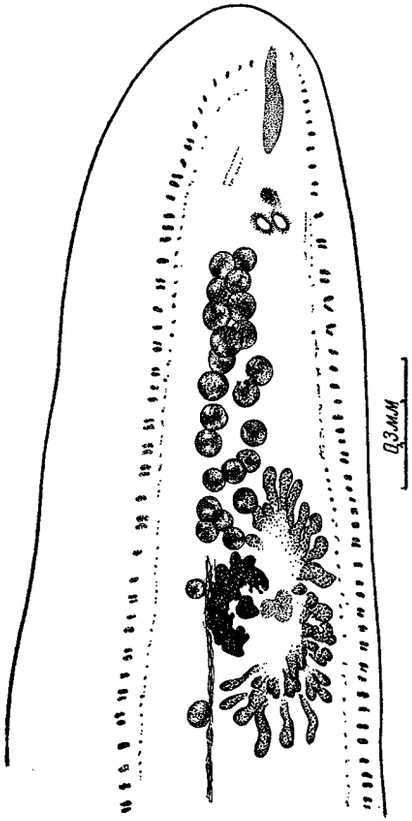
5. *Cittotaenia mosaica* Hall, 1908, по мнению Даутита (1915), идентична *C. perplexa* Stiles, 1895. Этот взгляд не получил возражений со стороны последующих авторов. Поэтому, признавая *Cittotaenia perplexa* отдельным видом рода *Mosgovoyia*, в список его синонимов мы помещаем *Cittotaenia mosaica* Hall, 1908.

6. Морфолого-биологические особенности *Cittotaenia pectinata americana* еще недостаточно изучены, однако исследования Арнольда (1938) выявили некоторые отличия от европейской формы, касающиеся размеров тела и отдельных органов, а также темпа развития половых желез. Эти отличия подкрепляются отличиями эколого-географического порядка. Поэтому мы предпочитаем цестод американского происхождения рассматривать в качестве особого подвида — *Mosgovoyia pectinata americana* (Douthitt, 1915) Spassky, 1951.

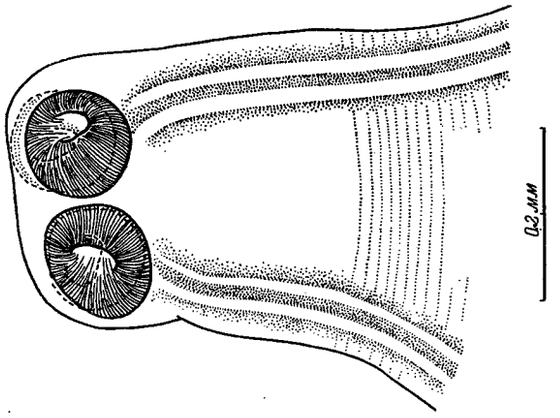
Перейдем к рассмотрению типичного подвида.



136. Mosgovoyia pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951
Гермафродитный членик (оригинал)



137. Mosgovoyia p. pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951
Поперечный разрез участка гермафродитного членика (оригинал)



135. Mosgovoyia pectinata pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951
Передний конец тела со сколексом (оригинал)

1. Подвид *M. pectinata pectinata* (Goeze, 1782)

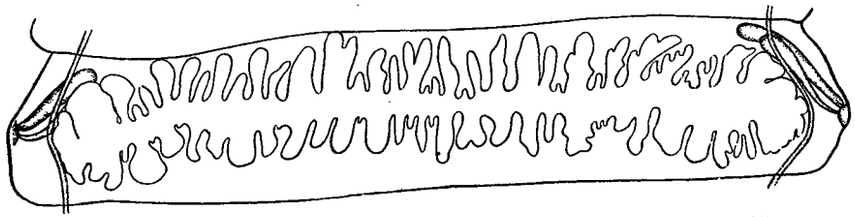
Синоним: *Cittotaenia pectinata septentrionalis* Romanovitsch, 1915.

Хозяева: кролики — *Oryctolagus cuniculus* (L.), *O. cuniculus domesticus*, *O. cuniculus algiris* Lokke, зайцы — *Lepus timidus* L., *L. europaeus* Pall., *L. granatensis*; кроме того, Саутвел указывает *L. ruficaudatus*, *L. nigricollis*, *L.* (?) *hispidus*, которые обитают в Индии и на Цейлоне, т. е. в восточной зоогеографической области; принадлежность цестод этих хозяев к палеарктическому подвиду вызывает сомнение.

Локализация: тонкий кишечник.

Степень инвазии: у зайца-беляка Коми АССР в конце лета 1947 г. в одном хозяине мы насчитывали до 43 экземпляров цестод этого вида.

Географическое распространение: Европа, Азия, Африка, Норвегия.



138. Mosgovoyia p. pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951
Зрелый членик (оригинал)

В СССР встречается на широкой территории от Закавказья до нижнего течения р. Печоры (Коми АССР), от западной границы до Забайкалья.

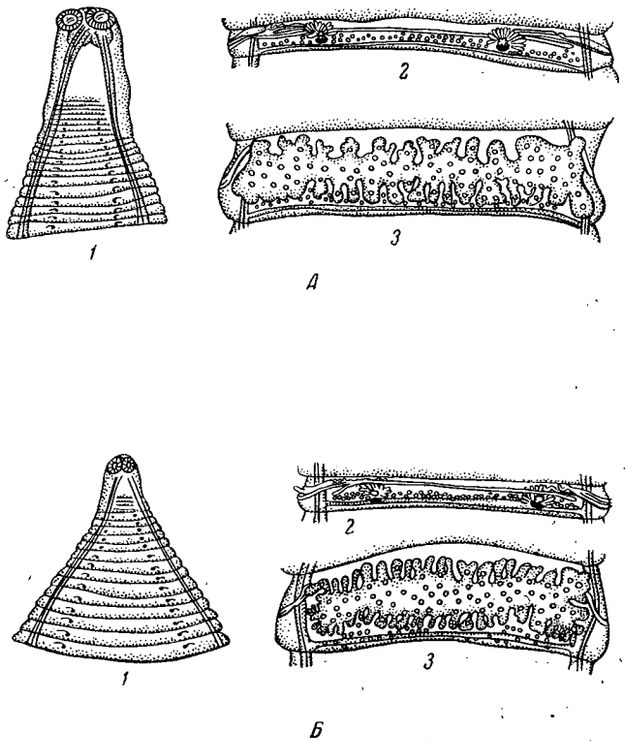
Сравнивая экземпляры *M. pectinata pectinata*, полученные из разных географических районов СССР, между собою и с описанием экземпляров английского происхождения, мы отмечаем расхождения в их анатомическом строении. Таким образом, *M. pectinata pectinata* в свою очередь, распадаются на ряд разновидностей, описание которых потребует детального изучения большого количества экземпляров, собранных со всего обширного ареала этого вида.

Особый интерес вызывает цейлонская форма, которая паразитирует у лепорид, не встречающихся в Европе.

Романович (1915) описал *C. pectinata septentrionalis* от зайцев Тобольской области, однако указанные им отличия касаются исключительно внешних признаков и не выходят за пределы изменчивости цестод основного подвида.

Описание (по экземплярам, добытым союзными гельминтологическими экспедициями на р. Печоре и в Сибири). Длина зрелых экземпляров до 220 мм, максимальная ширина 12 мм. По данным Риса (Rees, 1933) наибольшая длина стробилы *M. pectinata* из кишечника кроликов достигает 320 мм. Сколекс, в сравнении с размерами стробилы, очень маленький —0,3 мм ширины и 0,2 мм длины, слегка уплощен спереди. Круглые присоски 0,130 мм в диаметре располагаются попарно на поверхности сколекса. Очень широкая плоская стробила, начиная от шейки, имеющей около 0,12 мм длины, резко расширяется, достигая максимума в передней части своей длины. Многочисленные (более сотни) членики сильно вытянуты в поперечном направлении. Они снабжены коротким, толстым парусом. Заднелатеральные слегка притупленные углы сегментов заметно выступают, поэтому края стробилы кажутся пильчатыми. В молодых члениках уже заметны бесформенные зачатки половых желез. Эти членики имеют 0,020 мм длины и 0,40 мм ширины. Развитые гермафродитные сегменты —0,3—0,4 мм длины, 4—7 мм ширины и 1 мм толщины. Зрелые— 1,5×8,9 мм.

Кутикула, покрывающая тело с поверхности, очень тонкая, нежная. Рис указывает, что кутикула состоит из двух слоев: наружного 0,002—0,004 мм толщины и внутреннего 0,004—0,007 мм толщины. Следовательно,



139. Сравнительная таблица подвидов *M. pectinata* (Goeze, 1783) Spassky, 1951
1 — сколекс; *2* — гермафродитный и *3* — зрелый членики; *А* — *M. pectinata americana*, *Б* — *M. pectinata pectinata* (по Арнольду, 1938)

общая толщина кутикулы, по Рис, составляет около 0,010 мм. У наших экземпляров кутикула как в области молодых, так и в области зрелых члеников представляет тонкую прозрачную пленку. Паренхимная мускулатура при столь крупных размерах стробилы развита весьма умеренно. Продольные волокна образуют многочисленные мелкие пучки 0,010—0,030 мм в диаметре, расположенные в два слоя, создающие на поперечном срезе картину двух концентрических тесно сближенных колец. Пучки внешнего слоя более многочисленны, сжаты с боков и располагаются ближе друг к другу, чем пучки внутреннего. В целом внешний слой мускулатуры мощнее внутреннего. Поперечные и вертикальные волокна довольно многочисленны.

Экскреторная система весьма своеобразного строения. С каждой стороны стробилы тянутся по два главных сосуда, которые удалены от

сооветствующего края тела в шейке на 0,030 и в стробиле на 0,4—0,5 мм, благодаря чему среднее поле членика в задней половине тела оказывается несоразмерно широким: ширина среднего поля превосходит ширину бокового в развитых частях стробилы приблизительно в 10—15 раз. Дорзальные сосуды относительно крупные, 0,015—0,025 мм толщины. В гермафродитных члениках они всего только в $1^1/_2$—2 раза у́же вентральных и тянутся почти без изменений через всю стробилу. Вентральные сосуды в развитых сегментах, в сравнении с величиной стробилы, очень узки, 0,015—0,040 мм ширины; в зрелых члениках они несколько шире. Дорзальные сосуды располагаются непосредственно дорзально от вентральных, и расстояние между ними редко превышает 0,020—0,040 мм. У задней границы каждого членика вентральные сосуды соединяются посредством хорошо развитых поперечных каналов 0,016—0,040 мм ширины. Поперечные каналы смежных проглоттид соединяются между собою многочисленными продольными каналами, удаленными друг от друга на интервалы, ширина которых обычно менее длины члеников. Эти сосуды не отличаются правильностью в расположении, могут сливаться и анастомозировать, но чаще на протяжении членика сохраняют свою самостоятельность. Ширина вспомогательных канальцев весьма изменчива. Она колеблется в пределах от 0,010 до 0,030 мм. В сколексе все четыре сосуда устремляются к средней линии и впереди от головного ганглия сливаются. Описанная выше сеть второстепенных канальцев располагается вентрально от половых желез и матки.

Половой аппарат парный, лишь 2—3 последних сегмента обычно имеют один набор половых органов или же полностью стерильны. Половые отверстия локализуются в средней трети бокового края членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и главного нерва, причем с обеих сторон стробилы вагина следует непосредственно под бурсой цирруса; лишь дистальный конец ее отклоняется кзади. В связи с этим мужские и женские половые отверстия располагаются почти в одной горизонтальной плоскости, причем вульва локализуется позади мужского отверстия. Половая клоака ничтожно малых размеров, в виде узкой трубки 0,020—0,050 мм длины или же небольшого чашевидного углубления с очень тонкими стенками.

Мужские половые железы представлены многочисленными (около 200) сферическими семенниками, которые имеют весьма своеобразное расположение. От каждого семенника отходит очень короткий отводящий каналец, который вливается непосредственно в очень крупную поперечную ветвь семяпровода. Семенники располагаются вокруг каждой ветви семяпровода, окружая его со всех сторон, как семена в соцветии подорожника или кукурузы. Такого рода цилиндрический тяж семенников тянется поперек всего среднего поля вдоль задней границы членика от правых экскреторных сосудов до левых. Он проходит у дорзальной стенки сегмента позади и дорзально от матки и от женских половых желез. В развитых гермафродитных члениках между маткой и семенниками долго сохраняется свободное пространство. Лишь разросшиеся задние дивертикулы матки достигают линии расположения семенников, которые к этому времени начинают деградировать. Подобное расположение семенников свойственно всем экземплярам *M. pectinata*, полученным от зайца с разных концов Советского Союза. Такую же картину изображает также Рис (1933), изучивший экземпляры западноевропейского происхождения. Пока существуют женские половые железы, семенники залегают позади и дорзально от них, причем по 30—45 семенников с каждой стороны стробилы находится латерально от желточника. Цепь семенников никогда не ограничивается в своем распространении женскими половыми железами, что подчеркивает несправедливость сведения в синонимы данного вида — *C. marmotae* и *C. variabilis*, как это делает Бэр (1927). Семенники в развитом состоянии имеют диаметр 0,070—0,080 мм. Семепровод в тесном смысле слова начинается на уровне желточника. Он слагается из двух ветвей (собирательные каналы). Одна — меньшая ветвь направляется латерально, а другая — бо́льшая — медиально. По средней линии медиальные ветви парного семепровода, повидимому, сливаются. В связи с этим полоса семенников не прерывается по средней линии. Семепровод сначала направляется вперед, проходя дорзально от яичника, затем отгибается латерально и возле дна бурсы дает серию петель, окруженных тесным слоем простатических клеток, образующих сплошное тело 0,200 мм толщины. При наполнении спермой петли семепровода вздуваются до 0,080 мм, выполняя роль наружного семенного пузырька. Внутри бурсы имеется очень длинный и узкий внутренний семенной пузырек. Форма последнего определяется шлангообразной формой бурсы цирруса. Последняя имеет вид длинного узкого рукава 0,8—1,2 мм длины и 0,07—0,10 мм толщины, изогнутого в виде буквы *S*. Бурса располагается дорзально от вагины и от экскреторных сосудов. Проксимальная треть ее следует поперечно вдоль переднего края членика, затем отклоняется кзади и латерально и открывается в половую клоаку уже в задней половине членика. Стенка бурсы цирруса очень тонкая, около 0,008—0,010 мм толщины. Она слагается из наружного продольного и внутреннего кольцевого слоев мышечных волокон. Диаметр семеизвергательного канала 0,010—0,015 мм. Ширина внутреннего семенного пузырька до 0,075 мм. Несмотря на то что семенной пузырек имеет сравнительно небольшой диаметр, он представляет совершенно самостоятельный отдел мужского полового протока и по структуре стенок четко отделяется от смежных участков последнего. Даже в молодых сегментах, когда сперма в семенной пузырек еще не поступила, он содержит узкую свободную полость, отделенную от просвета семеизвергательного канала узким перехватом, где стенки канала совершенно смыкаются. Стенка семенного пузырька лишена кутикулярной выстилки, которая оканчивается возле описанного сужения канала. Циррус обычно пребывает во втянутом состоянии. Женские половые железы располагаются в боковых частях среднего поля на некотором удалении от экскреторных каналов. Центр желточника удален на 1,0—1,7 мм от края стробилы и на 0,8—1,2 мм от поральных экскреторных сосудов. Яичник слагается из многочисленных (более 50) булавовидных долек, отходящих в разные стороны от анатомического центра органа, локализующегося в задней половине членика, у его вентральной стенки. При рассмотрении на тотальном препарате, яичник имеет вид широко развернутого веера, боковые доли которого обнимают с боков и спереди желточник, расположенный позади и дорзально от центра яичника, у вентральной мышечной стенки. Желточник 0,21 мм ширины, 0,15 мм длины и 0,140 мм толщины. Он имеет бобовидную форму с вогнутым передним краем, к которому примыкает сферическое тельце Мелиса 0,110 мм в диаметре. Желточник, семенники и молодая матка занимают дорзальную часть медуллярной паренхимы, тогда как яичник распространяется на всю толщину последней. Вагина имеет весьма характерное строение. Копулятивная часть вагины имеет вид изогнутой палицы с узким дистальным концом, который находится позади бурсы цирруса. Ширина вагины в этом месте составляет 0,03—0,04 мм. Следуя кнутри, копулятивная часть постепенно расширяется и ложится непосредственно под бурсой цирруса. Медиальный конец ее копулятивной части может превосходить

по толщине бурсу цирруса, достигая 0,080—0,140 мм. Копулятивная часть вагины выстлана изнутри тонкой кутикулой и покрыта снаружи слоем сильно окрашивающихся грушевидных клеток, имеющих, вероятно, железистую функцию; клетки расположены по типу многорядного эпителия. Внутри имеется всегда зияющая широкая полость, повторяющая внешние очертания органа. Дно копулятивной части обычно тупо закруглено или же куполообразно вдается внутрь полости. На вершине купола имеется замкнутое отверстие, ведущее непосредственно в семеприемник. Проводящая часть вагины практически отсутствует. У печорской формы длина копулятивной части вагины короче бурсы цирруса на 0,100—0,320 мм и составляет 0,8—0,9 мм. Семеприемник около 0,70 мм длины и 0,14 мм толщины вплотную примыкает ко дну копулятивной части. Он располагается вначале вентрально от бурсы цирруса, затем проходит под извилинами семепровода, отгибается кзади, пересекает матку с дорзальной стороны и оканчивается возле тельца Мелиса, переходя в узкий проток. На уровне клубка извилин семепровода имеется небольшое сужение семеприемника, вызванное давлением со стороны семепровода. Соотношение протоков женских половых желез обычного для подсемейства типа. Возникший при слиянии протока оплодотворения и протока желточника общий канал прободает снизу вверх тельце Мелиса, на дорзальной поверхности которого выходит уже в качестве протока матки. Последний имеет вид тонкой извивающейся трубки 0,028 мм в диаметре, которая следует вперед и медиально, затем несколько вниз и вливается в матку. Матка проходит установленные для аноплоцефалид четыре стадии развития, чаще одиночная, очень редко (в отдельных члениках) парная. На стадии поперечной трубки она располагается в средней части сегмента, несколько ближе к его переднему краю. Она проходит между лопастями яичника, впереди от его центрального резервуара и впереди от семенников. Латеральные концы матки ложатся позади от бурсы цирруса и от вагины, доходят до линии экскреторных сосудов, но не пересекают последние. К моменту поступления яиц трубка матки имеет около 0,070 мм ширины. Она обладает отчетливо выраженными стенками, состоящими из нескольких слоев клеток с четко выраженным ядром. С поступлением яиц трубка матки первое время более или менее равномерно увеличивается в диаметре, достигая 0,300—0,350 мм ширины, что составляет половину длины членика. Только после этого стенки матки становятся волнистыми и затем с передней и задней поверхности поперечной трубки развивается по 30—40 слепых карманов, которые разрастаются, примыкают друг к другу. При этом матка принимает вид большого мешка, наполненного яйцами. Яйца 0,070—0,086 мм в диаметре, луковица грушевидного аппарата 0,016—0,022 мм ширины.

Порядок развития половых органов следующий. Недифференцированный зачаток женских половых желез появляется в самых первых члениках в виде парного скопления клеток на некотором удалении кнутри от экскреторных сосудов. В 25—30-м члениках от каждого зачатка в латеральном направлении отходит поперечный тяж клеток, из которого впоследствии развиваются половые протоки обоего пола. Зачатки семенников появляются в районе 35—50-го сегментов. Они достигают зрелости в районе 70—80-го, а перестают функционировать только после заполнения матки яйцами. Перерожденные остатки семенников сохраняются довольно долго, почти до конца стробилы. Яичник созревает почти одновременно с семенниками и неожиданно (возле 90-го) исчезает, препроводив яйца в матку. Последняя в виде поперечного тяжа появляется очень рано — в 50-м членике, задолго до созревания женских половых желез; в 65-м

в ней появляется полость, и она переходит на вторую стадию (поперечной трубки). Через 20 члеников в нее поступают оплодотворенные яйца. После этого трубка матки продолжает расширяться и образует карманы.

Литература: Брандт, 1890; Гвоздев, 1948; Калантарян, 1926; Кирис, 1948; Киршенблат, 1948; Копырин, 1937; Макаревский, 1933; Наумов, 1940, 1944; Ошмарин, 1946; Шульц, 1931; Arnold, 1938; Baer, 1927a; Blanchard, 1891; Baylis, 1939; Cameron et Parnell, 1933; Christiansen, 1939; Douthitt, 1915; Evans, 1940; Galli-Valerio, 1930; Goeze, 1782; Hansen, 1948; John, 1926; Joyeux et Baer, 1936; Joyeux et Dollfus, 1931; Joyeux et Gaud, 1945; Kienscherf, 1939; Limbourg, 1766; Linstow, 1904, 1906; Lopez-Neyra, 1944; Lyman, 1902, 1902a; Neveu-Lemaire, 1936; Pillers, 1925; Railliet, 1890, 1893; Rees, 1933; Riehm, 1881, 1881a; Romanovitsch, 1915; Rudolphi, 1810; Smith, 1943; Southwell, 1922, 1930; Stiles, 1895, 1896; Stiles et Hasall, 1895, 1896; Stunkard, 1934, 1941; Zeder, 1800, 1810.

2. Подвид *M. pectinata americana* Douthitt, 1915

Хозяева: зайцы — *Lepus californicus melanotis* и *L. americanus*.

Географическое распространение: Северная Америка.

Описание (по Арнольду, 1938, стр. 38—40). Длина несколько более 110 мм, наибольшая ширина 7,5 мм. Сколекс 0,23—0,30 мм, шейка 0,14—0,30 мм. Присоски 0,11—0,17 мм в диаметре. В каждом членике насчитывается около 125 семенников диаметром 0,062—0,110 мм, расположенных как у типичного подвида. Бурса цирруса 1,0—1,7 мм длины, пересекает экскреторные сосуды и глубоко вдается в пределы среднего поля. До впадения в бурсу семепровод образует извилины, выполняющие роль семенного пузырька. Зачатки семенников можно видеть в районе 37—45-го сегментов, зачатки женских половых желез — в 5—6-м. Яичник достигает зрелости в 90-м членике. Он имеет 0,6 мм ширины. Матка в типичных случаях одиночная, реже парная. Яйца 0,070—0,130 мм (в среднем — 0,080 мм) в диаметре.

Литература: Arnold, 1938; Boughton, 1932; Chavarria, 1940; Curtice, 1888; Douthitt, 1915; Harkema, 1936; Honess, 1935; Joyeux et Dollfus, 1931; Philip, 1937; Rees, 1933; Smith, 1943.

2. *Mosgovoyia perplexa* (Stiles, 1895) Spassky, 1951

(рис. 140)

Синонимы: *Ctenotaenia perplexa* Stiles, 1895, *Cittotaenia perplexa* (Stiles, 1895) Stiles et Hassall, 1896; *Cittotaenia mosaica* Holl, 1908.

Хозяева: грызуны — *Sylvilagus nuttali pinetis*, *S. n. grangeri* (Allen), *S. floridanus mallurus*, *S. floridanus alacer*.

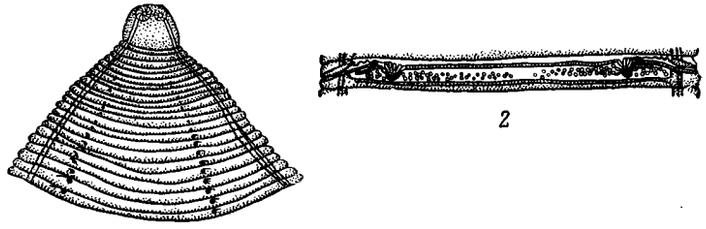
Географическое распространение: Северная Америка.

Историческая справка. Вид установлен в 1895 г. Стайлсом под именем *Ctenotaenia perplexa*. В 1896 г. Стайлс и Гэссэл переименовали его на *Cittotaenia perplexa*. Холл (1908, 1912) описал этот же вид от *Sylvilagus nuttali pinetis* из Колорадо под именем *Cittotaenia mosaica* Hall, 1908, но Даутит (Douthitt, 1915) установил идентичность *C. perplexa* и *C. mosaica*. Меггит (Meggitt, 1924), равным образом, считает *C. mosaica* синонимом *C. perplexa*, но Бэр, 1927a, оба названия помещает в синонимы *C. pectinata*. Арнольд, 1938, изучивший этот вид на материале в 26 экземпляров, включавшем и котипы *C. mosaica* и *C. perplexa*, подтверждает точку зрения Даутита, т. е. *C. perplexa* считает самостоятельным

видом и помещает в род *Cittotaenia*. Мы переводим этот вид в род *Mosgovoyia*, Spassky, 1951.

Описание (по литературным данным). Длина тела около 100 мм, наибольшая ширина 10—11 мм. Сколекс 0, 32—0,45 мм ширины, снабжен четырьмя присосками 0,112 мм в диаметре. Шейка очень короткая.

Парные половые отверстия локализуются в средней трети длины латерального края сегментов. В каждом членике содержится до 125 семенников, расположенных в две группы, разобщенные по средней линии. Они залегают в задней части сегмента, позади матки и женских половых желез. Часть семенников может располагаться кнаружи от женских половых желез. Диаметр семенников 0,049—0,065 мм. Бурса цирруса узкая,



1 *2*

140. Mosgovoyia perplexa (Stiles, 1895) Spassky, 1951.

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик (по Арнольду, 1938)

длинная, 0,32—0,060 мм длины. До вхождения в полость бурсы семепровод образует клубок извилин. Первое появление семенников отмечают в районе 30-го сегмента. Женские половые железы парные, располагаются в боковых частях среднего поля, на некотором расстоянии от экскреторных сосудов. Они появляются в 10-м, а женские половые протоки — в 16-м членике. Вееровидный яичник 0,50—0,85 мм ширины. Желточник 0,20 мм ширины; тельце Мелиса 0,074—0,092 мм в диаметре. Вагина образует крупный семеприемник, находящийся медиально от экскреторных каналов. Матка одиночная или двойная.

Литература: Arnold, 1938; Baer, 1927a; Douthitt, 1915; Hansen, 1948; Holl, 1908, 1912; Honess, 1935; Meggitt, 1924; Stiles, 1895, 1896; Stiles et Hassall, 1896.

3. *Mosgovoyia viscaciae*, Spassky, 1951

Синоним: *Cittotaenia pectinata* (Goeze, 1782) Joyeux et Dollfus, 1931

Хозяин: вискаша — *Viscacia viscacia* (Molina).

Место обнаружения: Валдивия (Чили).

Историческая справка. Цестоды рода *Mosgovoyia* у вискаши были впервые обнаружены Жуайе и Долльфю в 1931 г. и отнесены к виду *Cittotaenia pectinata* (Goeze, 1782) (= *Mosgovoyia pectinata*), несмотря на то, что экземпляры цепней, извлеченные из кишечника вискаши, сильно отличаются от *M. pectinata*, которая является специализированным паразитом зайцев. Упомянем некоторые характерные особенности цестод вискаши, которые можно выявить при чтении краткого описания, приводимого в работе Жуайе и Долльфю (1931). 1) Число семенников составляет 140—160, тогда как у *M. pectinata* от типичного хозяина (зайцы) оно достигает 200 и более. 2) Семенники располагаются в две латеральные группы, разделенные по средней линии значительным пространством, свободным

от мужских половых желез. У *M. pectinata* от зайцев различных районов Европы и Азии семенники тянутся непрерывной вереницей через все среднее поле членика. 3) Циррус покрыт тонкими шипиками, тогда как у *M. pectinata* шипики на циррусе отсутствуют. 4) Бурса цирруса у экземпляров от вискаши почти вдвое короче и толще, чем у *M. pectinata*. 5) Хозяином *M. viscaciae* Spassky, 1951 служит грызун из подотряда парнорезцовых, в то время как *M. pectinata* свойственна лепоридам, т. е. грызунам из подотряда двупарнорезцовых. Жуайе и Долльфю сами отметили все перечисленные отличия цестод вискаши и даже поставили перед собой вопрос, достаточны ли эти отличия для установления особого вида, но ответили на этот вопрос отрицательно, основываясь на том, что Бэр (1927a) будто бы доказал большую вариабильность *Cittotaenia pectinata* в соответствии с большим разнообразием круга хозяев. С нашей точки зрения вывод Жуайе и Долльфю в отношении идентичности цестод вискаши и зайца не имеет под собой реальной почвы, поскольку в работе Бэра, на которую ссылаются поименованные авторы, под именем «*Cittotaenia pectinata*» скрывается целая группа видов цестод грызунов с парным половым аппаратом, в частности *Ctenotaenia marmota*, *Ctenotaenia variabilis* и *Ctenotaenia quadrata*, которые должны быть выведены из числа синонимов *Cittotaenia pectinata* (= *Mosgovoyia pectinata*) и переведены в другой род — *Ctenotaenia*.

В связи с тем, что Бэр свел в синонимы *C. pectinata* несколько самостоятельных видов, круг хозяев *C. pectinata* в работе Бэра оказался искусственно расширенным. То же самое следует сказать и в отношении нестойкости анатомических признаков *C. pectinata*, которая в понимании Бэра также оказалась преувеличенной. Просмотрев большое количество препаратов *M. pectinata* от лепорид Советского Союза и сравнив наши данные с данными зарубежных исследователей, мы установили значительную стойкость таких признаков *M. pectinata*, как отсутствие вооружения на циррусе, строение бурсы и пр. В итоге, аноплоцефалид вискаши мы выделяем в особый вид, название которого производим от родового имени хозяина. В связи с тем, что экскреторная и половая системы цестод от вискаши имеют такое же строение как и у *M. pectinata*, новый вид мы причисляем к роду *Mosgovoyia* Spassky, 1951.

Описание (по Жуайе и Долльфю, 1931, стр. 115). Червь в общих чертах напоминает *Cittotaenia pectinata* (Goeze, 1782). Диаметр сколекса 0,5 мм. Экскреторная система типа *C. pectinata*. Семенники 0,06 мм в диаметре распределены в две латеральные группы, как и у *C. ctenoides* Railliet. Медиальная зона стробилы почти свободна от семенников. Число семенников в членике составляет 140—160. Бурса цирруса 0,72 мм в длину и 0,15 мм в толщину в наиболее толстом участке. Циррус усажен мелкими легко опадающими шипиками. Яичник 0,6 мм ширины; диаметр желточника 0,225 мм. Яйца 0,06 мм в диаметре. Грушевидный аппарат хорошо развит.

Литература: Goeze, 1782; Joyeux et Dollfus, 1931.

Род XI. *Parabertiella* Nybelin, 1917

Диагноз (по Бэру, 1927a, стр. 76). *Anoplocephalinae* небольших размеров. Сколекс имеет четыре присоски, сидящие на возвышениях. Половой аппарат непарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Бурса цирруса крупная; семенники расположены единой группой в передней

половине среднего поля. В апоральной половине последнего лежат женские половые железы. Матка в виде поперечно расположенной трубки. Она выступает за линию экскреторных сосудов. Яйца с грушевидным аппаратом.

Взрослые — у сумчатых Австралии.

Типичный вид: *Parabertiella campanulata* Nybelin, 1917

В составе рода *Parabertiella* имеется всего только один вид, описанный Нибелином (Nybelin, 1917) от кенгуру восточной Австралии. Повторных находок паразита до сего времени не было.

1. *Parabertiella campanulata* Nybelin, 1917

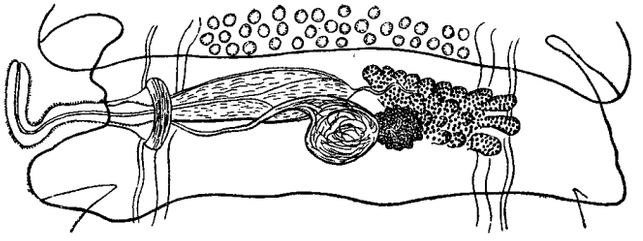
(рис. 141)

Хозяин: сумчатые — *Pseudochirus lemuroides* Collett.

Место обнаружения: восточная Австралия.

Описание (по Бэру, 1927, стр. 77—78). Длина 25—30 мм, наибольшая ширина 2,5 мм. Шаровидный сколекс 0,75 мм в диаметре. Четыре овальные присоски 0,36 × 0,28 мм отделены друг от друга глубокими бороздками.

Экскреторная система состоит из четырех сосудов, причем дорзальные лежат кнаружи от вентральных. Половые отверстия неправильно чередуются. Они ведут в довольно глубокую половую клоаку, снабженную



141. Parabertiella campanulata Nybelin, 1917

Гермафродитный членик
(по Нибелину из Бэра, 1927)

сильным сфинктером. В передней части проглоттиды в одном непрерывном поле залегают 60—65 семенников, которые располагаются в 2—3 слоя. Они занимают все пространство между экскреторными сосудами. Очень крупная бурса цирруса достигает средней линии. Она имеет 0,5—0,65 мм длины и обладает сильным мускулом-ретрактором. Циррус очень длинный и снабжен шипами. Семеизвергательный канал внутри бурсы сильно расширяется, образуя внутренний семенной пузырек. Вагина открывается позади бурсы цирруса и вскоре расширяется с образованием семеприемника. Яичник расположен в апоральной половине сегмента. Он представляет компактную железу с многочисленными булавовидными отростками. Желточник лежит позади яичника, между ним и семеприемником.

Матка имеет форму поперечной трубки, слегка выступающей за линию апоральных экскреторных сосудов. В зрелых сегментах матка заполняет всю медуллярную паренхиму.

Размер яиц 0,050—0,040 мм, диаметр эмбриона 0,07 мм.

Грушевидный аппарат имеется.

Литература: Nybelin, 1917; Baer, 1927a.

Род XII. *Paramoniezia* Maplestone et Southwell, 1923

Ревизия рода *Paramoniezia*

Род *Paramoniezia* установили Мэплстоун и Саутвел (1923) для одного вида цестод свиней Австралии — *P. suis* Maplestone et Southwell, 1923. Родовой диагноз *Paramoniezia* авторы рода основывают на признаке расположения вагины в отношении бурсы цирруса (дорзально на одной стороне и вентрально — на другой). Подобное расположение половых протоков обнаружено Фурманом (1904) у паразита совиных попугаев *Cittotaenia psittacea* Fuhrmann, 1904. Сравнивая материал Фурмана с оригинальным материалом английских авторов, Бэр (1927a) пришел к заключению, что, во-первых, в обоих случаях вагина располагается вентрально от бурсы цирруса с обеих сторон стробилы; во-вторых, что оба вида в морфологическом отношении друг от друга ничем не отличаются. Бэр предполагает, что хозяином *P. suis* являются птицы, и наименование хозяина — *Sus scrofula* — появилось в результате ошибки этикетирования материала. В конечном итоге, Бэр сводит *Paramoniezia suis* в синонимы *Cittotaenia psittacea*, а род *Paramoniezia* считает синонимом рода *Cittotaenia* Riehm, 1881. Однако в том же 1927 г. Бэйлис от бородавчатой свиньи Зеландии (Африка) описал еще один вид цестод — *Paramoniezia phacochoeri*, у которой, подобно *P. suis* в описании Мэплстоун и Саутвела, вагина открывается вентрально от бурсы цирруса на правой стороне стробилы и дорзально или вентрально — на левой. Тем самым вышеизложенные соображения Бэра теряют силу. Во избежание дальнейших ошибок, мы выделяем цестод свиней из рода *Cittotaenia*, который включает аноплоцефалид грызунов, и восстанавливаем род *Paramoniezia*, тем более что по расположению семенников впереди матки он отличается от типичных представителей всех трех родов цестод грызунов, которые до нашей перестройки входили в состав рода *Cittotaenia*.

Учитывая данные Бэра, 1927a, о сходстве *Cittotaenia psittacea* с *P. suis*, мы вынуждены также временно поместить ее в род *Paramoniezia*, который будет состоять из трех видов: 1) *Paramoniezia suis* Maplestone et Southwell, 1923; 2) *Paramoniezia phacochoeri* Baylis, 1927; 3) *Paramoniezia psittacea* (Fuhrmann, 1904) n. comb.

Диагноз рода. *Anoplocephalinae* средней величины. Округлый сколекс несет четыре почти сферические присоски, без особых желез и выростов. Стробила плоская, широкая, состоит из краспедотных члеников, сильно вытянутых в поперечном направлении. Экскреторная система представлена двумя парами продольных стволов, из которых вентральные могут ветвиться. Половой аппарат парный, половые протоки проходят дорзально от экскреторных каналов и нерва. Женские половые железы локализуются в боковых половинах среднего поля. Весьма многочисленные семенники располагаются непрерывной полосой преимущественно впереди от матки, почти во всю ширину среднего поля. Вагина на правой стороне стробилы проходит вентрально от бурсы цирруса, на левой — положение изменчиво. Матка в виде сплошной поперечной трубки тянется во всю ширину среднего поля.

Взрослые у свиней и попугаев (?).

Типичный вид: *Paramoniezia suis* Maplestone et Southwell, 1923.

Определительная таблица видов рода *Paramoniezia*

1 (2). Семенников 60—80. Бурса цирруса 0,50×0,14—0,18 мм. У африканского бородавочника . . . . . *Paramoniezia phacochoeri* Baylis, 1927 . . . . . стр. 301

2 (1). Семенников 200—300.
3 (4). Семенников 200. Вентральные экскреторные сосуды не ветвятся. Бурса цирруса 0,5×0,05 мм. Циррус усажен мелкими шипиками. У совиных попугаев Новой Зеландии . . . . . .
Paramoniezia psittacea (Fuhrmann, 1904) n. comb. . . . . стр. 303
4 (3). Семенников около 300. Вентральные экскреторные сосуды имеют ответвления. Циррус без вооружения. У свиней (?) Австралии . . . . . .
Paramoniezia suis Maplestone et Southwell, 1923 . . . . . стр. 300

1. *Paramoniezia suis* Maplestone et Southwell, 1923

Синоним: *Cittotaenia psittacea* Fuhrmann, 1904, Baer, 1927

Хозяин: «дикая свинья» — *Sus scrofula* (?). Правильность определения вида хозяина вызывает сомнение. Возможно — это одичавшая домашняя свинья.

Место обнаружения: окрестности г. Таунсвилла (Сев. Квинсленд) — Австралия.

Свиньи долгое время считались свободными от цестодозов, вызываемых цепнями в имагинальной стадии; оспаривалась даже сама возможность их заражения цестодами в ленточной стадии. С большим недоверием было встречено первое сообщение Холодковского (Cholodkowsky, 1895) о нахождении у свиньи *T. brandti* (= *Thysaniezia giardi*).

Paramoniezia suis также подверглась «гонениям» и была списана Бэром (1927а) в синонимы *Cittotaenia psittacea* Fuhrmann, 1904. Установление особого рода аноплоцефалид — *Pseudoanoplocephala* Baylis, 1927, обитающих у домашних и диких свиней Индии и Цейлона, а также описание *Paramoniezia phacochoeri* Baylis, 1927, от диких свиней Южной Африки и обнаружение *Monoecocestus* у пекари Южной Америки заставляет нас пересмотреть взгляд на возможность заражения свиней цестодозами и вновь обсудить систематическое положение *Paramoniezia suis*. Идентичность *P. suis* и *C. psittacea* вызывает сомнение уже потому, что первая обитает у свиньи Австралии, а вторая у земляного (совиного) попугая *Stringops habroptilus* Gray, являющегося строгим эндемиком Новой Зеландии, которая обладает столь своеобразной фауной позвоночных, что заслуживает выделения в особую географическую подобласть. Следует иметь в виду еще два обстоятельства: 1) давность изоляции Новой Зеландии от берегов Австралии и 2) полную утерю совиным (земляным) попугаем (*Stringops*) способности летать. Соображения эколого-географического порядка подкрепляются различием анатомического строения, разграничивающим эти виды.

а) У *C. psittacea* число семенников по Фурману (1904 и 1922) около 200, тогда как у *P. suis* их, по меньшей мере, 300. б) Экскреторная система *P. suis* сильно разветвленная, у *C. psittacea* главные сосуды не имеют ответвлений, в) *P. suis* обладает невооруженным циррусом, циррус *C. psittacea* густо усажен тонкими щетинками.

Описание *P. suis* (по Мэплстоуну и Саутвелу, 1923, стр. 329—331). Тело зрелых экземпляров ланцетовидной формы, длина достигает 120 мм, наибольшая ширина 10 мм. Маленькая головка шириною 0,3 мм переходит непосредственно в стробилу. Шейка отсутствует. Проглоттиды сильно вытянуты в поперечном направлении. Развитые гермафродитные сегменты 0,2 мм длины и 9 мм ширины. Продольная мускулатура стенки тела представлена одним слоем пучков, достигающих 0,06 мм толщины. Вентральные экскреторные сосуды очень широкие, 0,150 мм в диаметре, могут простираться во всю толщину мозговой паренхимы. От вентральных

сосудов отходит большое количество вторичных ответвлений, затрудняющих установление наличия дорзальных стволов. Авторы вида предполагают отсутствие последних.

Половой аппарат парный. Половые протоки проходят дорзально от экскреторного сосуда. В каждом членике имеется, по меньшей мере, 300 семенников, которые располагаются непрерывной полосой поперек всего среднего поля, почти достигая линии положения латеральных сосудов. При подсчете в продольном направлении они образуют 4—5 рядов, в вертикальном направлении залегают в 2—3 этажа. Сильно вытянутая бурса цирруса лежит в латеральном поле. Она содержит внутренний семенной пузырек и невооруженный циррус. Наружный семенной пузырек отсутствует. Женские половые железы находятся в боковых частях среднего поля. Вагина в дистальной части имеет 0,060 мм толщины. Непосредственно кнутри от экскреторных сосудов она образует очень крупный вытянутый поперек членика семеприемник 0,650 мм длины и 0,150 мм толщины. От его внутреннего конца отходит короткий извитой канал, сливающийся с овидуктом. Вагина на правой стороне стробилы проходит всегда вентрально от бурсы цирруса, на левой стороне может лежать дорзально или вентрально от нее. Матка закладывается в виде поперечного клеточного тяжа, впоследствии превращается в трубку, которая тянется до латеральных краев сегмента. Зрелые яйца 0,045 мм в диаметре. Наружная оболочка яиц двуконтурная. Зародыши 0,024 мм. Грушевидный аппарат полностью отсутствует.

Литература: Baer, 1927a; Maplestone et Southwell, 1923.

2. *Paramoniezia phacochoeri* Baylis, 1927

(рис. 142)

Хозяин: бородавочник — *Phacochoerus aethiopicus* Pall.

Географическое распространение: Африка.

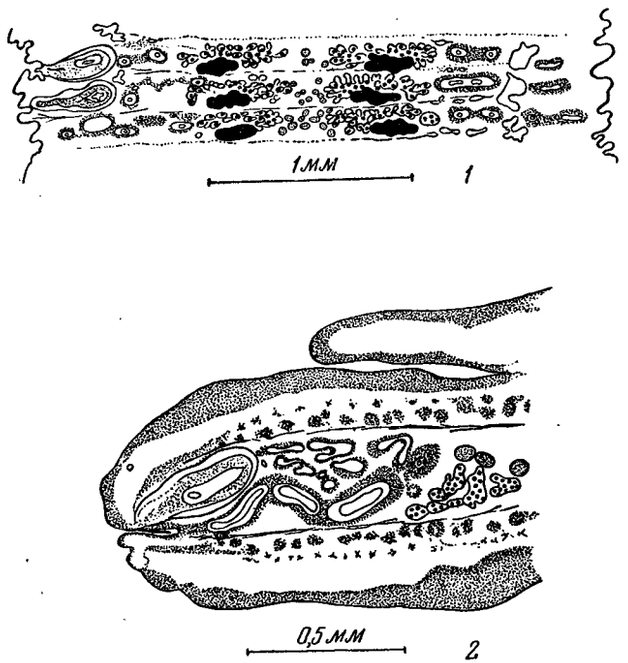
Paramoniezia phacochoeri имеет некоторое сходство с *P. suis*, но отличается от нее малым количеством семенников, не выходящих в сторону от женских половых желез, и отсутствием вторичных ветвей экскреторных каналов.

Отсутствие описания зрелых члеников затрудняет точное определение паразита.

Описание (по Бэйлису, 1927, стр. 418—420). Длина недозрелых экземпляров до 52 мм, наибольшая ширина 4,5 мм. Диаметр сколекса 0,60—0,73 мм. Овальные присоски 0,300—0,375 × 0,200—0,300 мм, с отверстием в виде продольной щели. Наибольший диаметр их ориентирован в продольном направлении. Имеется короткая шейка. Членики стробилы краспедотного типа, вытянуты в поперечном направлении. Продольная мускулатура стробилы хорошо развита; она образует два хорошо разграниченных слоя пучков. Пучки волокон внутреннего слоя в несколько раз толще пучков внешнего. Под внутренним слоем залегают поперечные волокна. Экскреторная система представлена хорошо развитыми вентральными сосудами, которые не имеют вторичных ветвей, но в задней части каждого членика образуют поперечный анастомоз. Дорзальных каналов не обнаружено.

Половой аппарат парный. Половые протоки проходят дорзально от экскреторного сосуда и нерва. Половые железы развиваются довольно

медленно. Лишь у наиболее крупного экземпляра имелись развитые гермафродитные членики. В каждом сегменте содержится 60—80 семенников, залегающих единой группой в пространстве между женскими половыми железами. Они распределяются в два слоя в 3—4 ряда, примерно по 10 семенников в каждом. Их положение относительно матки и женских половых желез не указано. Грушевидная бурса цирруса 0,50 мм длины и 0,14—0,18 мм толщины, содержит внутренний семенной пузырек. До



142. Paramoniezia phacochoeri Baylis, 1927

1 — горизонтальный срез гермафродитного участка стробилы; *2*—поперечный срез боковой части членика (по Бэйлису, 1927)

вхождения в бурсу цирруса довольно широкий семепровод покрыт слоем железистых клеток. В этом месте он образует клубок извилин. Наружный семенной пузырек отсутствует. Вагина имеет довольно развитую мышечную стенку и покрыта снаружи слоем сильно окрашивающихся железистых клеток. Изнутри она покрыта ресничками. В проксимальной части вагина расширяется, образуя продолговатый семеприемник, достигающий в гермафродитных члениках 0,20 мм ширины. На правой стороне стробилы вульва открывается вентрально от бурсы цирруса, а на левой — дорзально или же вентрально. Женские половые железы локализуются в боковых частях среднего поля, неподалеку от средней линии. Вееровидный яичник состоит из радиально расходящихся пальцевидных долей. Компактный желточник лежит позади яичника.

Литература: Baylis, 1927.

3. *Paramoniezia psittacea* (Fuhrmann, 1904) n. comb.

(рис. 143)

Синоним: *Cittotaenia psittacea* Fuhrmann, 1904.

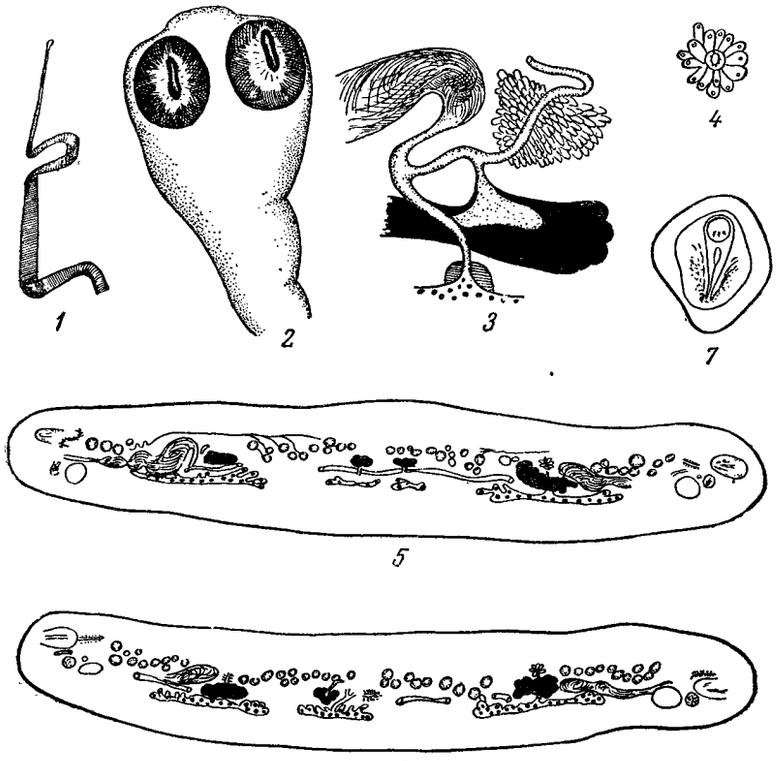
Хозяева: совиные попугаи — *Stringops habroptilus* Gray.

Место обнаружения: Новая Зеландия.

Описание (по Фурману, 1922, стр. 442—447). Длина 100—130 мм, наибольшая ширина 6,5 мм. Сколекс 0,57 мм в диаметре; слегка овальные присоски 0,23 мм в поперечном и 0,26 мм в продольном направлении. Членики стробилы очень короткие, широкие. Паренхимная мускулатура заполняет кортикальную паренхиму почти до субкутикулярного слоя. Продольная мускулатура слагается из многочисленных нечетко разграниченных пучков, диаметр которых убывает к периферии. Они соединены между собой бесчисленными коннективами, образующими густую сеть. В шейке продольные пучки концентрируются в два слоя. Поперечная мускулатура хорошо развита, но вертикальные волокна немногочисленны. Экскреторная система стробилы представлена обычными четырьмя латеральными стволами, из которых более узкие дорзальные располагаются кнутри от широких вентральных, соединенных широкими поперечными сосудами. В сколексе и в мозговой паренхиме стробилы разбросаны немногочисленные известковые тельца.

Половой аппарат парный. Двусторонние половые отверстия локализуются у задней границы передней трети латеральных краев проглоттид. Половые протоки следуют дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Около 200 семенников 0,08—0,16 мм в диаметре залегают в одном непрерывном поле впереди матки, заходя в стороны от женских половых желез до линии экскреторных сосудов. В молодых сегментах они занимают дорзальную часть мозговой паренхимы, в более развитых члениках оккупируют почти целиком толщину последней, располагаясь в 1—2 слоя. Семепровод следует вдоль дорзальной мышечной стенки. Перед вхождением с сумку цирруса он образует многочисленные петли, занимающие всю толщину мозгового вещества. В этом участке семепровод окружен крупными простатическими клетками, имея диаметр, при измерении вместе с железистой оболочкой, 0,040 мм. В момент проникновения в бурсу цирруса канал суживается и внутри бурсы тотчас же расширяется, образуя веретеновидный семенной пузырек. Бурса цирруса 0,50 мм длины и 0,05 мм толщины. Стенка бурсы содержит толстый наружный слой продольной мускулатуры, и более нежный внутренний слой мышц кольцевого направления. Внутри бурсы от ее стенки к стенке цирруса, густо усаженного тонкими щетинками, тянутся многочисленные косые волокна. От внутреннего конца бурсы к дорзальному слою поперечной мускулатуры отходит ретрактор бурсы цирруса. Женские половые железы залегают в боковых частях среднего поля. Вееровидный яичник 0,8 мм ширины лежит у самой вентральной мышечной стенки. Поскольку над яичником располагается слой семенников, дорзальные лопасти его не доходят до верхней границы мозговой паренхимы. Яйцеклетки в яичнике имеют размер 0,014 мм. Лопастный желточник 0,28 мм ширины находится дорзально от яичника. Над серединой желточника локализуется крупное тельце Мелиса 0,100 мм ширины. У места отхождения протока желточника внутри органа имеется широкая полость — желточный резервуар, в котором накапливаются желточные элементы. Отрезок вагины кнаружи от экскреторных сосудов копулятивной части толще, окружен слоем мышечных волокон преимущественно продольного направления, усажен изнутри тонкими волосками. На уровне пересечения с экскреторными сосудами стенка вагины резко

истончается, приобретая вид нежной мембраны. В проксимальном отрезке она образует сильно вытянутый семеприемник, от медиального конца которого вентрально отходит короткий канал, сливающийся с овидуктом. Вагина открывается на одной стороне стробилы вентрально и на другой — дорсально от бурсы цирруса. От овиканта, расположенного на дорзальной поверхности яичника, отходит кверху короткий овидукт, который соединяется с протоком семеприемника, после чего он следует дальше в дорзальном направлении, сливается с протоком желточника и прободает



143. Paramoniezia psittacea (Fuhrmann, 1904) n. comb.

1 — общий вид; *2* — сколекс; *3* — протоки женских половых желез; *4* — разрез тельца Мелиса; *5* и *6* — поперечный разрез гермафродитных члеников с добавочными комплектами женских половых желез; *7* — яйцо (по Фурману, 1922)

тельце Мелиса. Маточный проток достигает дорзальной границы мозговой паренхимы, затем отгибается вентрально и впадает в матку. В развитых сегментах маточный проток сильно извивается. Молодая матка имеет вид тонкой одиночной трубки, протянутой во всю ширину членика. Она пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны. В этом возрасте матка следует у самого заднего края сегмента, так что все семенники располагаются впереди от нее. При наполнении яйцами она сильно расширяется, образует карманообразные вышячивания и, в конечном счете, заполняет всю зону мозговой паренхимы, оттесняя остатки семенников к переднему краю членика. Онкосферы окружены тремя оболочками, из которых наружная довольно толстая, средняя очень нежная, а внутренняя (эмбриофора) образует грушевидный аппарат 0,014 мм ширины с двумя сближенными рожками 0,021 мм длины.

Фурманн наблюдал весьма интересную аномалию развития половой системы. Почти на всем протяжении стробилы в медуллярной паренхиме, по сторонам от средней линии, имеется один или два добавочных комплекта женских половых желез. Они имеют такое же строение и расположение, что и нормальные, но слабее развиты. Возле этих добавочных желез может находиться клубок извилин семепровода, окруженного простатическими клетками. Иногда видны зачатки бурсы цирруса. Все отделы яйцевода хорошо выражены. Маточный проток вливается в матку, содержащую большое количество неоплодотворенных яиц, которые, по всей вероятности, образовались за счет добавочных наборов женских половых желез.

В том случае, когда в членике находится один добавочный набор, его женские железы сравнительно крупнее и располагаются справа или слева от средней линии. При наличии четырех наборов добавочные располагаются симметрично по бокам от средней линии.

Литература: Baer, 1927a; Fuhrmann, 1904, 1922, 1932.

Род XIII. *Paranoplocephala* Lühe, 1910

Синоним: *Anoplocephaloides* Baer, 1924

Диагноз рода *Paranoplocephala* мы представляем в следующем виде. *Anoplocephalinae*. Длина тела варьирует от нескольких миллиметров до 2—3 дециметров. Сколекс снабжен мускулистыми присосками, способными погружаться в ткань головки. Стробила плотная, широкая. Членики краспедотного типа, вытянуты в поперечном направлении. Экскреторная система представлена двумя парами латеральных сосудов; вентральные сосуды в задней части каждого членика образуют поперечный анастомоз. Дополнительные продольные каналы отсутствуют.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия чаще односторонни, реже чередуются. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Семенники многочисленны, располагаются апорально от женских половых желез непрерывной полосой и могут распространяться дорзально от апоральных экскреторных сосудов. Женские половые железы залегают в поральной половине среднего поля. Мускулистая бурса цирруса содержит хорошо развитый семенной пузырек. В типичных случаях наружный семенной пузырек хорошо развит. Основные отделы вагины, в том числе семеприемник, отчетливо разграничены. Матка закладывается в виде длинного поперечного сплошного тяжа клеток, затем принимает форму поперечной трубки, которая впоследствии образует многочисленные слепые, иногда ветвящиеся дивертикулы. Латеральные концы матки могут пересекать экскреторные сосуды. Яйца содержат грушевидный аппарат с двумя длинными рожками без колпачка.

Взрослые — у грызунов, редко у непарнокопытных.

Типичный вид: *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) Lühe, 1910.

Определительная таблица видов рода *Paranoplocephala*

1 (10). Половые отверстия неправильно чередуются.

2 (3). Длина тела зрелых экземпляров менее 30 мм. Число семенников 24—35, длина бурсы цирруса 0,15—0,20 мм. Концы матки на стадии поперечной трубки пересекают экскреторные сосуды. У полевок Северной Америки . . . . . *Paranoplocephala kirbyi* Voge, 1948 . . . . . стр. 317

3 (2). Длина тела зрелых экземпляров более 50 мм.

4 (5). Паразиты грызунов Южной Америки (вид недостаточно описан) . . . . . *Paranoplocephala forcipata* Linstow, 1904 . . . . . стр. 316
5 (4). Паразиты грызунов Старого Света.
6 (7). Семенников более 100. Бурса цирруса чрезвычайно мускулистая, 0,50—0,84 мм длины и 0,20—0,28 мм толщины. Матка на стадии поперечной трубки не доходит до продольных сосудов выделительной системы. У сурков Средней Азии *Paranoplocephala ryjikovi* Spassky, 1950 . . . . . стр. 322
7 (6). Семенников около 50.
8 (9). Бурса цирруса 0,2—0,5 мм длины. У мышевидных грызунов Палеарктики . . *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) Lühe, 1910 (*morpha omphalodes*) . . . . . стр. 306
9 (8). Бурса цирруса 0,8 мм длины. У грызунов Южной Африки . . . . . *Paranoplocephala acanthocirrosa* Baer, 1924 . . . . . стр. 311
10 (1). Половые отверстия односторонни.
11 (16). Длина тела не более 15 мм.
12 (13). Бурса цирруса очень крупная (0,5 мм длины), может достигать средней линии тела. Паразиты заячьих Палеарктики. (Европа) . . . . . *Paranoplocephala wimerosa* (Moniez, 1880) Baer, 1927 . . . . . стр. 331
13 (12). Бурса цирруса короче 0,5 мм, далеко не доходит до средней линии тела. Паразиты мышевидных грызунов.
14 (15). Концы матки на стадии поперечной трубки пересекают экскреторные сосуды с вентральной стороны. У грызунов Северной Америки . . . . . *Paranoplocephala troeschi* Rausch, 1946 . . . . . стр. 328
15 (14). Концы маточной трубки пересекают экскреторные сосуды с дорзальной стороны. У грызунов Палеарктики (СССР) . . . . . *Paranoplocephala brevis* Kirschenblatt, 1938 . . . . . стр. 312
16 (11). Длина тела более 20 мм.
17 (18). Семенников около 100. Длина тела около 30 мм. Бурса цирруса 1,0—1,3 мм длины. Матка не пересекает экскреторные сосуды. Паразиты лошади. Встречаются повсеместно . . . . . *Paranoplocephala mamillana* (Mehlis, 1831) Baer, 1927 . . . . . стр. 319
18 (17). Семенников менее сотни, длина тела более 30 мм.
19 (20). Семенников около 50, бурса цирруса 0,2—0,5 мм длины. Концы маточной трубки пересекают экскреторные сосуды с вентральной стороны. У грызунов Палеарктики . . . . . *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) Lühe, 1910 (*morpha «blanchardi»*) . . . . . стр. 306
20 (19). Число семенников достигает 80. Сочетание признаков иное.
21 (22). Длина тела менее 100 мм, ширина 1,5—3,0 мм; бурса цирруса 0,2 мм длины. У грызунов Северной Америки . . . . . *Paranoplocephala variabilis* (Douthitt, 1915) Hansen, 1947 . . . . . стр. 330
22 (21). Длина тела 100—160 мм, ширина 8 мм, бурса цирруса 0,8 мм длины. У сурков Азии и Европы . . . . . *Paranoplocephala transversaria* (Krabbe, 1879) Baer, 1927 . . . . . стр. 327

В составе данного рода мы различаем 11 видов цепней.

1. *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) Lühe, 1910.

(рис. 144, 145, 146, 147)

Синонимы: *Taenia omphalodes* Hermann, 1783; *Halysis omphalodes* (Hermann, 1783) Zeder, 1803; *Anoplocephala blanchardi* Moniez, 1891; *Taenia blanchardi* (Moniez, 1891) Braun, 1894; *Anoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) Janicki, 1904; *Bertiella omphalodes* (Hermann, 1783) Meggitt, 1921; *Anoplocephala campestris* Cholodkowsky, 1912; *Anoplocephaloides blanchardi* (Moniez, 1891), Baer, 1924; *Paranoplocephala blanchardi* (Moniez, 1801), Baer, 1927.

Хозяева: мышевидные грызуны — *Arvicola scherman extilis* Mill., *A. terrestris* L., *Chionomys gud.* Sat., *Clethrionomys glareolus* Schreber, *Microtus agrestis* (L.), *M. arvalis* Pall., *M. hirtus*, *M. nivalis* Martins, *M. ungurensis*, *M. socialis* Pall., *Pitymys daghestanicus* Shidl., *P. majori* Thomas.

Географическое распространение: Европа, Азия. В СССР обнаружена в Воронежской области, в дельте Волги, в Армении, Грузии, Западной Сибири, Читинской области.

Локализация: тонкие кишки, слепая кишка.

Степень инвазии полевок (*Microtus arvalis* Pall.) Западной Сибири к концу лета 1946 г. составляла 4,5%. Интенсивность инвазии в тех же условиях достигала 7 экземпляров.

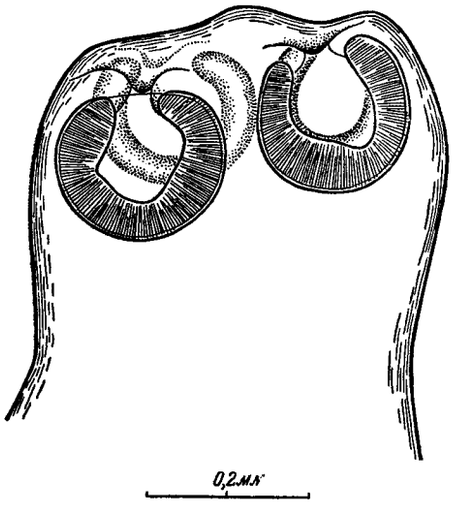
Историческая справка. *Paranoplocephala omphalodes* представляет собой довольно широко распространенного паразита полевок (подсем. *Microtinae*) Палеарктики.

По данным Киршенблата, 1948, этот гельминт является наиболее часто встречающимся ленточным червем полевок и водяных крыс Закавказья, особенно в зоне альпийских лугов, высокогорной степи и в лесной зоне. Он был впервые описан Германом под именем *Taenia omphalodes* Hermann, 1793.

Монье (Moniez, 1891) установил второй вид цестод мышевидных грызунов — *Anoplocephala blanchardi* [= *Paranoplocephala blanchardi* (Moniez, 1891) Baer, 1924], который долгое время считался самостоятельным видом на том основании, что у типичных экземпляров *P. omphalodes* половые отверстия неправильно чередуются, а у *P. blanchardi* они односторонни. Кроме того, размеры тела *P. blanchardi* составляют 20—40 мм, у *P. omphalodes* они достигают 100—215 мм. Позднее Бэр (1932) на материале от полевок Швейцарии, а затем Камерон и Парнелл (Cameron et Parnell, 1933) на цестодах от *Microtus agrestis* Шотландии установили, что экземпляры 50 мм длины могут иметь чередование половых отверстий, а экземпляры 80 мм длины, при совпадении в числе семенников, обладают односторонними половыми отверстиями. На этом основании поименованные авторы переводят *P. blanchardi* в синонимы *P. omphalodes*. Этот вывод находит подтверждение в работе Ахумян (1946), которая у полевок и водяных крыс Армении обнаружила цепней 80—280 мм длины с односторонними половыми отверстиями. Ахумян относит этих паразитов к виду *P. omphalodes*. Однако систематическое положение экземпляров Ахумян нуждается в уточнении, поскольку они, по данным этого автора, имеют всего лишь 25—28 семенников. Если семенники подсчитаны правильно, то цестод закавказских полевок следовало бы отнести к особому виду или подвиду. Мы воздерживаемся от установления нового подвида, поскольку подсчет семенников Ахумян производила на тотальном препарате. Изучая срезы различных видов параноплоцефал, мы имели возможность наблюдать, что во многих случаях, благодаря наличию многочисленных вертикальных мышечных волокон, семенники располагаются вертикальными столбиками, включающими по 2—3 семенника каждый. При рассмотрении на тотальном препарате каждый такой столбик воспринимается глазом как один семенник. В связи с этим возникает предположение, что число семенников у цестод закавказских полевок не 25, а гораздо больше. Бэр (1927а) в число синонимов *P. blanchardi* (и, следовательно, *P. omphalodes*) включает *Anoplocephala dentata* Galli-Valerio, 1905, которую Галли-Валерио обнаружил у *M. nivalis* и описал недостаточно подробно. Пересмотрев систематическое положение *A. dentata*, мы исключаем ее из числа синонимов *P. blanchardi* и *P. omphalodes*, так как по своему строению она сближается с *Paranoplocephala brevis* Kirschenblatt, 1935, а также с *P. troeschi* Rausch, 1946. В числе синонимов *P. omphalodes* Бэр (1927а) упоминает также *Bertiella forcipata* Linstow, 1904. Это упоминание ошибочно: 1) Линстов (1904) свой новый вид именует, как *Bertia forcipata*. 2) Анатомическое строение *B. forcipata* не соответствует таковому

P. omphalodes. B. forcipata мы считаем особым видом рода *Paranoplocephala*, требующим более полного описания.

Диагноз *Paranoplocephala omphalodes* (по литературным данным). Длина тела 40—280 мм, ширина 2—5 мм. Сколекс 0,7—2,0 мм, присоски 0,37—0,40 мм в диаметре. Половые отверстия односторонни или чередуются. Половые протоки пролегают дорзально от выделительных сосудов. Около 50 семенников располагаются апорально от женских половых желез. Грушевидная бурса цирруса 0,2—0,5 мм длины, содержит крупный семенной пузырек. Наружный семенной пузырек имеется. Женские половые железы локализуются в поральной половине среднего поля. Вагина образует очень крупный овальный семеприемник. Матка закладывается в виде поперечного тяжа, впоследствии принимает форму трубки, образующей боковые дивертикулы, и занимает весь членик. Она содержит многочисленные яйца 0,040—0,070 мм в диаметре. Эмбриофора снабжена двумя рожками.



144. Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1783)
Сколекс (оригинал)

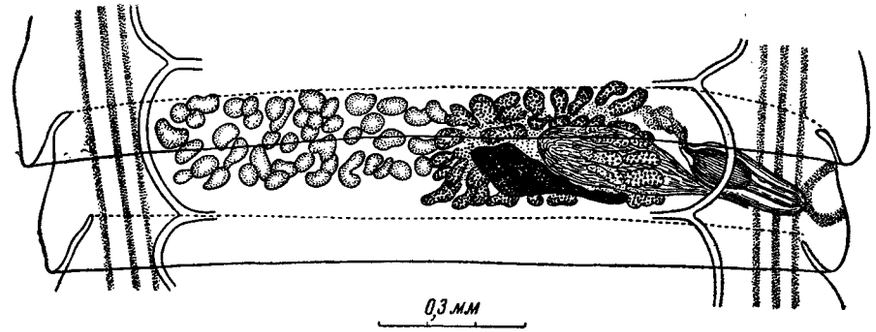
257-я Союзная гельминтологическая экспедиция обнаружила *P. omphalodes* у обыкновенной полевки побережья озера Чаны (Новосибирская обл.). Поскольку сведения о паразите, почерпнутые из литературных источников, противоречивы и неполны, мы считаем необходимым предложить описание экземпляров *Paranoplocephala* от полевок Западной Сибири, которые по расположению половых отверстий и по размерам соответствуют описанию *P. blanchardi* (Moniez, 1891).

Описание (по препаратам). Длина половозрелых индивидуумов 30—70 мм. Максимальная ширина 30—50 мм. Сколекс 0,42—0,56 мм в диаметре, снабжен четырьмя округлыми мускулистыми присосками 0,18—0,21 мм в диаметре. Присоски способны погружаться в глубь сколекса, позади которого можно видеть короткую шейку около 0,14 мм длиной. Стробила плотная, толстая, постепенно расширяется к заднему концу. Она содержит до двухсот сегментов краспедотного типа с выступающим задним краем. Первые членики очень короткие, около 0,02 мм длины при ширине 0,50 мм. Ширина гермафродитных сегментов в 6—10 раз превосходит их длину. Зрелые членики также значительно вытянуты в поперечном направлении (в 4—5 раз).

Кутикула, покрывающая тело с поверхности, тонкая — около 0,002—0,003 мм толщины. Паренхимная мускулатура довольно хорошо развита. Продольные волокна образуют два концентрических ряда довольно крупных пучков, содержащих до десятка и более волокон каждый. Оба слоя продольной мускулатуры почти вплотную примыкают друг к другу. В каждом слое содержится более сотни пучков с одной стороны стробилы. Во внутреннем слое пучки не столь многочисленны, как во внешнем. Они имеют почти круглое сечение, тогда как пучки внешнего слоя несколько сжаты с боков. Кнаружи от них в паренхиме разбросаны одиночные

мышечные волоконца. Поперечные и вертикальные волокна представлены в большом количестве.

Экскреторная система образована двумя парами латеральных стволов. В члениках с развитой маткой, содержащей зародыши на стадии морулы, дорзальные сосуды имеют 0,006—0,016 мм в диаметре и располагаются кнаружи от вентральных. Диаметр последних составляет 0,020—0,060 мм. В задней части каждого членика вентральные сосуды соединены крупным поперечным каналом.

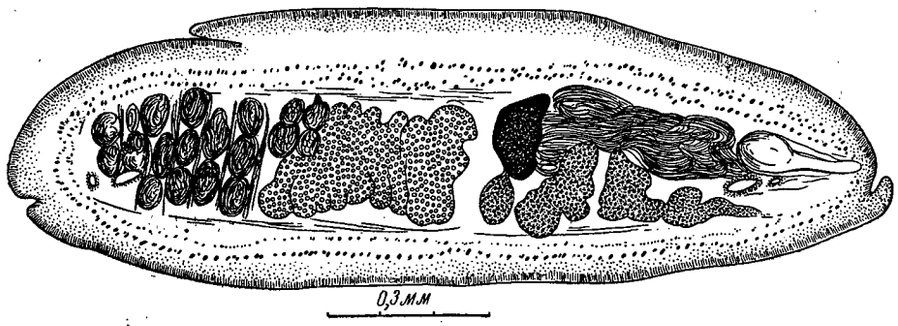


145. Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1783)
Гермафродитный членик (оригинал)

Половые отверстия односторонни. Половая клоака в виде узкого короткого канала располагается в средней трети бокового края членика. Она имеет всего только 0,050—0,060 мм глубины. Просвет клоаки благодаря наличию мускулатуры почти полностью замыкается. Лишь у наружного конца имеется воронкообразное расширение. При копуляции клоака выворачивается, и на ее месте можно видеть небольшой сосочек 0,045 мм высоты, из вершины которого выставляется невооруженный циррус. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов, причем вагина залегает вентрально от бурсы цирруса.

В развитых гермафродитных сегментах вся область мозгового вещества заполнена половыми органами. При этом женские половые железы и семеприемник занимают целиком поральную, а семенники также почти полностью апоральную половину медуллярной паренхимы, от медиального края яичника — до ее апоральной границы, от передней стенки членика — до задней. В большинстве случаев семенники заходят дорзально от апоральных экскреторных сосудов и даже кнаружи от них. На поперечных срезах можно видеть, что в пределах среднего поля семенники лежат в 2—3 слоя. Число семенников около 50. Семепровод ложится кпереди от семеприемника. Перед впадением в бурсу цирруса он образует одетый железистыми клетками продолговатый семенной пузырек, который может волнообразно изгибаться. Размеры наружного пузырька изменчивы. После проникновения в бурсу цирруса семепровод сразу же формирует объемистый внутренний семенной пузырек, целиком заполняющий внутреннюю половину полости бурсы. В сравнении с наружным, внутренний семенной пузырек в члениках с функционирующими семенниками представляет более константное образование, достигающее 0,150 мм длины и 0,80 мм толщины. Семеизвергательный канал отходит от пузырька в виде прямой трубки с узким просветом, не образующей петель даже при втянутом циррусе. В молодых гермафродитных члениках на месте внутреннего пузырька находится S-образно изогнутая трубка семепровода.

Бурса цирруса удлиненно-грушевидной формы, 0,220—0,300 мм длины и 0,070—0,100 мм толщины у внутреннего конца, растянутого спермой. На $^1/_4$ своей длины сумка цирруса может заходить в среднее поле членика. Бурса имеет толстую мышечную стенку, толщина которой увеличивается по направлению к проксимальному полюсу и в районе внутреннего семенного пузырька достигает 0,016 мм. Мышечная стенка бурсы состоит из двух слоев волокон. С поверхности располагается слой продольных волокон, на долю которых приходится около $^1/_3$—$^1/_4$ толщины стенки. Внутренний, более толстый слой составляют циркулярные волокна. В проксимальной части развитой бурсы изнутри к ее стенке вплотную подходит стенка семенного пузырька. В дистальной половине бурсы все внутреннее пространство между стенкой сумки и стенкой семеизвергательного

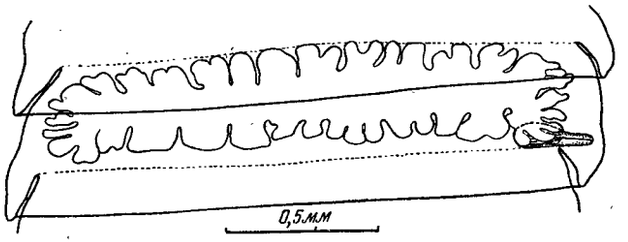


146. Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1783)
Поперечный срез гермафродитного членика (оригинал)

канала заполнено продольными мышечными волокнами ретрактора цирруса. Роль протрактора цирруса выполняет мускулатура стенки бурсы. Мускул-ретрактор сумки цирруса не обнаружен.

Женские половые железы весьма массивны. Развитый яичник достигает 0,70 мм ширины. Он состоит из толстых пальцевидных долей, отходящих во все стороны от центральной массы органа, залегающей на вентральной стенке членика, у заднего его края. Поральные лопасти яичника немного не доходят до линии экскреторных сосудов; апоральный край может пересекать среднюю линию. Доли яичника тесно примыкают друг к другу так, что в целом орган представляет поперечно вытянутое овальное тело. У самой задней границы членика на него сверху налегает массивный желточник и проксимальный конец семеприемника. Желточник вытянут в поперечном направлении. Он представляет собой компактное тело с бугристой поверхностью, но пальцевидных долей не образует. Его передняя поверхность вдавлена, выемка заполнена половыми протоками, семеприемником и тельцем Мелиса. Все эти органы тесно примыкают друг к другу, и свободного пространства между ними почти не остается. Нижний край желточника далеко не доходит до вентральной стенки членика, а дорзальный вплотную примыкает к слою поперечной мускулатуры. Вагина в дистальной трети представляет узкую трубку, открывающуюся в половую клоаку вентрально от сумки цирруса. На уровне проксимальной трети бурсы вагина, постепенно расширяясь, переходит в огромный овальный или сигарообразный семеприемник, размеры которого могут достигать 0,42 × 0,14 мм. Медиальный конец семеприемника налегает на поральную часть яичника. Матка проходит те же стадии развития,

что и *P. brevis*. В самом начале второй стадии в виде тонкой поперечной трубки, имеющей около 0,010 мм толщины, матка тянется вдоль переднего края членика во всю ширину медуллярной паренхимы, ближе к вентральной ее границе. Слепые концы трубки еще задолго до поступления яиц пересекают с вентральной стороны правые и левые экскреторные сосуды. При этом матка ложится впереди и вентрально от мужских и женских половых желез. С развитием матки, гонады оттесняются кзади. К моменту поступления яиц просвет матки имеет всего несколько микронов в диаметре, но при наполнении яйцами трубка быстро расширяется, образуя во все стороны глубокие карманы, не отличающиеся регулярностью в расположении и форме. К концу третьей стадии развития матка заполняет



147. Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1783)
Зрелый членик (оригинал)

всю область медуллярной паренхимы и затем превращается в объемистый мешок, содержащий несколько тысяч яиц. Яйца 0,040—0,060 мм в диаметре, имеют довольно плотную наружную оболочку и содержат грушевидный аппарат, диаметр бульбуса которого составляет 0,016—0,020 мм. Рожки грушевидного аппарата, 0,015 мм длины, у основания на значительном протяжении срастаются.

Литература: Ахумян, 1946; Киршенблат, 1948; Спасский, 1947; Baer, 1924, 1927a; Braun, 1894; Cholodkowsky, 1912, 1913; Janicki, 1904; Joyeux et Baer, 1936; Meggitt, 1921; Moniez, 1891; Zeder, 1803.

2. *Paranoplocephala acanthocirrosa* Baer, 1924

Хозяева: грызуны — *Otomys irroratus* Brants; *O. bisulcatus*.
Место обнаружения: окрестности Претории (Южная Африка).

Этот вид мало отличается от *P. omphalodes*, поскольку Рауш (1946) у экземпляров *P. blanchardi* (= *P. omphalodes*) обнаружил на циррусе шипики. Тем самым основное отличие *P. acanthocirrosa* теряется. Однако, учитывая различия в размерах бурсы цирруса, мы воздерживаемся от объединения этих видов.

Описание (по Бэру, 1924, стр. 241—242; 1927a, стр. 79). Длина тела 40—60 мм, максимальная ширина 5 мм. Сколекс 0,5—1,0 мм в диаметре, присоски — 0,2 мм.

Мускулатура стробилы хорошо развита. Продольная мускулатура слагается из двух концентрических слоев. Известковые тельца разбросаны по всей паренхиме. Дорзальные экскреторные сосуды проходят кнаружи от вентральных.

Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки залетают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Крупная мускулистая бурса цирруса 0,8 мм длины пересекает экскреторные сосуды. Она содержит

крупный семенной пузырек и толстый вооруженный шипиками циррус. 40—50 семенников образуют единую группу в апоральной части членика. Женские половые железы локализуются в поральной половине среднего поля члеников. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Она формирует крупный семеприемник. Матка — в виде поперечной трубки, образующей по 19—25 дивертикулов в переднем и заднем направлении. В зрелом состоянии заполняет весь членик. Яйца 0,050 мм в диаметре, содержат хорошо развитый грушевидный аппарат.

Литература: Baer, 1924, 1926, 1927a.

3. *Paranoplocephala brevis* Kirschenblatt, 1938

(рис. 27, 36, 148, 149, 150)

Хозяева: полевки — *Microtus arvalis* Pall., *M. nivalis* Martins, *M. socialis* Pall., *Pitymus major* Thomas, лесная мышь — *Apodemus sylvaticus* L.

Географическое распространение: СССР — Армения, Грузия, Западная Сибирь.

Локализация: нижний отдел тонкой кишки, толстая кишка.

Интенсивность инвазии у *M. arvalis* Барабинской степи в конце лета достигает 15 экземпляров, а у общественной полевки, по данным Киршенблата (1938), в зимние месяцы достигает 3 экземпляров в среднем на каждую вскрытую полевку. Средняя интенсивность на каждую инвазированную этим паразитом полевку приближается к пяти. Экстенсивность инвазии, равно как и интенсивность, очень сильно меняется по временам года, достигая максимума (65%) в феврале (для Закавказья).

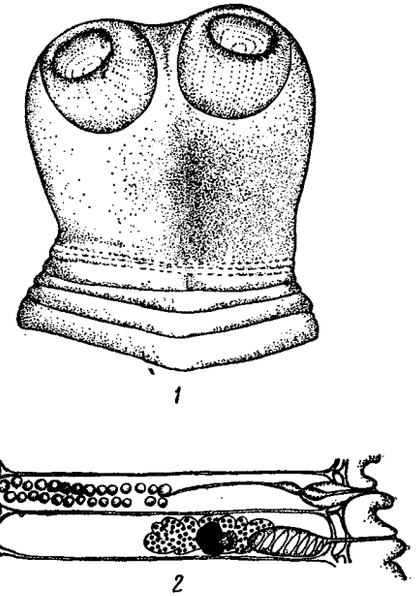
По своим анатомо-морфологическим и экологическим (обитание в толстом кишечнике полевок) признакам этот вид идентичен *P. troeschi* Rausch, 1946, описанному от полевок Северной Америки.

P. brevis сильно напоминает также паразита зайцев Палеарктики — *Paranoplocephala wimerosa*, но отличается меньшими размерами бурсы цирруса. Следует отметить, что *Par. wimerosa* у зайцев СССР ни разу еще найдена не была. Она отсутствует у зайцев и в тех местах, где полевки заражены *P. brevis*. Работая в составе Союзной гельминтологической экспедиции в районе озера Чаны (Западная Сибирь), мы имели возможность вскрывать зайцев, добытых в тех же местах, где добывались полевки, зараженные *P. brevis*. Однако, кроме *Mosgovoyia pectinata*, у зайцев других аноплоцефалид найдено не было. Эти факты подчеркивают видовую самостоятельность *P. brevis* Kirschenblatt, которая была впервые описана Киршенблатом от полевок и лесных мышей Грузинской ССР. Ахумян обнаружила эту цестоду у полевок Армении. В августе 1946 г. мы встретили ее у обыкновенной полевки Барабинской степи. Следует, однако, заметить, что по описанию *P. brevis*, полученные от грызунов Закавказья, значительно отличаются от сибирской формы меньшим числом семенников. Если у кавказской формы, по данным Ахумян, в каждом членике содержится 20—26, а по данным Киршенблата — 28—33 семенника, то у сибирских экземпляров число семенников достигает 48. Поэтому мы считаем необходимым дать описание кавказских и сибирских экземпляров.

Описание кавказской формы (по Киршенблату, 1938, стр. 17—19). Длина 5,6—6,0 мм, максимальная ширина 2,1—2,5 мм. Сколекс снабжен крупными присосками, разделенными неглубокими продольными бороздками. Размеры сколекса и присосок увеличиваются по мере роста стробилы. К моменту начала стробиляции диаметр сколекса составляет

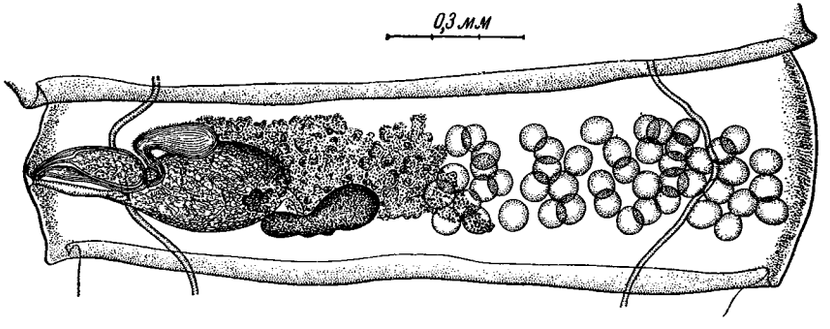
0,581—0,614 мм, диаметр присосок 0,142—0,265 мм. У взрослых экземпляров сколекс 0,83—0,86 мм, присоски 0,315—0,365 мм. Короткая, широкая стробила слагается из 20—26 члеников, ширина которых в несколько раз превосходит длину.

Половые отверстия односторонни. Число члеников 28—33. Семенники закладываются в первом членике и в 12—13-м достигают полного развития. Диаметр развитых семенников составляет 0,053—0,065 мм. Бурса цирруса в этих сегментах имеет 0,17—0,20 мм длины и содержит семенной пузырек размером 0,080—0,097 мм. Наружный семенной пузырек приблизительно такой же величины. Женские половые железы достигают апогея развития в 13—14-м сегментах. Диаметр яичника 0,43—0,52 мм, желточник 0,175—0,190 мм. Семеприемник в 11—15-м члениках наполнен спермой. Он имеет 0,350 мм длины. Развитие матки начинается в 14-й проглоттиде, а в 15-й она уже занимает почти всю внутреннюю часть последней. Лишь в апоральной половине среднего поля сохраняется несколько семенников. В 24-й проглоттиде содержатся уже зрелые яйца, 0,026—0,038 мм в диаметре. Длина грушевидного аппарата с двумя длинными рожками 0,019 мм.



148. Paranoplocephala brevis (Kirschenblatt, 1938)

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Киршенблату, 1938)



149. Paranoplocephala brevis Kirschenblatt, 1938.
Гермафродитный членик (оригинал)

Ахумян дает описание более крупного экземпляра *P. brevis* — 9 мм длины, 3,475 мм ширины. Диаметр сколекса 1,661 мм. Шейка отсутствует. Бурса цирруса 0,241 × 0,069 мм. Циррус невооруженный. (Это утверждение,

повидимому, ошибочно, так как шипики у *P. brevis* на циррусе имеются, но они очень мелкие и легко опадают.—*А. С.*). Яичник 0,461 мм ширины. Вагина открывается вентрально и позади бурсы цирруса. Матка появляется в 12-м членике (общее число сегментов стробилы 32). В 13—14-м членике в нее уже поступают яйца. Зрелые яйца округлы, 0,035—0,044 мм в диаметре. Тот же автор в работе 1948 г. определяет размеры яиц в 0,026—0,038 мм.

Литература: Киршенблат, 1938; 1948; Ахумян, 1946.

Описание западносибирской формы (по препаратам). Длина тела зрелых экземпляров достигает 6 мм, при ширине в 2,8 мм. Стробила аполизическая, плотная, состоит из 25—40 краспедотных члеников, сильно вытянутых в поперечном направлении; даже у самых зрелых члеников ширина превосходит длину в 4—5 раз. Довольно крупный сколекс около 1,0 мм ширины снабжен четырьмя мощными присосками сферической формы, до 0,40 мм в диаметре, отверстия которых обращены косо вперед и в сторону. Каждая присоска залегает в толще паренхиматозного вздутия сколекса, покрытого обычной кутикулой. Смежные вздутия разделены глубокими продольными бороздками. В глубине сколекса стенки присосок почти соприкасаются. Толщина мышечной стенки присосок составляет около 0,070 мм. Стенка состоит из радиально расположенных мышечных волокон; лишь у внутренней и наружной поверхности присосок пролегает тонкий слой волокон, идущих параллельно их поверхности. К наружному слою подходят волокна продольной паренхимной мускулатуры стробилы. Позади сколекса заметен резкий перехват, за которым следует стробила. Несегментированная шейка отсутствует.

Кутикула стробилы довольно тонкая, не более 0,004 мм толщины. Продольная мускулатура в кортикальном слое паренхимы образует один слой дисперсно расположенных волокон, между которыми встречаются тонкие пучки. В области паруса каждого членика имеются косые пучки мышечных волокон, отходящие от продольного слоя мышц членика или от внутренней поверхности паруса — косо вперед, к его наружной поверхности. Изнутри слой продольной мускулатуры подстилают поперечные мышечные волокна. Вертикальные волокна в медуллярном веществе довольно многочисленны.

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, из которых дорзальные в средней части стробилы имеют диаметр 0,004 мм, а вентральные — около 0,020—0,025 мм. В стробиле дорзальные сосуды пролегают кнаружи от вентральных и лишены поперечных анастомозов, которые у вентральных хорошо развиты. В области сколекса, впереди и, особенно, позади присосок обе пары сосудов образуют сложную систему петель и извилин. В апоральной части стробилы мы наблюдали местное удвоение вентрального сосуда.

Половые отверстия односторонни. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва, причем вагина залегает вентрально и позади бурсы цирруса. Половая клоака ничтожных размеров; половые сосочки отсутствуют. Половые железы закладываются в первых члениках и быстро достигают зрелости (в 13—15-м сегментах). Женские и мужские железы развиваются приблизительно одновременно. Всю зону медуллярной паренхимы в апоральной половине среднего поля заполняют семенники, расположенные в 2—3 ряда как в вертикальном, так и в сагиттальном направлении. В развитом состоянии семенники имеют около 0,070 мм в диаметре и тесно примыкают друг к другу. При этом вентральный слой семенников ложится у самой границы мозгового вещества. Если учесть, что в одном горизонтальном срезе можно видеть до 27 семенников, то их общее количество должно составлять не менее 50. Крупная грушевидная бурса цирруса пересекает экскреторные сосуды поральной стороны. Почти все ее внутреннее пространство заполнено семенным пузырьком, стенки которого плотно примыкают к стенкам бурсы. Размер последней достигает 0,240—0,280 × 0,080 мм. Возле дна бурсы располагается крупный наружный семенной пузырек, приблизительно такой же величины, как и внутренний. Циррус вооружен очень мелкими шипиками. Женские половые железы располагаются целиком в поральной половине членика. В развитом состоянии они заполняют всю медуллярную паренхиму от передней границы членика до задней. Многолопастной яичник 0,50 мм ширины лежит у вентральной поверхности мозгового вещества; поперечно вытянутый желточник располагается возле самой задней границы членика, дорзально и позади поральной половины яичника. Ширина желточника 0,230—0,260 мм. С поральной стороны к желточнику подходит огромный семеприемник размером 0,29—0,35 × 0,14 мм. В гермафродитных члениках его диаметр может равняться длине самих сегментов. Поральный край семеприемника находится возле линии поральных экскреторных сосудов. Дистальный (копулятивный) участок вагины гораздо короче семеприемника. В развитых члениках он имеет вид узкой цилиндрической трубки 0,14 мм длины и 0,010 мм по внутреннему диаметру. Стенка копулятивной части вагины изнутри покрыта нежными ресничками или щетинками, снаружи — слоем грушевидно-булавовидных клеток железистого характера. Промежуточная часть вагины, связывающая копулятивную часть вагины с семеприемником, очень короткая, сведена на положение узкого, короткого перехвата. Характерно, что задолго до копуляции, когда половые отверстия еще не сформированы, семеприемник уже приобретает вид продолговатого, довольно крупного, четко ограниченного пузыря, имеющего самостоятельную стенку, построенную из однослойного цилиндрического эпителия, который вскоре становится плоским. При наполнении органа спермой эпителий превращается в тонкую мембрану, содержащую плоские ядра. Матка закладывается очень рано, в 7—8-м члениках, задолго до того, как женские и мужские железы достигнут полного развития. В этих члениках половые протоки представлены бесформенным скоплением клеток. Развивающаяся матка вначале имеет вид очень тонкого шнура, протянутого поперек среднего поля членика впереди компактного зачатка яичника На этой стадии матка пребывает на протяжении 6—7 члеников. В 13-м сегменте, где семеприемник оказывается заполненными спермой, матка имеет вид очень тонкой трубки, просвет которой едва достигает 0,003—0,004 мм. Матка переходит на стадию трубки постепенно, путем расхождения клеток сплошного шнура к периферии органа. На стадии полой трубки матка существует на протяжении двух члеников и быстро заполняется яйцами. С поступлением оплодотворенных яйцеклеток матка переходит на третью стадию своего развития — стадию формирования боковых карманов. Наиболее глубокие карманы образуются на задней поверхности матки, поскольку расстояние от продольной оси органа до задней стенки членика больше, чем до передней. Небольшие дивертикулы образуются также на дорзальной и вентральной стенках матки. Впоследствии смежные дивертикулы матки плотно смыкаются, и орган принимает форму поперечного мешка с тонкими, неполными перегородками. Перегородки образованы за счет складок стенки матки. Переход на эту последнюю стадию совершается весьма постепенно. Еще на второй стадии трубка матки пересекает апоральные сосуды с дорзальной

стороны. В поральной половине стробилы этот процесс наступает двумя-тремя члениками позднее, когда матка находится уже на третьей стадии развития. Зрелая матка содержит несколько тысяч округлых яиц, вдавленных в виде чаши. Диаметр яиц 0,030—0,050 мм. Наружная оболочка яйца плотная хитинизированная, двуконтурная, около микрона толщины. Под ней располагается толстая мякотная оболочка. Грушевидный аппарат, утолщенная бульбарная часть которого всего 0,010—0,011 мм в диаметре, содержит очень маленькую онкосферу, диаметром 0,008—0,009 мм. Общая длина грушевидного аппарата 0,020—0,022 мм. Узкая часть аппарата имеет вид уплощенного конуса, переходящего в два небольших рожковидных отростка, оканчивающегося тонкими нитями.

4. *Paranoplocephala forcipata* (Linstow, 1904) n. comb.

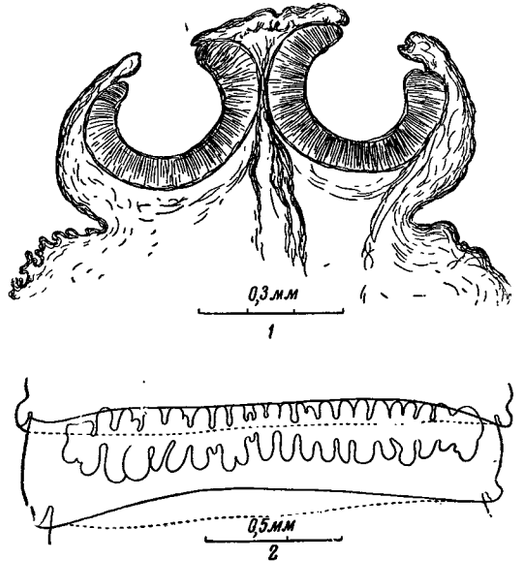
(рис. 151)

Синонимы: *Bertia forcipata* Linstow, 1904; *Paranoplacephala omphalodes* (Hermann, 1783) Baer, 1927a, p. p.

Хозяин: грызун — *Lagidium peruanum*.

Место обитания: Перу (Южная Америка).

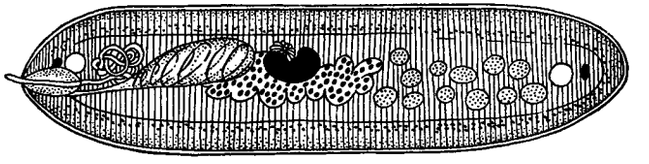
Историческая справка. Этот вид был обнаружен один раз Линстовым у грызунов Перу и описан под именем *Bertia forcipata* Linstow, 1904. Бэр (1927) относит его в число синонимов *Paranoplocephala omphalodes*. Учитывая несоответствие в анатомии, экологии и географическом распространении между *P. omphalodes* и *B. forcipata*, мы рассматриваем последнюю в качестве особого вида, нуждающегося в дополнительном описании.



150. Paranoplocephala brevis Kirschenblatt, 1938.
1 — горизонтальный срез сколекса; *2* — зрелый членик (оригинал)

В описании *B. forcipata* Линстов (1904) называет вентральной стороной ту, где располагается тельце Мелиса; при этом яичник оказывается лежащим у дорзальной стороны тела, что противоречит установившемуся взгляду, согласно которому вентральная сторона определяется положением яичника. В приводимом ниже описании мы придерживаемся текста первоописания вида, однако в правильности линстовского понимания взаиморасположения органов половой системы *B. forcipata* глубоко сомневаемся. Не имея перед собой препаратов, исправлять описание было бы рискованно; если мы повернем рисунок *B. forcipata* на 180°, тогда желточник и тельце Мелиса займут свое обычное место, но половые протоки окажутся в вентральном положении по отношению к сосудам выделительной системы, что кажется нам также мало вероятным, поскольку у всех других цестод этой группы они проходят дорзально от выделительных сосудов и нерва.

Описание (по Линстову, 1904, стр. 681—682). Длина тела 130 мм. Сколекс уже стробилы. Округлые присоски 0,12 мм в диаметре. Передние членики 0,070 мм длины и 0,30 мм ширины, средние 1,10 × 3,95 мм, самые задние 2,57 мм длины; ширина их у переднего края 1,02, у заднего 1,97 мм. К заднему концу стробилы длина члеников прибывает, а ширина уменьшается. С каждой стороны стробилы залегает экскреторный сосуд, удаленный от края на $^1/_{10}$ ее ширины. Снаружи от него тянется нерв. Кортикальная паренхима занимает $^4/_{15}$ дорзо-вентрального измерения. Она отделена от мозговой паренхимы слоем поперечной мускулатуры. Кнаружи от последнего пролегают пучки продольной мускулатуры. Дорзо-вентральные мышечные волокна многочисленны. Известковые тельца отсутствуют.



151. Paranoplocephala forcipata (Linstow, 1904) n. comb.
Поперечный срез гермафродитного членика (по Линстову, 1904)

Половые отверстия неправильно чередуются. Они помещаются в последней $^1/_5$ длины бокового края членика. Семенники многочисленны, располагаются главным образом в передней части проглоттиды. Удлиненно-яйцевидная бурса цирруса имеет в составе стенки продольные и кольцевые мышцы. Длина ее составляет $^1/_{10}$ ширины членика. Широкий, многократно извивающийся семепровод кнутри от бурсы образует клубок извилин. Циррус короткий, широкий, невооруженный, 0,026 мм толщины. Вагина проходит дорзально от бурсы. Она образует большой семеприемник, лежащий позади половых желез и занимающий $^4/_{10}$ поперечника стробилы. Яичник широкий, выполняет мозговую паренхиму во всю ее толщину. Он сдвинут в поральную сторону и занимает $^1/_3$ ширины членика. Вентрально от него располагается желточник, ширина которого составляет $^1/_{12}$ ширины членика. Вентрально от желточника лежит тельце Мелиса. Матка простирается во всю ширину мозгового слоя и образует округлые дорзальные и вентральные выпячивания. Яйца округлы, 0,046—0,065 мм в диаметре. Округлые онкосферы 0,018 мм, снабжены грушевидным аппаратом.

Литература: Linstow, 1904.

5. *Paranoplocephala kirbyi* Voge, 1948.

(рис. 152)

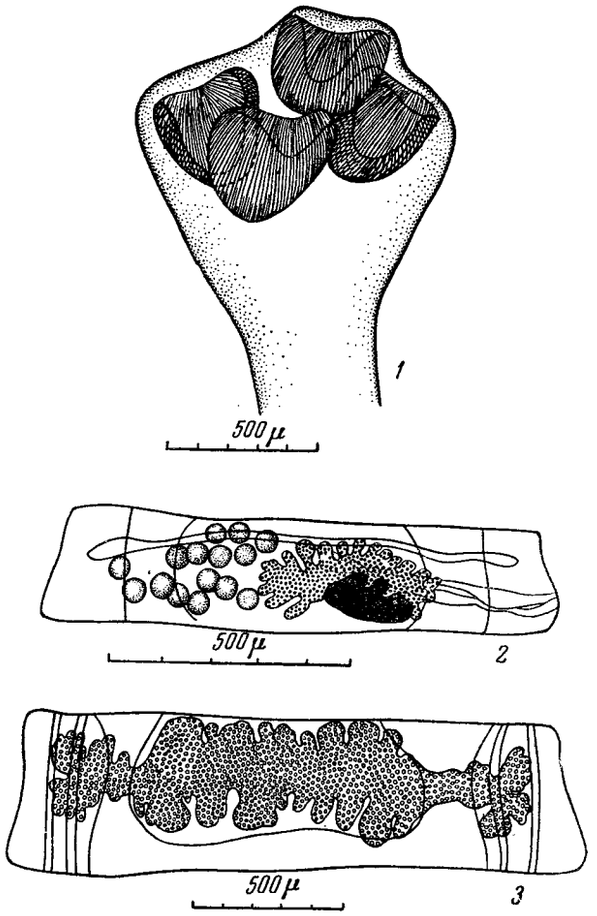
Хозяева: полевка — *Microtus californicus californicus*.

Место обнаружения: Калифорния.

Локализация: тонкий кишечник.

Самостоятельность этого вида вызывает некоторые сомнения. У полевок Неоарктики, как и у их палеарктических родичей, повидимому, обитает только два облигатных вида паранаплоцефал, один из которых локализуется в тонком кишечнике, а другой в толстом.

Описание (по Воудж, 1948, стр. 300—302). Длина тела живых половозрелых экземпляров, пребывающих в расслабленном состоянии, составляет 16—27 мм. Сколекс 0,880—1,029 (в среднем 0,940) мм ширины, несет крупные бокаловидные присоски 0,332—0,398 (в среднем 0,365) мм в диаметре. Несегментированная шейка около 0,830 мм длины. Вполне развитая стробила состоит из 448—530 члеников, вытянутых в поперечном направлении. Лишь зрелые сегменты могут быть почти квадратными. Наибольшая ширина стробилы, 2,689—2,839 мм, падает на область полузрелых члеников.



152. Paranoplocephala kirbyi Voge, 1948

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (по Воудж, 1948)

Половые отверстия, неправильно чередуются, причем до 100 последовательно расположенных отверстий могут располагаться на одной стороне стробилы. Они локализуются позади середины бокового края членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов, 24—35 семенников простираются апорально от яичника, располагаясь дорзально от широких экскреторных сосудов. Диаметр развитых семенников достигает 0,049 мм. Длина бурсы цирруса 0,144—0,199 (в среднем 0,166) мм, ширина 0,046—0,083 (в среднем 0,064) мм. Семепровод почти прямой, без извилин, образует небольшое расширение перед вхождением в бурсу цирруса. Циррус невооруженный. Мужские и женские железы закладываются одновременно в районе 36—46-го члеников. Многолопастной яичник 0,232—0,498 (в среднем 0,365) мм ширины; он имеет около 35 пальцевидных долей.

Желточник и тельце Мелиса располагаются дорзально от яичника. Женские половые железы лежат в поральной половине среднего поля. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Она образует хорошо заметный семеприемник. Молодая матка имеет вид поперечной трубки, концы которой пересекают экскреторные сосуды. Впереди яичника в матку впадает узкий проток, идущий от тельца Мелиса. При созревании матка образует

боковые карманы, затем становится мешковидной и заполняет весь членик. Яйца сферические или слегка овальные, 0,030—0,034 мм в диаметре, содержат грушевидный аппарат. Онкосферы 0,008 мм в диаметре.

Литература: Voge, 1948.

6. *Paranoplocephala mamillana* (Mehlis, 1831) Baer, 1927

(рис. 14—*3*, 153, 154)

Синонимы: *Taenia mamillana* Mehlis, 1831; *Anoplocephala mamillana* (Mehlis, 1831) Blanchard, 1891; *Anoplocephaloides mamillana* (Mehlis, 1831) Baer, 1924.

Ж. Бэр (1927а) в синонимы этого вида цестод лошадей включает также и *Taenia globiceps* Diesing, 1856, которая была описана Дизингом от американского тапира. Мы считаем *T. globiceps* самостоятельным видом и временно помещаем его в род *Flabelloskrjabinia*, g. n.

Дефинитивные хозяева: лошади и мулы.

Промежуточные хозяева: панцырные клещи надсем. *Oribatoidea*: *Galumna obvious* Berl., *Allogalumna longiplumus* Berl.

Локализация в организме окончательного хозяина: тонкие кишки.

Локализация в организме промежуточного хозяина: полость тела.

Географическое распространение: практически повсеместно.

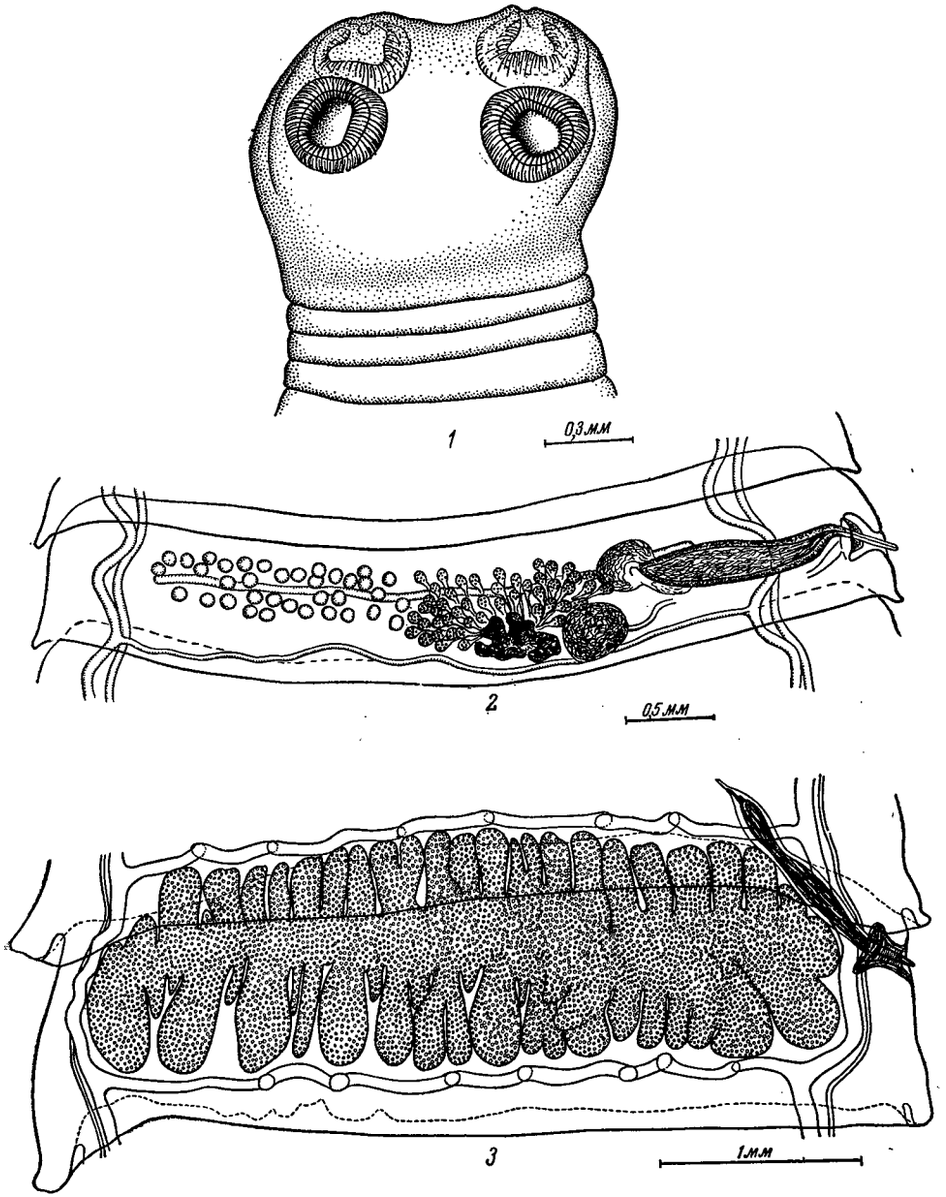
В СССР этот вид имеет очень широкое распространение. Копырин, Шашкова и Черникова у лошадей Сибири отмечают *P. mamillana* в 23%; Бакулева для юга Европейской части СССР при вскрытии 292 лошадей установила процент инвазии, равный 92.

Описание (по препарату). Длина тела около 30 мм, ширина 5 мм. Уплощенный спереди сколекс 1,1 мм ширины, несет четыре округлые мускулистые присоски 0,32—0,35 мм в диаметре: толщина стенки присосок около 0,070 мм. Шейка короткая, 0,2 мм длины. Относительно короткая, широкая стробила состоит из нескольких десятков члеников краспедотного типа, сильно вытянутых в поперечном направлении. Самые первые сегменты неполовозрелые. Они имеют 0,08 мм длины и 1,1 мм ширины. Развитые гермафродитные членики 1,40 мм длины и 5,00 мм ширины, зрелые несколько уже и длиннее.

Экскреторная система состоит из двух пар продольных сосудов, проходящих на расстоянии 0,5 мм от края стробилы. В гермафродитных члениках дорзальные сосуды имеют 0,021 мм ширины. Они располагаются над вентральными стволами или несколько кнаружи от них. Вентральные сосуды в задней части каждого членика соединяются поперечным каналом. В зрелых члениках ширина вентральных сосудов достигает 0,140 мм, а их поперечные каналы 0,070 мм в диаметре.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия односторонни; половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Около сотни округлых семенников занимает все среднее поле членика апорально от женских половых желез, залегающих в поральной половине среднего поля. В развитом состоянии семенники имеют 0,070 мм в диаметре. Они распределяются в дорзальной части мозговой паренхимы в несколько слоев. В направлении продольной оси можно насчитать 5—6 семенников. Они появляются в 5-м сегменте и в момент своего возникновения занимают широкое пространство от середины яичника до апоральных экскреторных

сосудов. Бурса цирруса очень сильно развита, пересекает экскреторные сосуды. Она имеет вид сигарообразного тела 1,0—1,3 мм длины и 0,2 мм толщины, причем наибольшая ширина падает на среднюю треть длины

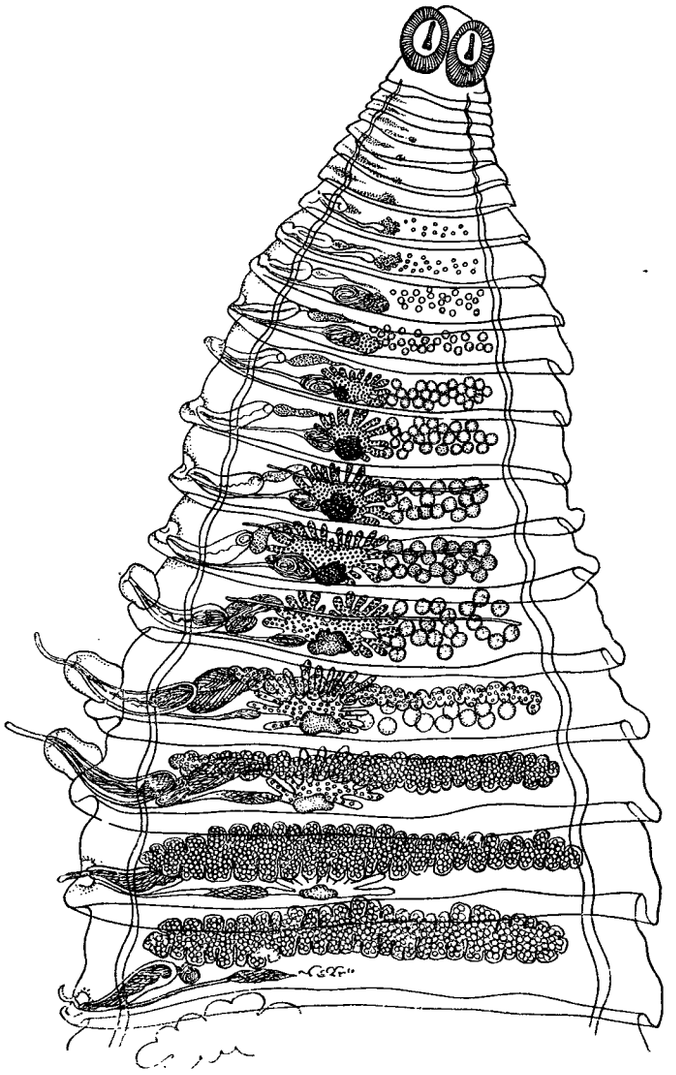


153. Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831)

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (оригинал)

органа. Мускулатура стенки сумки сильно развита; она достигает толщины 0,032—0,042 мм. Мышечная стенка состоит из двух слоев: внутреннего более толстого — кольцевого, и наружного — продольного. Вся

полость бурсы занята очень крупным семенным пузырьком 0,98 мм длины и 0,14 мм толщины. До вхождения в полость сумки цирруса семепровод образует крупный наружный семенной пузырек, достигающий 0,280 мм толщины. Циррус 0,04 мм толщины, вооружен шипиками. Вееровидный



154. Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831)

Общий вид цестоды (по Бэру, 1927)

яичник 1,2 мм ширины, состоит из многочисленных (около сотни) булавовидных долей и проявляет тенденцию подразделяться в два крыла. Поральный край яичника удален от поральных экскреторных сосудов на расстояние до 1 мм; апоральное крыло пересекает среднюю линиию. Желточник 0,49 мм ширины, располагается позади яичника, у заднего края членика,

порально от средней линии. Вагина образует объемистый овальный семеприемник 0,30 мм в диаметре, расположенный порально от желточника, у задней стенки сегмента. Его поральный конец не доходит до линии экскреторных сосудов на 0,7 мм. Дистальная — копулятивная часть вагины располагается позади бурсы цирруса и открывается в половую клоаку, лежащую в задней половине бокового края членика. Клоака развивается из замкнутого пузыря, залегающего у дистального конца бурсы под кутикулой. В развитом состоянии она имеет 0,28 мм глубины и 0,25 мм ширины. Наружное отверстие клоаки обычно бывает замкнуто, широкое дно куполообразно вдается в полость клоаки. Матка на стадии поперечной трубки располагается по линии поперечной оси членика, впереди от центра яичника, вентрально от семенников, причем почти одинаковое количество семенников располагается впереди и позади матки. С поступлением яиц матка образует слепые карманы, которые постепенно разрастаются, и матка принимает вид лопастного мешка, занимающего всю зону мозговой паренхимы и не выходящего за линию экскреторных сосудов. Яйца 0,06—0,08 мм в диаметре, снабжены грушевидным аппаратом.

Бакулева (1939) дает такую характеристику яиц. Диаметр 0,064—0,080 мм. Форма трехгранная. Оболочка яйца тонкая, 0,004 мм. Грушевидный аппарат мощно развит; длина его значительно превышает радиус яйца. Диаметр онкосферы 0,022 мм. Зародышевые крючья 0,007 мм. Цвет яиц золотисто-коричневый (в фекалиях) или светлосерый (в зрелых члениках).

Литература: Бакулева, 1939; Башкирова, 1940; Блюмберог, 1886; Брандт, 1890; Витенберг, 1927; Ершов, 1929; Карохин, 1928; Копырин, 1939; Копырин, Шашкова и др., 1940; Косминский, 1941; Куликов, 1938; Менделевич, 1940; Москалев, 1937; Палимпсестов, 1937; Петров, Лосев и др., 1934; Попов, 1933; Скрябин, 1916; Скрябин и Ершов, 1933; Фуникова, 1938; Щербович и Латунов, 1940; Baer, 1927a; Baylis, 1928; Cameron, 1933; Crocker, 1919; Foster и др., 1936; Freitas, 1945; Hall et Hoskins, 1918; Hoskins, 1919; Joyeux et Baer, 1936a; Leiper, 1911; Mikačič, 1936; Neveu-Lemaire, 1936; Oldham, 1938; Olsen, 1938; Price, 1928; Roberts, 1934; Saint-Remy, 1900; Schwarz и др., 1936; Scott, 1931.

7. *Paranoplocephala ryjikovi* Spassky, 1950

(рис. 155, 156)

Хозяева: сурки — *Marmota baibacina* Kastschenko, *Marmota* sp.

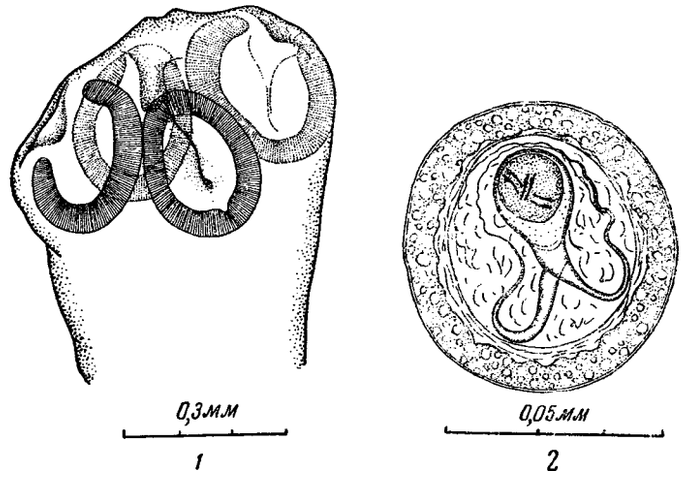
Место обнаружения: горы Тянь-Шань.

В нашем распоряжении имелось три половозрелых экземпляра от *M. baibacina* и фрагментарный материал от *Marmota* sp.

Описание (по экземплярам от *M. baibacina*). Длина достигает 190 мм, максимальная ширина около 9—10 мм. Стробила плотная, широкая, слагается из нескольких сот члеников, сильно вытянутых в поперечном направлении. Округлый, притупленный спереди сколекс снабжен мощными присосками, способными погружаться полностью в глубину головки и достигающими 0,28—0,30 мм в диаметре. Толщина мышечной стенки присосок 0,040 мм. Ширина сколекса 0,5 мм. За сколексом следует короткая шейка такой же ширины, как и сколекс. В начальных отделах тело гельминта сильно расширяется, быстро достигая максимальных размеров, после чего зазубренные края стробилы тянутся почти параллельно. Молодые членики очень короткие, 0,35—0,070 мм длины и 1—3 мм ширины, гермафродитные несколько длиннее, 0,350—0,400 мм длины, при ширине в 5—6 мм. Зрелые сегменты имеют почти такие же пропорции. Длина паруса составляет около $^1/_4$ развитых сегментов.

Тело покрыто очень плотной кутикулой 0,010—0,016 мм толщины. Паренхимная мускулатура хорошо развита. Медуллярная паренхима

ограничена довольно толстым слоем поперечной мускулатуры, к которой примыкает слой продольных мышц, состоящий из двух рядов разнокалиберных пучков, включающих от 5 до 30 волокон каждый. Пучки внешнего ряда сжаты с боков, пучки внутреннего — более или менее округлого сечения. Мозговую паренхиму пронизывают многочисленные вертикальные волокна. По бокам стробилы, на расстоянии 0,4 мм от латерального края члеников, залегает по паре продольных стволов экскреторной системы. В гермафродитных сегментах дорзальные экскреторные сосуды 0,014 мм ширины, располагаются кнаружи и дорзально от широких вентральных.



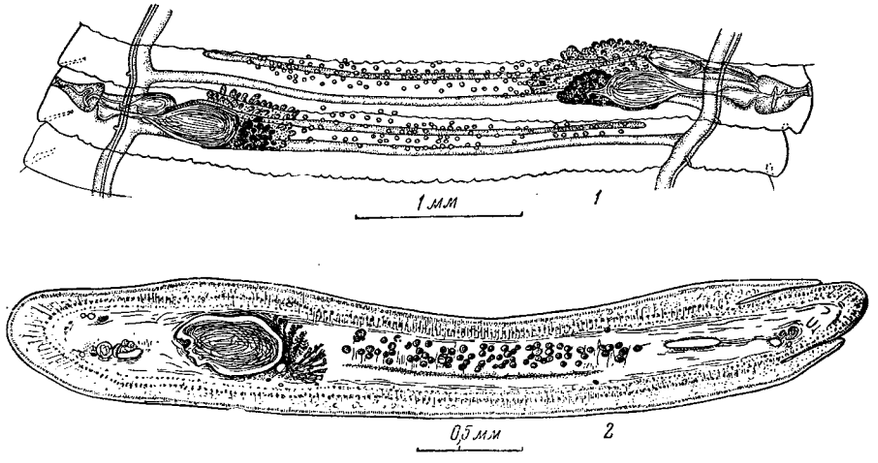
155. Paranoplocephala ryjikovi Spassky, 1950

1 — сколекс; *2* — яйцо
(по Спасскому, 1950)

Последние имеют 0,050—0,088 мм в диаметре. В задней части каждого членика они соединены хорошо развитым поперечным каналом, имеющим 0,040—0,050 мм толщины. В зрелых члениках вентральные сосуды превращаются в огромные каналы полукруглого сечения. Вертикальный диаметр их достигает 0,4 мм. Кнаружи от экскреторных каналов, на расстоянии 0,03—0,05 мм от вентрального сосуда, тянется крупный нервный ствол 0,07—0,08 мм толщины. На уровне поперечного канала от вентрального экскреторного ствола с правой и левой сторон стробилы в латеральном направлении отходит короткий слепой каналец 0,015 мм толщины, который крючкообразно загибается кверху, проходя между дорзальным боковым сосудом и главным нервом. Он оканчивается слепо и не сливается с дорзальным каналом. Кроме пары главных, на всем протяжении стробилы можно видеть еще восемь добавочных продольных нервов, которые располагаются обычным порядком: по четыре с вентральной и дорзальной сторон, непосредственно кнаружи от слоя поперечных мышц. Ширина добавочных нервов 0,020—0,025 мм.

Половые отверстия чередуются местами правильно, местами неправильно. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и главного нерва. Половые отверстия открываются в гермафродитный канал. Половая клоака сложного строения. Благодаря наличию мощной мускулатуры, стенки клоаки плотно смыкаются на всем протяжении. При этом от внутренней полости клоаки остается лишь зигзагообразная щель. Дно клоаки куполообразно вдается внутрь ее полости, образуя

мускулистый сосочек, на вершине которого открывается узкий гермафродитный канал. В развитых гермафродитных члениках половая клоака может выворачиваться, и тогда дно ее вытягивается в виде сосочка 0,210 мм ширины, окруженного двойной циркулярной бороздкой (остаток полости клоаки). Поверхность сосочка покрыта нежной кутикулой, которая в несколько раз тоньше кутикулы, покрывающей поверхность тела. Это позволяет сосочку изменять свою длину в зависимости от степени сокращения мускулатуры клоаки и самого сосочка. При выворачивании клоаки гермафродитный канал открывается непосредственно во внешнюю среду.



156. Paranoplocephala ryjikovi Spassky, 1950

Гермафродитные членики: *1* — тотально; *2* — на поперечном сечении (по Спасскому, 1950)

Длина канала 0,070—0,115 мм. Благодаря наличию мощной мускулатуры сосочка просвет канала полностью замыкается и открывается только в момент прохождения цирруса. Глубина половой клоаки при втянутом сосочке достигает 0,370 мм. В этом случае наружный конец бурсы цирруса не доходит до бокового края членика на $^2/_3$ ширины латерального поля, и сама бурса в значительной части залегает в пределах среднего поля сегмента, пересекая экскреторные каналы.

В каждом членике насчитывается до 150 и более округлых, сравнительно мелких семенников 0,050—0,060 мм в диаметре. Они располагаются в 2—3 слоя в дорзальной половине мозговой паренхимы. Область расположения семенников простирается апорально от яичника, но не доходит до апоральных сосудов на расстояние, превышающее диаметр вентрального сосуда. Основная масса семенников располагается позади матки, однако во всех члениках, где матка пребывает на стадии полой трубки, передние ряды семенников находятся дорзально от нее. До вхождения в бурсу цирруса семепровод облекается толстым слоем железистых клеток и образует несколько крупных тесно сближенных петель, латеральные концы которых примыкают к сумке цирруса с вентральной стороны. Диаметр этого участка семепровода в гермафродитных члениках составляет всего 0,018 мм (без железистой оболочки). Впоследствии петли семепровода заполняются спермой, увеличиваясь в толщину до 0,070 мм. Обособленного наружного семенного пузырька, который у *P. brevis* почти достигает размеров бурсы цирруса, здесь не образуется. Очень крупная мускулистая бурса цирруса сигарообразной или грушевидной

формы, 0,50—0,84 мм длины и 0,20—0,28 мм толщины. Ее проксимальная половина несколько вздута. Бурса способна сильно изменять свое положение: втягиваться на $^3/_4$ своей длины в среднее поле членика или выдвигаться наружу, укладываясь целиком кнаружи от экскреторных сосудов. При этом бурса не меняет своих пропорций. В относительно молодых сегментах, где матка находится на стадии поперечного тяжа, семепровод внутри бурсы образует внутренний семенной пузырек. Последний вначале представляет небольшое изогнутое вздутие, расположенное на дне бурсы. В члениках с развитой маткой, имеющей боковые карманы, внутренний семенной пузырек имеет характер крупного резервуара удлиненно-овальной формы, который вплотную примыкает к внутренней стенке бурсы, занимая до $^3/_4$ ее длины. Стенка бурсы содержит мощную мускулатуру, причем во внешнем слое мышцы имеют продольное направление, во внутреннем — кольцевое. В дистальной части бурсы располагаются многочисленные пучки мышечных волокон, образующие ретрактор цирруса. Толщина мышечной стенки бурсы в области ее внутренней трети составляет около 0,030 мм; по направлению к наружному концу сумки мускулатура постепенно истончается. Поверхностные волокна продольного мышечного слоя бурсы в области дна последней покидают ее стенку и, образуя широкий пучок, вплетаются в дорзальный слой поперечной мускулатуры стробилы. В связи с тем, что дно бурсы цирруса вплотную подходит к дорзальной мышечной стенке членика, ретрактор бурсы имеет сравнительно короткое протяжение — около 0,35 мм. Втянутый циррус представляет толстостенную трубку с широким просветом, диаметр которого достигает 0,055 мм. Поверхность его кутикулы усажена длинными щетинками, вплотную примыкающими друг к другу. Длина щетинок 0,005—0,010 мм. Они располагаются в шахматном порядке, образуя взаимно перекрещивающиеся правильные ряды. При выворачивании цирруса щетинки оказываются на поверхности. В области внутреннего семенного пузырька кутикулярные щетинки заменены нежными ресничками. По наличию щетинок (или шипиков) можно четко определить то место, где кончается семепровод и начинается трубка цирруса. В гермафродитных члениках, где внутренний семенной пузырек еще не заполнен, эта точка находится приблизительно на середине длины бурсы цирруса. Начало цирруса ознаменовано резким изменением стенки протока.

Женские половые железы располагаются в поральной половине среднего поля, причем развитый яичник не достигает средней линии на 0,4—0,5 мм. Яичник имеет вид развернутого веера. Он состоит из многочисленных (более сотни) пальцевидных долек 0,10—0,28 мм длины и 0,04 мм толщины. Центральная часть яичника располагается у самой вентральной мышечной стенки, ближе к задней границе членика. Позади и дорзально от центра органа залегает лопастный желточник, состоящий из коротких долек, число которых в несколько раз меньше, чем у яичника. Желточник имеет асимметричные очертания, поскольку поральная его половина сдавлена семеприемником. Возле внутреннего конца семеприемника, впереди и дорзально от желточника, локализуется тельце Мелиса 0,140 мм ширины. Ширина яичника равняется 1,0—1,5 мм; диаметр желточника 0,35—0,56 мм. Вагина залегает позади и несколько вентрально от бурсы цирруса. Она имеет весьма своеобразное строение. Средний отрезок вагины, который пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны, представляет узкую, 0,32 мм длины и 0,030 мм толщины трубку. Просвет вагины в этом участке равняется 0,010 мм. Дистальный отрезок, который должен участвовать в совокуплении, представляет ампулообразное расширение 0,21 мм длины и 0,10 мм ширины. Оно имеет плотную стенку,

покрытую изнутри тончайшими волосками или ресничками, длиною до 0,030 мм. Входное отверстие (вульва) обычно бывает замкнуто. Внутренний конец ампулы на уровне главного нервного ствола или дорзального сосуда резко суживается и переходит в тонкий средний участок, который вливается в огромный овальный семеприемник, достигающий 0,6 мм длины и 0,28 мм толщины. В дорзо-вентральном направлении семеприемник занимает всю толщину мозговой паренхимы. Он налегает сверху на яичник, вытесняя его настолько, что под семеприемником доли яичника располагаются в один ряд. Задней стороной семеприемник подходит к задней стенке членика. У самого внутреннего конца к нему примыкает желточник и тельце Мелиса. Спереди, в апоральной части, его окружают лопасти яичника, а в латеральной половине к нему примыкает бурса цирруса. В более зрелых члениках между семеприемником и бурсой вклинивается матка, которая оттесняется кзади мускулом-ретрактором цирруса. Матка проходит те же стадии развития, что и у прочих видов рода *Paranoplocephala*. На стадии трубки она тянется поперек среднего поля, вдоль передней стенки членика, ближе к его вентральной границе. В области расположения женских половых желез матка слегка оттесняется кпереди и огибает спереди яичник. Ее поральный слепо оканчивающийся конец отклоняется кзади, следуя параллельно задней поверхности бурсы цирруса. Даже к моменту поступления яиц концы маточной трубки не доходят до продольных сосудов той и другой стороны на 0,10—0,25 мм. Впоследствии, образовав боковые карманы, матка заполняет собой все среднее поле членика. Она приближается к экскреторным сосудам, но не пересекает их даже на последней стадии развития, когда весь членик представляет тонкостенный мешок с яйцами, в полость которого вдаются тонкие неполные перегородки, образованные за счет складок, разграничивающих существовавшие ранее карманы. В каждом зрелом членике содержится более тысячи яиц 0,053—0,069 мм в диаметре. Наружная оболочка яйца тонкая, около 0,001 мм толщины, но двуконтурная. Под ней располагается толстая мякотная оболочка зернистой структуры, около 0,007 мм толщины. Содержимое яйца представляет гомогенную жидкость, в которой взвешен грушевидный аппарат с двумя длинными рожками, переходящими в тонкие филаменты. Диаметр бульбуса грушевидного аппарата 0,016—0,020 мм. Длина рожков с филаментами в несколько раз превосходит диаметр бульбуса. Длина эмбриональных крючьев около 0,010 мм.

На материале от *Marmota* sp. нами установлен следующий порядок развития половых органов. Зачатки женских половых желез появляются одновременно с внешней сегментацией стробилы. Почти в то же время кнутри от экскреторных сосудов поральной стороны становится заметным скопление ядер, дающее впоследствии проксимальную большую часть бурсы цирруса, которую в развитых сегментах заполняет семенной пузырек. В 20—25-м членике в виде дисперсной массы мельчайших группочек ядер, рассеянных в дорзальной части мозговой паренхимы, почти по всей площади среднего поля появляются семенники. Они лежат в 4—5 рядов. Как и в развитых сегментах, зона расположения семенников начинается от края яичника и оканчивается на небольшом расстоянии от апоральных сосудов. Семенники начинают функционировать в 55-м членике, но полного развития достигают спустя 5—7 члеников. Женские половые железы, судя по первому появлению яиц в матке, достигают зрелости в 77-м членике, после чего довольно быстро деградируют и исчезают. Сначала исчезает яичник, несколько позднее — желточник.

Следует отметить, что оплодотворение наступает очень рано. За 10 члеников до того, как начинают функционировать семенники, и за 20—22 до начала поступления яиц в матку семеприемник уже заполнен спермой. Следовательно, молодые членики оплодотворяются более зрелыми. Оплодотворение каждого членика, повидимому, совершается несколько раз, так как количество спермы в семеприемнике увеличивается не постепенно, а периодически. До поступления спермы семеприемник уже имеет форму овального довольно крупного мешка 0,36 мм длины и 0,100 мм ширины, с толстыми, хорошо отграниченными от остальной паренхимы стенками. Область перехода средней части вагины в семеприемник обозначена очень резко: медиальный конец семепровода вдается внутрь полого пузыря семеприемника, прогибая его стенку. Следовательно, семеприемник параноплоцефалы представляет собой самостоятельный орган и не является временным расширением вагины, возникающим под влиянием давления поступающей спермы.

Литература: Спасский, 1950.

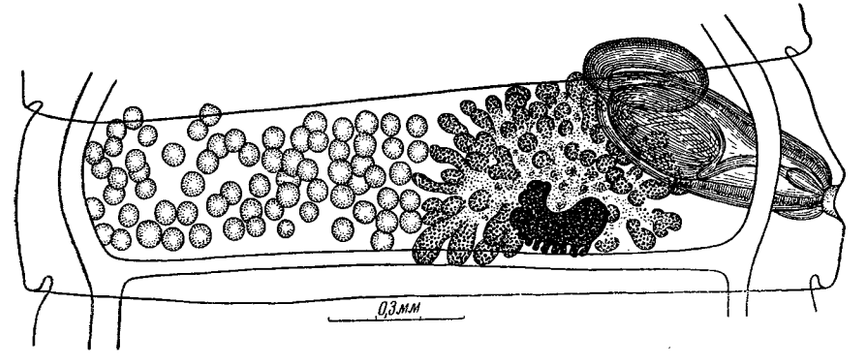
8. *Paranoplocephala transversaria* (Krabbe, 1879) Baer, 1927

(рис. 157)

Синонимы: *Taenia transversaria* Krabbe, 1879; *Anoplocephala transversaria* (Krabbe, 1879) Blanchard, 1891; *Anoplocephaloides transversaria* (Krabbe, 1879) Baer, 1924.

Хозяева: сурки — *Marmota marmota* L., *Marmota caudata* Jacq., *Marmota* sp.

Географическое распространение: Европа, Азия. В СССР обнаружена нами в южной Киргизии у *M. caudata*; Краббе описал от сурков Туркестана.



157. Paranoplocephaa transversaria (Krabbe, 1879)
Гермафродитный членик (оригинал)

Описание (по препаратам). В нашем распоряжении находилось три фрагмента стробилы трех разных экземпляров цестод, извлеченных из кишечника одного и того же хозяина.

Длина тела (по данным Бэра, 1927а) достигает 100—160 мм, максимальная ширина 8 мм. Сколекс 0,6—0,8 мм ширины. Стробила плотная, широкая, состоит из многочисленных сегментов, ширина которых в несколько раз превосходит длину. Даже у взрослых сегментов отношение длины к ширине составляет 1 : 4—6. Членики краспедотного типа, с коротким циррусом.

Половые отверстия односторонни, локализуются на правой стороне стробилы, в задней трети бокового края члеников. Многочисленные семенники занимают одно сплошное поле, ограниченное спереди и сзади границами сегмента; апорально они доходят до линии экскреторных сосудов. В поральном направлении семенники заходят за среднюю линию и могут распространяться впереди от женских желез до уровня середины яичника. Число семенников, по Бэру, составляет 60—80; у наших экземпляров семенники частично разложились, поэтому их количество с точностью установлено быть не может. Бурса цирруса очень крупная, 0,84 мм в длину и 0,260 мм в толщину, пересекает экскреторные сосуды. Она располагается косо, дном своим направлена вперед и медиально. Мускулатура стенки бурсы необычайно мощная. Толщина мышечного слоя при сокращении бурсы в ее проксимальной половине может достигать 0,1 мм. Крупный семенной пузырек заполняет полость бурсы на $^2/_3$ ее длины. В зрелых члениках при полном сокращении бурса может превращаться в сплошной мышечный комок. Наружный семенной пузырек располагается кпереди от дна бурсы. Толстый мускулистый циррус, по данным Бэра, не вооружен. Однако мы подозреваем наличие шипиков. Женские половые железы полностью умещаются в поральной половине среднего поля члеников. Крупный яичник в развитом состоянии занимает всю поральную половину среднего поля, от экскреторных сосудов до средней линии. Он состоит из большого количества (около сотни) пальцевидных или булавовидных долей, длина которых может достигать 0,28 мм, а толщина 0,07 мм. От центра органа доли расходятся во все стороны, за исключением области расположения желточника. По задней поверхности бурсы лопасти яичника окружают проксимальную половину этого органа. Почковидный грубо-лопастный желточник локализуется позади середины яичника. Ширина желточника 0,250 мм. В молодых гермафродитных члениках можно видеть, что женские половые железы залегают в задней половине среднего поля. Вагина образует крупный семеприемник. Она открывается позади бурсы цирруса в половую клоаку. Матка проходит те же стадии, что и у прочих видов данного рода. В зрелом состоянии она имеет вид широкого мешка, содержащего несколько тысяч крупных яиц 0,060—0,100 мм в диаметре, одетых плотной оболочкой, обычно вдавленной в виде чаши. Эмбриофора образует грушевидный аппарат, бульбус которого имеет 0,016—0,022 мм в диаметре.

Литература: Baer, 1924, 1927; Krabbe, 1879; Stiles, 1896.

9. *Paranoplocephala troeschi* Rausch, 1946

(рис. 158)

Хозяева: полевки — *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus* Ord., *M. ochrogaster* (Wagner).

Места обнаружения: штаты Огайо, Мичиган, Небраска (США).

Локализация: в слепой кишке, реже в нижнем отделе подвздошной кишки.

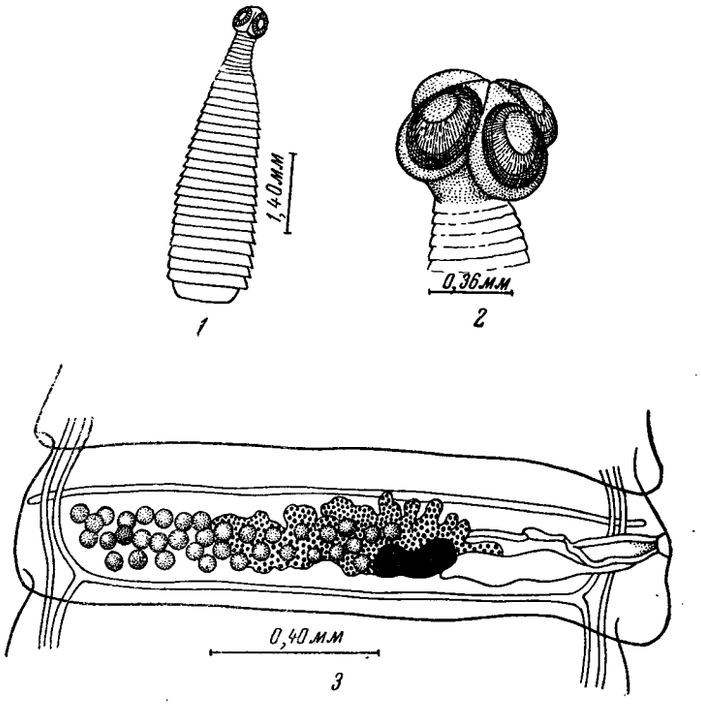
Степень инвазии, по данным Рауша (Rausch, 1946): 16% (на материале от 400 вскрытий).

Интенсивность инвазии: 1—3 экземпляра, редко больше трех.

Оригинальный материал состоял из 75 экземпляров цестод, смонтированных тотально, а также в виде срезов.

Этот вид весьма близок *P. brevis* Kirschenblatt, 1938.

Описание (по Раушу, 1946, стр. 354—355). Длина от 4,5 до 10,0 мм (в среднем 7,0 мм), по Hansen (1947) — до 15 мм; ширина 1,0—2,2 мм (в среднем 1,8 мм). Сколекс 0,576—0,810 мм (в среднем 0,7) в диаметре и 0,360—0,394 мм длины. Округлые присоски 0,360 мм в диаметре. На поперечном сечении сколекс кажется почти квадратным, с небольшими продольными бороздками между присосками, из которых сагиттальные выражены лучше.



158. Paranoplocephala troeschi Rausch, 1946

1 — общий вид цестоды; *2* — сколекс; *3* — гермафродитный членик (по Раушу, 1946)

Продольные выделительные сосуды 0,016 и 0,012 мм ширины, располагаются в одной горизонтальной плоскости, причем, меньший дорзальный сосуд ложится кнаружи от вентрального. Между вентральными стволами в задней части каждого членика существует поперечный канал 0,016 мм в диаметре.

Половые отверстия правосторонни, локализуются в середине бокового края члеников. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных каналов. 35—40 семенников около 0,042 мм в диаметре простираются от медиального края желточника до линии апоральных экскреторных сосудов, позади матки. Они располагаются, судя по рисунку, в 2—4 поперечных ряда, налегая на апоральный край яичника. Бурса цирруса 0,168 мм длины и 0,066 мм толщины, с небольшим перехватом в средней части. Медиальный вздутый конец бурсы занят крупным семенным пузырьком. Наружный семенной пузырек имеется. Циррус покрыт шипиками. Лопастный яичник располагается почти в середине сегмента, но несколько сдви-

нут в поральную сторону. Желточник находится дорзально от яичника. Своим апоральным краем он почти достигает средней линии. Вагина залегает вентрально и несколько позади от бурсы цирруса. На уровне дна бурсы она расширяется с образованием крупного удлиненного семеприемника размером около 0,60 × 0,25 мм, который простирается от дна бурсы до желточника. Закладка женских желез заметна уже в самых первых члениках; семеприемник начинает заполняться спермой в среднем участке стробилы. Трубчатая матка появляется на расстоянии $^1/_3$ длины тела от переднего конца. Она пересекает экскреторные сосуды с вентральной стороны. Последние 4—5 члеников полностью заняты зрелой маткой. Яйца 0,03—0,04 мм в диаметре, содержат хорошо развитый грушевидный аппарат длиною около 0,021 мм. Диаметр онкосферы 0,012 мм.

Литература: Hansen, 1947; Rausch, 1946.

10. *Paranoplocephala variabilis* (Douthitt, 1915) Hansen, 1947

(рис. 32)

Синонимы: *Anoplocephala variabilis* Douthitt, 1915; *Anoplocephala infrequens* Douthitt, 1915; *Anoplocephaloides infrequens* (Douthitt, 1915) Baer, 1924; *Anoplocephaloides variabilis* (Douthitt, 1915) Baer, 1924; *Paranoplocephala infrequens* (Douthitt, 1915) Baer, 1927.

Хозяева: грызуны — *Geomys bursarius* Show., *Clethrionomys* sp. *Evotomys* sp., *Microtus ochrogaster* (Wagner), *Microtus* sp.

Географическое распространение: Северная Америка.

Локализация: тонкая кишка.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 80—81). Длина тела до 75 мм, ширина 1,5—3,0 мм. Диаметр сколекса 0,4—0,7 мм; диаметр присоски 0,070—0,090 мм. В паренхиме можно различить два концентрических слоя мелких пучков продольной мускулатуры. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура хорошо развита. Экскреторная система слагается четырьмя продольными стволами, из которых более крупные вентральные соединяются в заднем отделе каждого сегмента поперечным каналом.

Половые отверстия односторонни, половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. В каждом членике образуется 50—80 семенников. Все они лежат апорально от яичника и могут выходить за линию апоральных экскреторных сосудов. Каждый семенник имеет 0,065—0,070 мм в диаметре. Грушевидная бурса цирруса 0,2 мм длины и 0,080 мм толщины. Она содержит маленький семенной пузырек и невооруженный циррус. Перед впадением в бурсу семепровод образует наружный семенной пузырек.

Вагина открывается позади и вентрально от бурсы цирруса и окружена железистыми клетками. Многолопастный яичник лежит в поральной половине сегмента. У его вентральной поверхности находится очень крупный семеприемник. Желточник локализуется дорзально от яичника. Трубчатая матка пересекает экскреторные сосуды с вентральной поверхности. В процессе развития она становится мешковидной, лопастной и занимает весь членик. Яйца 0,030—0,040 мм в диаметре, содержат онкосферы с хорошо развитым грушевидным аппаратом.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Douthitt, 1915; Hansen, 1947.

11. *Paranoplocephala wimerosa* (Moniez, 1880), Baer, 1927

(рис. 159)

Синонимы: *Taenia wimerosa* Moniez, 1880; *Anoplocephala wimerosa* (Moniez, 1880) Blanchard, 1891; *Andrya wimerosa* (Moniez, 1880) Railliet, 1891; *Anoplocephaloides wimerosa* (Moniez, 1880) Baer, 1924.

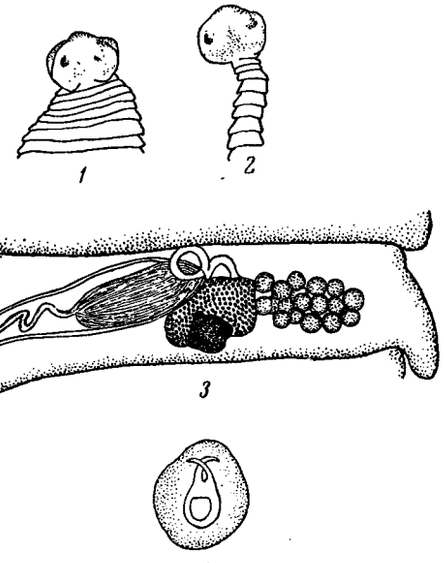
Хозяева: кролики и зайцы — *Lepus timidus* L., *Oryctolagus cuniculus* (L.).

Географическое распространение. Западная Европа.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 84). Гельминты небольших размеров. Тело около 10 мм длины и 3 мм ширины. Сколекс 0,7 — 0,8 мм в поперечнике, несет четыре выступающие присоски 0,4 мм в диаметре каждая.

Половые отверстия односторонни. В апоральной половине проглоттид располагаются 30—40 семенников диаметром по 0,090 мм. Относительно крупная сумка цирруса, 0,5 мм длины, содержит объемистый семенной пузырек. Проксимальный конец бурсы достигает средней линии стробилы. Наружный семенной пузырек имеется.

Женские половые железы располагаются медианно. Вагина образует очень крупный семеприемник. Яйца 0,048—0,055 мм в диаметре. Грушевидный аппарат имеется.



159. Paranoplocephala wimerosa (Moniez, 1880)

1—2 — передний конец тела со сколексом; *3* — гермафродитный членик; *4* — яйцо (по Жуайе и Бэру, 1936)

Литература: Макаревский, 1933; Baer, 1924, 1927a; *Christiansen*, 1939; Douthitt, 1915; Galli-Valerio,1930; Joyeux et Baer, 1936; Moniez, 1880; Neveu-Lemaire, 1936; Railliet, 1891.

12. *Paranoplocephala* sp., Olssufiev, 1938

Хозяин: длиннохвостый сурок — *Marmota caudata* Jacq.

Место обнаружения: западная Кашгария (СССР).

Н. Г. Олсуфьев (1938) сообщает, что у длиннохвостого сурка восточной части Заалайского хребта (западная Кашгария) им была найдена цестода, которая, по определению Ж. К. Штрома, оказалась новым видом рода *Paranoplocephala*. К сожалению, описания и рисунков этого вида автор не приводит в своей работе.

Литература: Олсуфьев, 1938.

Виды недостаточно изученные

13. *Paranoplocephala dentata* (Galli-Valerio, 1905) n. comb.

Синонимы: *Anoplocephala dentata* Galli-Valerio, 1905; *Paranoplocephala blanchardi* (Moniez, 1891) Baer, 1927, pp.

Хозяин: снежная полевка — *Arvicola nivalis* Mart.

Место обнаружения: Италия (Альпы, 2700 м над уровнем моря).

Историческая справка. В 1905 г. Галли-Валерио под именем *Anoplocephala dentata* весьма поверхностно описал неполный экземпляр цестоды снежной полевки, который по внешней морфологии тождествен *Paranoplocephala brevis* Kirschenblatt, 1938, или *P. troeschi* Rausch, 1946.

Бэр (1927a) без достаточных оснований *P. dentata* сводит в синонимы *P. blanchardi* Moniez, 1891, которую последующие авторы объединили с другим видом параноплоцефалы грызунов — *P. omphalodes* (Hermann, 1783) Lühe, 1910.

Скудные сведения о паразите, изложенные в работе Галли-Валерио, позволяют совершенно определенно высказаться против объединения *P. dentata* с *P. blanchardi* или *P. omphalodes* и сблизить его с *P. brevis*, однако включение *P. dentata* в список синонимов этой последней без изучения оригинальных препаратов Галли-Валерио мы считаем преждевременным.

Описание (по Галли-Валерио, 1905, стр. 520—521). Длина стробилы составляет 8 мм, ширина у переднего конца 1 мм, наибольшая ширина 5 мм. Сколекс типичного экземпляра был утерян. Стробила включает 42 членика, ширина которых значительно превосходит длину. Передние членики 0,052—0,065 мм длины и 1 мм ширины, средние 0,130 мм длины и 4 мм ширины, задние 0,650 мм длины и 5 мм ширины. Передний конец члеников уже заднего. Половые отверстия односторонние, локализуются приблизительно в середине бокового края членика, почти полностью прикрыты парусом впереди лежащего членика. Бурса цирруса клиновидная (? *A.C*). Матка поперечная, несколько сдвинута к переднему краю членика. Семенники и яичник залегают в среднем поле сегмента. Яйца округлые, 0,032 мм в диаметре.

Литература: Galli-Valerio, 1905; Baer, 1927a.

Род XIV. *Paronia* Diamare, 1900

Историческая справка. Род *Paronia* установил Диамаре в 1900 г. для цестод с двойным половым аппаратом и подковообразной маткой, паразитирующих у попугаев и голубей, и включил в его состав один вид — *Paronia carrinoi* Diamare, 1900, оказавшийся синонимом *Taenia trichoglossi* Linstow, 1888. Фурман (1901) решил упразднить род *Paronia*, слив его с родом *Moniezia* Blanchard, 1891, но в 1918 г. он признал свое первоначальное мнение неправильным, восстановил род *Paronia* и включил в его состав еще четыре вида: *Moniezia columbae* Fuhrmann, 1902, *Moniezia variabilis* Fuhrmann, 1904, *Moniezia ambigua* Fuhrmann, 1902 и *Moniezia beauforti* Janicki, 1906, которые населяют кишечник попугаев и перцеядов. В 1935 г. Ямгути установил новый вид — *Paronia pycnonoti*, а в 1939 и 1941 гг. было описано еще четыре вида рода *Paronia*: *P. biuterina* Burt, 1939, *P. calcauterina* Burt, 1939, *P. coryllidis*, Burt, 1939, и *P. bocki* Schmelz, 1941.

Таким образом, к настоящему времени род *Paronia* насчитывает десять видов цестод, обитающих у тропических и субтропических птиц Азии, Австралии и Южной Америки. Кроме того, мы причисляем к этому роду еще один африканский вид, описанный Жуайе и Бэром, 1927, под именем *Cittotaenia africana* Joyeux et Baer, 1927.

Диагноз рода *Paronia* мы представляем в следующем виде. *Anoplocephalinae* средних размеров. Членики стробилы умеренно вытянуты в поперечном направлении и снабжены коротким парусом. Экскреторная система обладает двумя парами латеральных стволов, соединенных поперечными каналами в задней части каждого членика. Вентральные сосуды обычно снабжены клапанами.

Половой аппарат парный; половые поры двусторонни; половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Женские половые железы лежат в боковых частях среднего поля. Яичник вееровидный или розетковидный, состоит из многочисленных булавовидных долей; желточник локализуется дорзально от середины яичника. Многочисленные семенники располагаются во всю ширину среднего поля и могут заходить дорзально от экскреторных сосудов. Семепровод образует клубок извилин; обособленные семенные пузырьки отсутствуют. Вагина обладает сферическим семеприемником. Молодые матки всегда парные, обычно подковообразно изогнуты, иногда с отростками, окружают спереди женские половые железы. При созревании они образуют многочисленные дивертикулы и могут сливаться по средней линии. Грушевидный аппарат рудиментарный или отсутствует. Взрослые в кишечнике птиц Азии, Австралии и Южной Америки.

Типичный вид: *Paronia trichoglossi* (Linstow, 1888) n. comb.

В составе рода *Paronia* мы насчитываем одиннадцать видов цепней птиц.

Определительная таблица видов рода *Paronia*

1 (2). Молодая матка имеет шпоровидный отросток, направленный от выпуклой поверхности дуги матки вперед и медиально. Длина тела 126 мм. Семенников 100—120 мм. Длина бурсы цирруса 0,38—0,42 мм. Паразиты воробьиных птиц острова Цейлон . . . . . *Paronia calcauterina* Burt, 1939 . . . . . стр 342

2 (1). Шпоровидный отросток матки отсутствует.

3 (6). Матка очень слабо изогнута, почти прямая.

4 (5). Длина тела 110—130 мм. Бурса цирруса 0,6 мм длины. Медиальный конец молодой матки может слегка раздваиваться. Онкосферы 0,012 мм. У сизоворонковых птиц (р. *Bucorax*) экваториальной Африки . . . . . *Paronia africana* (Joyeux et Baer, 1927) n. comb. . . . . стр. 337

5 (4). Длина тела 70—75 мм. Бурса цирруса 0,7 мм длины. Медиальный конец матки не бифурцирует. Онкосферы 0,020 мм. У птиц отряда *Capitoniformes*. Сиам . . *Paronia bocki* Schmelz, 1941 . . . . . стр. 340

6 (3). Молодая матка сильно изогнута в виде подковы.

7 (8). Семенники весьма многочисленны, более 300. У попугаев Новой Гвинеи . . . *Paronia beauforti* (Janicki, 1906) Fuhrmann, 1918 . . . . . стр. 339

8 (7). Семенников менее 300.

9 (16). Матки при созревании сливаются по средней линии, образуя единый резервуар.

10 (11). Матки при созревании сливаются в передней части, образуя сложную фигуру, напоминающую гребень с четырьмя зубцами, направленными назад. Семенников около 100; бурса цирруса 0,12 мм. У попугаев Южной Америки . . . . . *Paronia ambigua* (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918 . . . . . стр. 338

11 (10). Способ слияния и форма матки иные.

12 (13). Семенников около 200. Бурса цирруса маленькая, 0,09 мм длины. У голубиных острова Суматры, Индии . . . . . *Paronia columbae* (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918 . . . . . стр. 343

13 (12). Семенников не более 150.

14 (15). Семенников 70—80; бурса 0,325 мм длины. Медиальные ветви сливаются на значительном протяжении. Диаметр яиц 0,021—0,024 мм. У попугаев острова Цейлон . . . . . *Paronia coryllidis* Burt, 1939 . . . . . стр. 343

15 (14). Семенников около сотни. Бурса цирруса 0,27 мм; ветви смежных маток сливаются в задней части. Яйца 0,043 мм в диаметре. У перцеядов Южной Америки *Paronia variabilis* (Fuhrmann, 1904) Fuhrmann, 1908 . . . . . стр. 346

16 (9). Матки данного членика не сливаются по средней линии.

17 (18). Семенников 140—150, длина бурсы цирруса 0,4—0,7 мм. У попугаев Австралии и Новой Гвинеи . . . . . *Paronia trichoglossi* (Linstow, 1888) n. comb. . . . . стр 334

18 (17). Семенников не более 100.

19 (20). Сколекс 0,48—0,58 мм в диаметре; присоски 0,20—0,25 мм; бурса цирруса 0,25—0,40 мм длины; диаметр яиц 0,42—0,48 мм; онкосферы 0,021—0,027 мм; у птиц острова Формоза . . . . . *Paronia pycnonoti* Yamaguti, 1935 . . . . . стр. 345

20 (19). Сколекс 0,265 мм в диаметре; присоски 0,16 мм, бурса цирруса 0,215—0,272 мм длины. Диаметр яиц 0,027—0,030 мм; диаметр онкосфер 0,012 мм. У попугаев острова Цейлон . . . . . *Paronia biuterina* Burt, 1939 . . . . . стр. 339

1. *Paronia trichoglossi* (Linstow, 1888) n. comb.

(рис. 160, 161)

Синонимы: *Taenia trichoglossi* Linstow, 1888; *Paronia carrinoi* Diamare, 1900. e. p.; *Moniezia carrinoi* (Diamare, 1900) Fuhrmann, 1901; *Moniezia trichoglossi* (Linstow, 1888) Kotlan, 1921.

Хозяева: попугаи — *Cyclopsittacus suavissimus* Sclat., *Lorius erythrothorax* Salvad., *Trichoglossus nigrigularis* Gr., *T. novae-hollandae* (Gm.), *T. swainsoni*.

Географическое распространение: Австралия и Новая Гвинея.

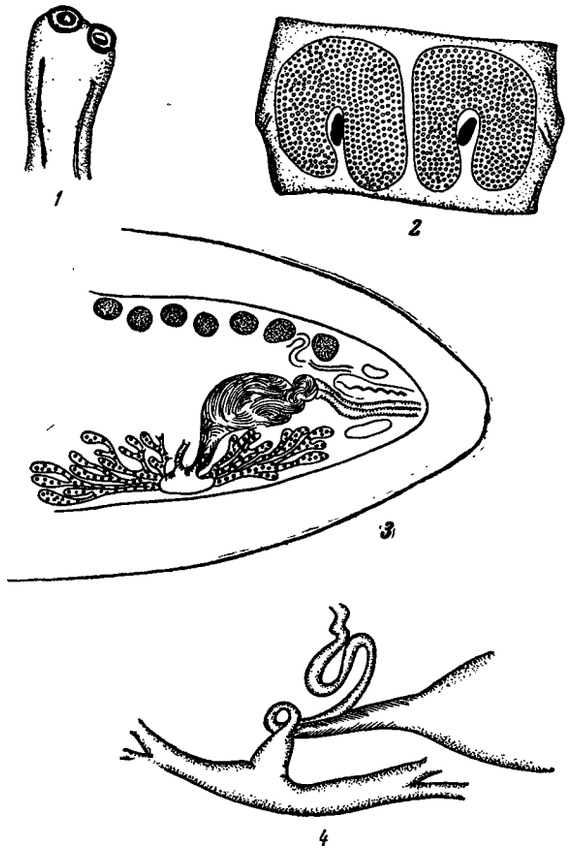
Историческая справка. Этот своеобразный цепень, обитающий в кишечнике попугаев, был впервые обнаружен Линстовым у *Trichoglossus swainsoni* Австралии и описан под именем *Taenia trichoglossi* Linstow, 1888. В 1900 г. от попугаев Новой Гвинеи Диамаре (Diamare) описал цетоду *Paronia carrinoi*, которую он избрал типом нового рода *Paronia*. Фурман (1901), изучив препараты Линстова, установил идентичность этих двух видов; при этом Фурман сохранил название *P. carrinoi*, ссылаясь на то, что у *T. trichoglossi* Линстов описал, по сути дела, одни только яйца. В 1901 г. Фурман еще раз подтверждает свои выводы об идентичности *T. trichoglossi* и *P. carrinoi*, однако последующие зарубежные авторы расценивают *T. trichoglossi* Linstow, 1888, как nomen nudum (название без описания) и считают видовое имя *carrinoi* законным. Лишь венгерский ученый Котлан (Kotlan, 1921) принимает видовое имя «*trichoglossi*», а имя «*carrinoi*» считает синонимом. При этом Котлан совершает ошибку, помещая этот вид в род *Moniezia*, причем родовое имя «*Paronia*» помещает в список синонимов. На основании правил зоологической номенклатуры, сохраняющих приоритет автора, описавшего вид по части организма или отдельной стадии его развития, мы обязаны именовать данный вид как *Paronia trichoglossi* (Linstow, 1888) n. comb.

Диамаре (1900) в списке хозяев *P. carrinoi* отмечает *Ptilonopus* sp. (голубиные) Суматры. Фурман (1901) считает мнение Диамаре ошибочным и исключает *Ptilonopus* sp. из списка хозяев этой цестоды. Некоторые гельминтологи цестод *Ptilonopus* sp. считают идентичными *Paronia columbae* (Fuhrmann, 1902). По имеющимся у нас литературным материалам, мы не можем объединить эти два вида.

Описание (по Диамаре, 1900, стр. 846—850, 1927а, стр. 87—88). Длина тела 70—120 мм, наибольшая ширина 3—5 мм. Сколекс

0,53 мм в диаметре. Продольная мускулатура собрана в многочисленные, беспорядочно разбросанные пучки, диаметр которых к периферии членика убывает. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура хорошо развита.

Экскреторная система образована четырьмя продольными стволами, из которых более крупные вентральные располагаются под дорзальными стволами и соединяются в задней части каждого членика поперечным каналом. В этом месте они имеют клапан, препятствующий обратному



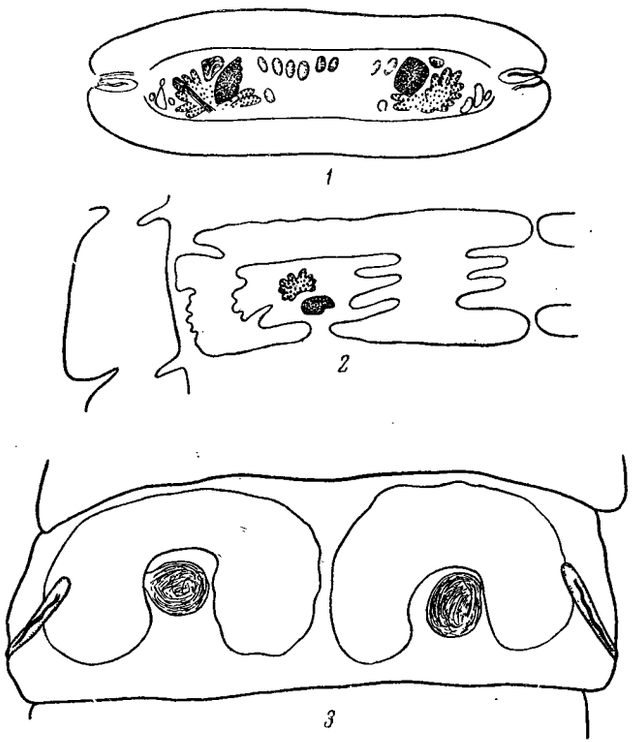
160. Paronia trichoglossi (Linstow, 1888) n. comb.

1 — сколекс; *2* — зрелый членик; *3* — поперечный срез части гермафродитного членика; *4* — схема расположения женских половых протоков (по Диамаре, 1900 и 1901)

току жидкости. Известковые тельца весьма многочисленны в молодых сегментах, но в более зрелых они проявляют тенденцию к исчезновению.

Половые отверстия двусторонни, локализуются несколько позади середины длины бокового края членика. Семенники очень многочисленны (140—150), располагаются в один слой у дорзальной стенки членика во всю ширину среднего поля. Они имеют форму овоида, 0,045 × 0,010 мм и вытянуты в вертикальном направлении. Удлиненная бурса цирруса заходит в среднее поле членика на половину своей длины; последняя составляет 0,45—0,70 мм. Бурса снабжена мускулом-ретрактором,

содержит небольшой удлиненный семенной пузырек и толстый невооруженный циррус. Вне бурсы семепровод извивается, но семенного пузырька не образует. В дистальной части он окружен простатическими клетками. В каждом членике имеется два комплекса женских половых желез, расположенных в боковых частях среднего поля. Между двумя яичниками каждого сегмента остается широкое пространство, занятое в молодых члениках семенниками, а в более зрелых — медиальными ветвями матки.



161. Paronia trichoglossi (Linstow, 1888)

1 — поперечный разрез гермафродитного членика; *2* — зрелый членик (по Фурману, 1932); *3* — зрелый членик (по Бэру, 1927)

Вагина образует довольно крупный семеприемник. Она открывается на одной стороне стробилы дорзально, а на другой — вентрально от бурсы цирруса, или же на обеих сторонах женское отверстие локализуется позади и вентрально от мужского. Матка парная. Молодая матка имеет форму подковы, обращенной выпуклой стороной кпереди. Ветви подковы окружают женские половые железы данной стороны. По мере наполнения яйцами она образует дивертикулы, которые впоследствии сливаются и каждая матка принимает вид изогнутого мешка. Обе матки близко подходят друг к другу, но не сливаются по средней линии и остаются разделенными тонкой прослойкой паренхимы. Яйца 0,030—0,036 мм в диаметре. Эмбриофора 0,023—0,018 мм. Зародыш имеет 0,012 мм в поперечнике. По данным Барта, 1939, имеется рудиментарный грушевидный аппарат.

Литература: Baer, 1927a; Burt, 1939; Diamare, 1900, 1900a; Fuhrmann, 1901, 1902, 1932; Kotlan, 1921; Linstow, 1888, 1902; Schmelz, 1941.

2. *Paronia africana* (Joyeux et Baer, 1927) n. comb.

(рис. 162)

Синонимы: *Cittotaenia africana* Joyeux et Baer, 1927.

Хозяин: *Bucorax* sp. (*Bucerotidae*).

Место обнаружения: Французское Конго (Африка).

Этот вид французские авторы (Жуайе и Бэр, 1927) относят к роду *Cittotaenia* Riehm, 1881, типичные представители которого являются паразитами грызунов. Анализируя строение половой системы *C. africana*, мы обнаружили резкое несоответствие диагнозу рода *Cittotaenia*.

1. Семепровод *C. africana* совершенно не образует семенных пузырьков, тогда как у типичного вида рода *Cittotaenia* — *C. denticulata* имеется крупный внутренний семенной пузырек.

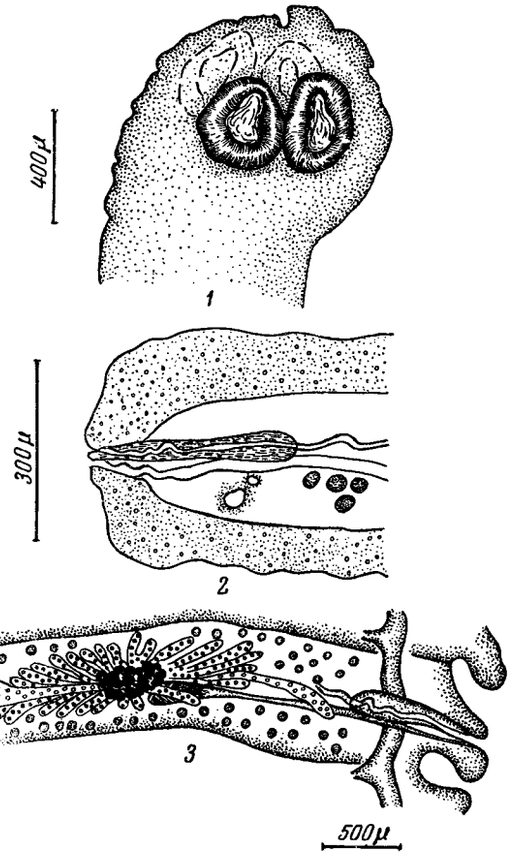
2. Экскреторная система *C. africana* простого строения, тогда как у *C. denticulata* она образует целую сеть каналов.

3. У *C. africana* матка парная, имеет вид слегка изогнутой поперечной трубки, у *C. denticulata* матка одиночная, сетевидного строения.

4. *C. africana* отличается от *C. denticulata* отсутствием грушевидного аппарата.

5. *C. africana* паразитирует у птиц, *Cittotaenia denticulata* инвазирует грызунов сем. заячьих.

Перечисленные признаки носят родовой характер. На этом основании мы исключаем *C. africana* из состава рода *Cittotaenia*.



162. Paronia africana (Joyeux et Baer, 1927) n. comb.

1 — сколекс; *2* — поперечный разрез края гермафродитного членика; *3* — гермафродитный членик, тотально (по Жуайе и Бэру, 1927)

Топография и строение половых органов *C. africana* соответствуют диагнозу рода *Paronia*. От известных видов этого рода *Cittotaenia africana* несколько отличается слабо изогнутой маткой. Матка *Paronia bocki* Schmelz, 1941, также очень слабо изогнута, но никто не высказывает сомнения о ее принадлежности к роду *Paronia*. Матка *P. columbae* (см. Скрябин, 1932, рис. 38) по своему строению полностью соответствует матке *C. africana* и отличается только более сильным развитием медиальных ветвей.

Описание (по Жуайе и Бэру, 1927, стр. 27—30). Авторы вида имели для изучения два экземпляра этого паразита, стробилы которых находились в состоянии сильного сокращения.

Длина тела 110 и 130 мм; наибольшая ширина 7,5 мм. Сколекс 0,96 мм в диаметре; овальные присоски 0,36 × 0,23—0,30 мм. Сегментация начинается непосредственно позади сколекса. Членики краспедотного типа, сильно вытянуты в поперечном направлении.

Тело покрыто толстой кутикулой. Продольная мускулатура стробилы слагается из большого количества мышечных волокон, иногда образующих небольшие пучки (по 4—6 волокон). Они залегают в четыре нечетко разграниченных слоя. Поперечная мускулатура хорошо развита; вертикальные волокна встречаются редко. В кортикальной паренхиме находятся немногочисленные известковые тельца. Имеется две пары экскреторных сосудов, образующих поперечные анастомозы в задней части каждого членика.

Половой аппарат парный. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов, причем вагина залегает вентрально от бурсы цирруса на правой и на левой сторонах стробилы. В каждом членике имеется 200—240 округлых семенников 0,020—0,022 мм в диаметре, которые располагаются в один слой во всю ширину среднего поля, от передней границы членика до задней. Они окружают женские половые железы со всех четырех сторон и заходят порально от яичника как спереди, так и позади половых протоков и матки. Продолговатая бурса цирруса 0,58—0,60 мм длины и 0,055 мм толщины пересекает экскреторные сосуды. До впадения в бурсу цирруса семепровод окружен простатическими клетками и образует несколько извилин. Внутри бурсы также имеется несколько извилин семепровода и циррус, вооруженный мелкими шипиками. Женские половые железы локализуются в боковых частях среднего поля, на некотором удалении от экскреторных сосудов данной стороны. Яичник слагается из большого количества длинных пальцевидных долей. Наиболее длинные доли отходят вперед и в обе стороны. Относительно компактный желточник лежит дорзально от яичника. Между этими железами находится тельце Мелиса. Вагина открывается позади мужского отверстия. В проксимальном отрезке она образует хорошо выраженный семеприемник. Матка парная. Молодая матка имеет вид слегка изогнутой поперечной трубки, медиальный конец которой может слегка раздваиваться. В ходе дальнейшего развития всякий намек на бифуркацию пропадает; матки сильно расширяются, заполняя членик.

Яйца без грушевидного аппарата, размером 0,040 мм, онкосферы 0,012 мм в диаметре.

Литература: Joyeux et Baer, 1927; Fuhrmann, 1932.

3. *Paronia ambigua* (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918

(рис. 163)

Синоним: *Moniezia ambigua* Fuhrmann, 1902.

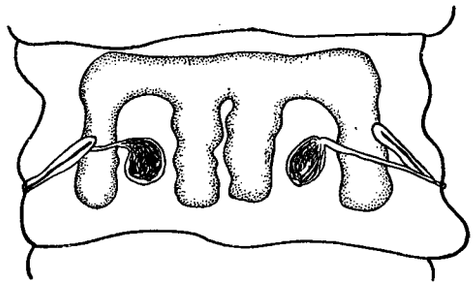
Хозяин: попугай — *Amazona amazonica* Boiss.

Место обнаружения: Южная Америка.

Этот вид во многом напоминает *P. trichoglossi* (Linstow).

Описание (по Бэру 1927а, стр. 88—89). Длина тела 60—80 мм, ширина 1,5 мм. Половые отверстия локализуются в задней трети боковых краев членика. Очень мелкие семенники, всего лишь 0,006 мм в диаметре, располагаются в один слой. Число семенников в каждом членике около

100. Сильно вытянутая бурса цирруса 0,12 мм длины. Матка весьма своеобразна. В каждом сегменте вначале имеются две подковообразные матки, которые еще до момента поступления яиц сливаются между собою в



163. Paronia ambigua (Fuhrmann, 1902)
Зрелый членик
(по Бэру, 1927)

передней части, оставаясь разделенными в задних отделах. При этом получается сложная фигура, напоминающая гребень с четырьмя зубцами. Яйца 0,03 мм в диаметре. Грушевидный аппарат отсутствует.

Литература: Baer, 1927a; Burt, 1939; Fuhrmann, 1902, 1918, 1932; Schmelz, 1941; Travassos, 1930.

4. *Paronia beauforti* (Janicki, 1906) Fuhrmann, 1918

Синонимы: *Moniezia beauforti* Janicki, 1906.

Хозяин: попугай — *Cyclopsittacus diophthalmus* Hombr.

Место обнаружения: Новая Гвинея.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 89—90). Известен лишь один молодой экземпляр этого вида без сколекса, отличающийся огромным количеством семенников. Длина фрагмента 18 мм, наибольшая ширина 3 мм. В кортикальной паренхиме разбросано большое количество известковых телец. В каждом членике содержится до 360 семенников, расположенных в 2—3 слоя в одном поле, ограниченном экскреторными сосудами. Удлиненная бурса цирруса 0,6 мм длины, не содержит семенного пузырька. Вагина на обеих сторонах стробилы открывается вентрально от бурсы цирруса. Женские половые железы имеют типичное для рода положение. Матка вначале двойная, почти прямая. Латеральная часть каждой матки с возрастом расширяется и становится мешковидной, медиальная — образует пальцевидные отростки. Обе матки вскоре сливаются, и образуется единая матка, занимающая всю ширину сегмента. За отсутствием зрелых члеников, яйца не описаны.

Литература: Baer, 1927a; Burt, 1939; Fuhrmann, 1918, 1932; Janicki, 1906; Schmelz, 1941.

5. *Paronia biuterina* Burt, 1939

(рис. 57)

Хозяин: попугай — *Coryllis beryllinus* (Foster).

Место обнаружения: остров Цейлон.

P. biuterina во многом сходна с *P. pycnonoti* Yamaguti, 1935.

Описание (по Барту, 1939, стр. 212—213). Автор вида имел в своем распоряжении всего только один экземпляр 55 мм длины и 2,25 мм ширины. Сколекс 0,265 мм в диаметре, присоски 0,16 мм. Шейка короткая, 0,174 мм

ширины. Краспедотные членики стробилы вытянуты в поперечном направлении. Они обладают коротким парусом. Вентральные экскреторные сосуды в каждом членике при впадении поперечного канала имеют клапан.

Половой аппарат парный. Половые отверстия локализуются в средней трети боковых краев членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов, причем вагина открывается в половую клоаку обычно позади и дорзально от бурсы на правой стороне и вентрально — на левой. В каждом членике насчитывается 65—75 семенников, диаметром не более 0,038 мм. Они простираются непрерывным слоем во всю ширину среднего поля. Семепровод перед проникновением в бурсу цирруса образует клубок извилин. В этой области он несколько расширен и окружен простатическими клетками. Сильно вытянутая бурса цирруса 0,215—0,272 мм длины, направлена косо вперед и медиально. Она пересекает экскреторные сосуды и дном своим почти достигает передней стенки членика. Семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы залегают в боковых половинах среднего поля членика. Розетковидные овальные яичники 0,44 мм ширины находятся у вентральной стенки членика. Они состоят из булавовидных долек, отходящих во все стороны от центральной массы органа, на которой покоится бугристый желточник 0,120—0,136 мм ширины. Вагина образует округлый семеприемник, достигающий 0,178 мм в диаметре. Дугообразные матки остаются обособленными до момента отторжения членика. С возрастом они принимают вид изогнутых мешков. Яйца 0,027—0,030 мм, онкосферы 0,012 мм в диаметре. Имеется (?) рудиментарный грушевидный аппарат.

Литература: Burt, 1939.

6. *Paronia bocki* Schmelz, 1941

(рис. 164)

Хозяева: птицы — *Megalaema virens* (Bodd.), *Cyanops ramsayi* (Wald).

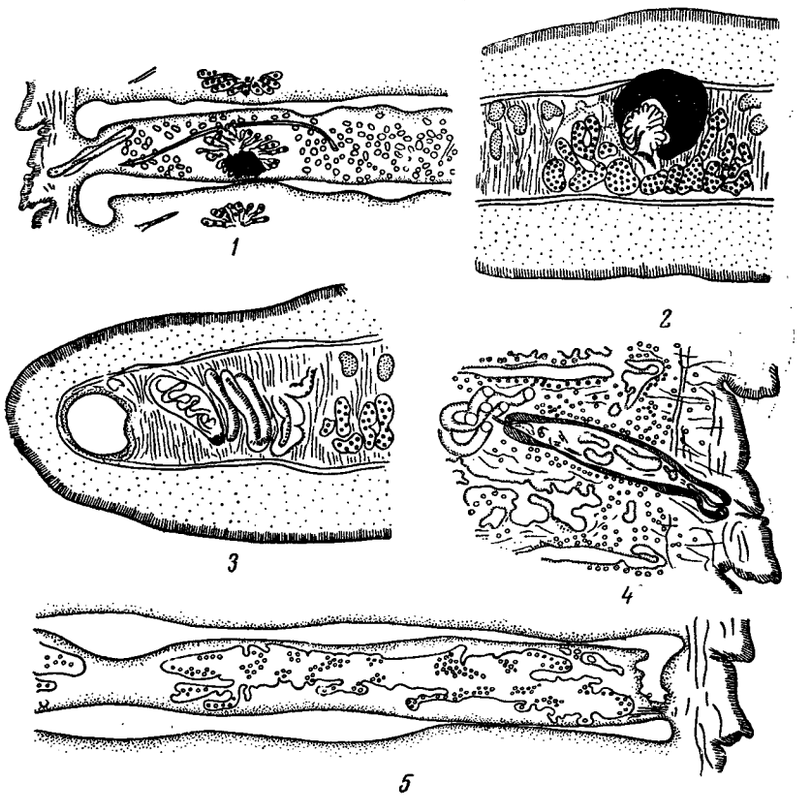
Место обнаружения: Сиам (Индокитай).

Описание (по Шмельцу, 1941, стр. 146—150). Длина тела 70—75 мм. Сколекс достигает 0,8 мм в диаметре; овальные присоски 0,40 × × 0,29 мм. Шейка около 1 мм длины. Членики стробилы вытянуты в поперечном направлении. Первые сегменты 0,7 мм ширины, затем расширяются до 3—5 мм и к концу стробилы вновь суживаются. Последние членики 0,5 мм ширины и 1,0 мм длины. Зачатки половых органов появляются в члениках 0,23 мм длины и 1,5—2,0 мм ширины. Развитые гермафродитные сегменты 0,280—0,335 мм длины и 3—4 мм ширины.

Имеется две пары сильно развитых продольных выделительных сосудов. Очень крупные вентральные сосуды 0,34 мм в диаметре у задней границы членика соединены широким поперечным каналом, имеющим 0,24 мм ширины у места слияния с продольными стволами, которые обладают в этом участке клапаном, препятствующим обратному току жидкости. Дорзальные сосуды также имеют очень узкие поперечные канальцы 0,005 мм толщины.

Половой аппарат парный. Половые поры локализуются в последней трети боковых краев членика. Половые клоаки глубокие. От 200 до 220 семенников 0,077 мм диаметром располагаются в один слой в дорзальной части мозговой паренхимы каждого членика. Они занимают непрерывное пространство во всю длину среднего поля. В пространстве между яичниками семенники простираются от передней стенки членика до

задней и узкой полосой проходят перед яичниками. Латерально от каждого яичника поле семенников вновь расширяется. Узкая бурса цирруса имеет 0,7 мм длины. Семепровод перед вхождением в бурсу цирруса образует многочисленные тесно расположенные петли, занимающие всю толщину мозговой паренхимы. В этом месте канал несколько расширен и окружен многочисленными простатическими клетками. Оформленные семенные пузырьки отсутствуют. Циррус невооруженный. Максимальная ширина



164. Paronia bocki Schmelz, 1941

1 — горизонтальный срез части гермафродитного членика; *2* — поперечный срез гермафродитного членика в области расположения женских половых желез; *3* — поперечный срез боковой части членика через бурсу цирруса, семепровод, семенники и матку; *4* — горизонтальный срез боковой части членика через бурсу цирруса и семепровод; *5* — горизонтальный срез зрелого членика (по Шмельцу, 1941)

семепровода 0,045—0,050 мм. Яичник вееровидной формы; наибольший его размер составляет 0,70 × 0,29 мм. Желточник 0,22 × 0,20 мм, располагается дорзально и слегка позади середины яичника. Тельце Мелиса 0,12 × 0,09 мм. Вагина в виде почти прямой трубки тянется вентрально от бурсы. Возле тельца Мелиса она образует семеприемник 0,265—0,275 мм длины и 0,10 мм толщины. На уровне бурсы цирруса она образует еще два небольших расширения, которые Шмельц (1941) считает добавочным семеприемником. Более вероятно, что это — расширение копулятивного отдела вагины. Матка вначале парная, в виде узкой слегка изогнутой трубки. По мере наполнения яйцами образует ветвящиеся дивертикулы, сливающиеся по средней линии с аналогичными отростками матки

противоположной стороны. В зрелых члениках единый маточный резервуар заполняет всю паренхиму. Яйца 0,040 мм; онкосфера 0,020 мм в диаметре.

Литература: Schmelz, 1941.

7. *Paronia calcauterina* Burt, 1939

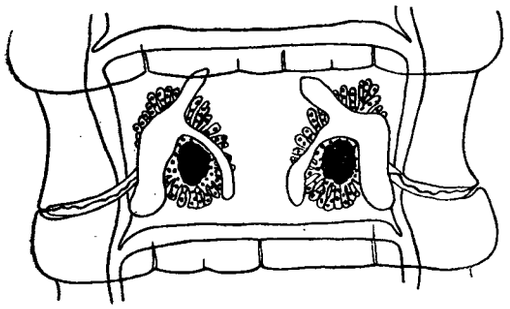
(рис. 165)

Хозяева: птицы — *Malpastes haemorrous haemorrous* (Gm.).

Место обнаружения: остров Цейлон.

Этот вид отличается от других членов рода *Paronia* шпоровидным отростком матки.

Описание (по Барту, 1939, стр. 213—215). Длина тела 126 мм, максимальная ширина 2,1 мм. Сколекс 0,69 мм в диаметре, несет четыре округлые присоски 0,269—0,272 мм ширины. Короткая шейка 0,67 мм ширины. Членики краспедотного типа с выступающими задними краями. Молодые сегменты 0,059 мм длины и 0,6 мм ширины, гермафродитные 0,572—0,760 мм длины и 1,86—1,96 мм ширины, зрелые почти квадратны, 1,5 мм длины и 2,1 мм ширины.



165. Paronia calcauterina Burt, 1939
Не вполне зрелый членик (по Барту, 1939)

По бокам стробилы залегают две пары экскреторных сосудов. Вентральные сосуды сильно варьируют в диаметре; ширина дорзальных сравнительно постоянна, 0,014 мм. Медиальная стенка вентрального сосуда впереди места отхождения поперечного канала образует клапан.

Половой аппарат парный. В каждом членике насчитывают 100—120 (в среднем 112) семенников. Они занимают одно непрерывное поле, простирающееся во всю ширину среднего поля, и отсутствуют лишь в области положения желточника. Семепровод возле дна бурсы образует густой клубок извилин. Бурса цирруса тонкая, длинная, пересекает экскреторные сосуды. Она содержит небольшой семенной пузырек 0,050 мм длины и 0,027 мм ширины. Длина бурсы 0,8—0,42 мм. Женские половые железы залегают в боковых частях среднего поля. Розетковидные яичники состоят из многочисленных булавовидных долек и располагаются у вентральной мышечной стенки. Наибольший их диаметр составляет 0,56 мм. Желточник слагается из коротких округлых долек. Они лежат дорзально от середины яичника. Вагина тянется вентрально от бурсы цирруса. Она образует небольшой сферический семеприемник 0,062—0,085 мм в диаметре. Две матки в каждом членике остаются разделенными до момента полного созревания. В молодом возрасте каждая матка имеет вид кавалерийской шпоры, направленной острием вперед и медиально. Впоследствии образуются многочисленные дивертикулы, которые не нарушают общего очертания органа, так как с поверхности дивертикулы сливаются, а разделяющие их перегородки вдаются внутрь полости матки. Размер яиц 0,031—0,033 мм, онкосферы 0,017 мм. Грушевидный аппарат отсутствует.

Литература: Burt, 1939.

8. *Paronia columbae* (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918

Синонимы: *Paronia carrinoi* Diamare, 1900, e. p.; *Moniezia columbae* Fuhrmann, 1902.

Хозяева: голубиные птицы — *Columbae* sp., *Ptilonopus* sp.

Географическое распространение: остров Суматра, Индия.

Историческая справка. Представители этого вида цестод были впервые встречены Диамаре (1900) и определены как *Paronia carrinoi*. Фурман (1902) установил их видовую самостоятельность и учредил для них новый вид — *Moniezia columbae* Fuhrmann, 1902. В 1918 г. Фурман уточнил систематическое положение вида, поместив в род *Paronia*. Фурман (1932) в своей монографии по цестодам птиц вновь рассматривает *P. columbae* синонимом *P. carrinoi*, но последующие авторы — Барт (Burt, 1939) и Шмельц (1941) в сравнительных таблицах *P. columbae* приводят как самостоятельный вид.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 90—91). Длина зрелого экземпляра без сколекса 50 мм, максимальная ширина 3 мм. Продольная мускулатура образует два слоя мелких пучков, из которых внутренний развит сильнее. Поперечная мускулатура слабая, но распределяется на три слоя, из которых внутренний залегает на границе мозгового вещества, два других отделены от него слоями продольной мускулатуры. Экскреторная система представлена двумя парами продольных стволов, из которых узкие дорзальные лежат кнаружи от широких вентральных, имеющих крупные поперечные анастомозы в задней части каждого членика.

Половой аппарат парный; половые отверстия локализуются в середине латерального края члеников. Около 200 семенников располагаются непрерывной поперечной полосой от правого экскреторного сосуда до левого. По данным Бэра (1927а,), полоса семенников прерывается на уровне желточника. Семепровод образует многочисленные петли. Перед выпадением в бурсу он окружен многочисленными простатическими клетками. Бурса цирруса 0,09 мм длины, достигает вентрального сосуда или даже пересекает его. Она содержит внутренний семенной пузырек. Женские половые железы залегают в боковых частях среднего поля. Лопастный яичник находится впереди желточника. Вагина проходит позади бурсы цирруса. Впереди поральной половины яичника она образует семеприемник. Молодая матка парная. В виде изогнутой трубки окружает спереди комплект женских желез данной стороны. В развитом состоянии она образует многочисленные отростки, которые сливаются по средней линии с отростками матки противоположной стороны. В конечном счете, медиальная стенка матки нарушается и общий маточный резервуар распространяется по всему члеику, выходя за линию экскреторных сосудов. Яйца (по Саутвелу, 1930) — 0,075 мм в диаметре. Онкосферы 0,025 мм. Грушевидный аппарат отсутствует.

Литература: Скрябин, 1932; Baer, 1927a; Burt, 1939; Diamare, 1900; Fuhrmann, 1902, 1932; Schmelz, 1941; Southwell, 1930.

9. *Paronia coryllidis* Burt, 1939

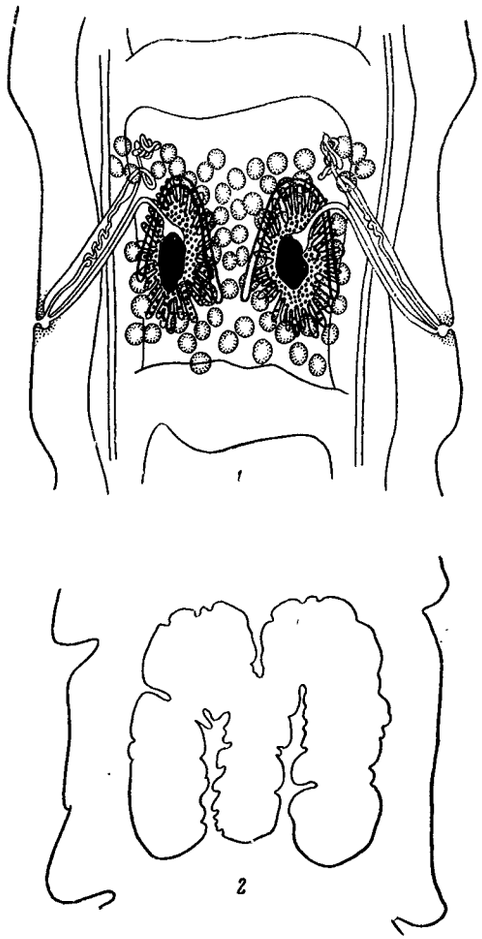
(рис. 166)

Хозяин: птицы отряда попугаев (*Psittaci*) — *Coryllis beryllinus* (Foster).

Место обнаружения: Коломбо (остров Цейлон).

Этот паразит цейлонских попугаев весьма близок *P. ambigua* и *P. variabilis*, которые распространены в Южной Америке.

Описание (по Барту, 1939, стр. 209—211). Длина 70—75 мм, максимальная ширина 1,2 мм. В области гермафродитных и зрелых члеников ширина стробилы более или менее одинакова. Гермафродитные сегменты почти квадратные; иногда длина их превышает ширину. Диаметр сколекса варьирует в пределах 0,305—0,315 мм. Округлые присоски 0,11—0,14 мм. Имеется короткая шейка 0,165—0,170 мм ширины.



166. Paronia coryllidis Burt, 1939

1 — гермафродитный членик; *2* — зрелый членик (по Барту, 1939)

Экскреторная система представлена двумя парами латеральных стволов, из которых узкие дорзальные проходят над широкими вентральными, соединенными крупными поперечными каналами.

Половой аппарат парный, половые отверстия двусторонни, находятся у задней границы средней трети бокового края членика. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва, причем вагина открывается в половую клоаку позади мужского отверстия. В каждом членике развивается 70—80 семенников, которые распределяются в дорзальной части мозгового вещества по всему среднему полю. Они налегают сверху на яичник, но отсутствуют в районе положения желточника. Бурса цирруса узкая, длинная, 0,325 мм длины, пересекает экскреторные сосуды и слегка вдается в пределы среднего поля. Она направляется дном косо внутрь и кпереди. Извитой семепровод перед проникновением в бурсу несколько расширен и окружен простатическими клетками. Парные женские половые железы залегают в центре соответствующей боковой половины среднего поля. Розетковидный яичник размером 0,5 × 0,24 мм имеет округлые или овальные очертания. Он состоит из многочисленных булавовидных долек, отходящих по радиусам от центра органа. Медиальный край яичника немного не доходит до средней линии, а латеральный достигает боковой границы среднего поля. Овальный желточник 0,12 × × 0,07 мм, лежит дорзально от центра яичника. Вагина, проходя над яичником, образует сферический семеприемник 0,102 мм в диаметре. В каждом членике закладываются две подковообразные матки, окружающие спереди женские железы и семеприемник. С возрастом трубки маток расширяются; линия их очертания становится извилистой. Медиальные ветви на значительном протяжении сливаются; при этом создается сплошной резервуар, напоминающий по форме букву «М». Яйца 0,021—0,024 мм в диаметре. Эмбриофора 0,010—0,013 мм, образует рудиментарный грушевидный аппарат.

Литература: Burt, 1939.

10. *Paronia pycnonoti* Yamaguti, 1935

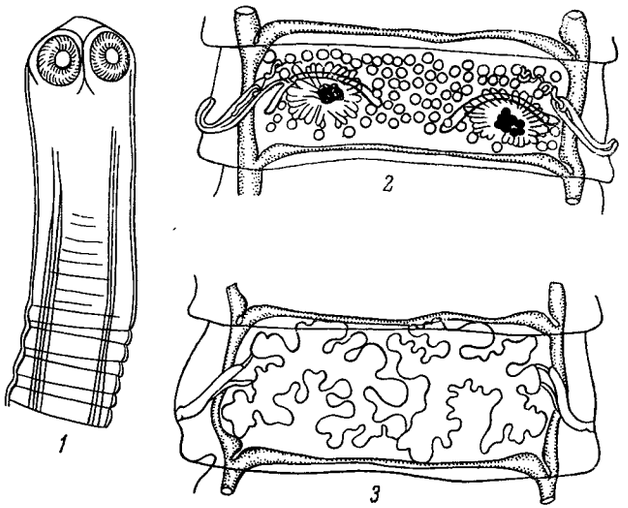
(рис. 167)

Хозяин: птицы отряда воробьиных — *Pycnonotus sinensis formosae* Hartert.

Место обнаружения: остров Тайван.

Локализация: тонкая кишка.

Описание (по Ямагути, 1935, стр. 200—201; 1940, стр. 183). Длина зрелых экземпляров 40—55 мм, ширина 2,5—3,2 мм. Сколекс 0,48—0,58 мм ширины, присоски 0,20—0,25 мм в диаметре. Шейка 0,60—0,80 мм длины и 0,30—0,54 мм ширины. Членики стробилы в ходе развития сначала равномерно увеличиваются в длину и ширину, а к концу стробилы становятся значительно уже и длиннее. Число члеников стробилы около 150. Зрелые членики 0,52—0,65 × 1,47—2,50 мм.



167. Paronia pycnonoti Yamaguti, 1935

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (по Ямагути, 1935)

Паренхимная мускулатура всех трех направлений сильно развита. Экскреторная система образует две пары продольных стволов. Дорзальные сосуды очень узкие, вентральные — широкие. В задней части члеников они соединяются посредством широкого канала. Впереди устья поперечного канала на медиальной стенке вентрального сосуда имеется клапан, допускающий ток жидкости лишь в каудальном направлении.

Половой аппарат парный. Половые отверстия двусторонни, локализуются в задней половине боковых краев членика. Около 80 семенников

залегают непрерывным слоем во всю ширину среднего поля. Они отсутствуют лишь в районе расположения женских половых желез. Вытянутая бурса цирруса от половой клоаки направляется косо — медиально и кпереди, пересекает экскреторные сосуды и на некоторое расстояние углубляется в пределы среднего поля. Размеры бурсы составляют 0,25—0,40 × 0,05 мм. Перед вхождением в бурсу цирруса семепровод сильно извивается. Внутри бурсы он образует небольшой семенной пузырек. Циррус невооруженный. Розетковидный яичник размером 0,30 × 0,45 мм, располагается у вентральной стенки в боковом участке среднего поля. Внутри розетки залегает бугристый желточник 0,10—0,12 × 0,15—0,16 мм и небольшой веретеновидный семеприемник, 0,06 мм длины и 0,042 мм толщины. Дистальная часть вагины проходит позади мужского отверстия. Матка парная, сохраняет самостоятельность до конца стробилы. В молодом возрасте она имеет вид дугообразно изогнутой тонкой трубки, расположенной дорзально от женских половых желез соответствующей стороны. С возрастом матка образует многочисленные глубокие дивертикулы, направленные не только в стороны, но и внутрь дуги, описанной основным стволом матки. Округлые яйца 0,042—0,048 мм в диаметре эмбриофоры 0,021—0,027 мм; величина онкосферы 0,018—0,021 × 0,009—0,012 мм.

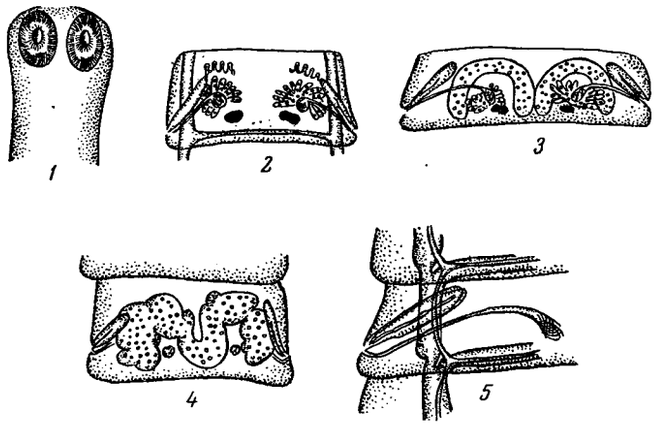
Литература: Yamaguti, 1935, 1940.

11. *Paronia variabilis* (Fuhrmann, 1904) Fuhrmann, 1908

(рис. 168)

Синонимы: *Moniezia variabilis* Fuhrmann, 1904.

Хозяева: перцеяды — *Rhamphastos culminatus* Gould., *R. dicolorus* L., *R. erythrorhynchus* Gm., *R. monilis*, *R. toco* Mull.



168. Paronia variabilis (Fuhrmann, 1904)

1 — сколекс; *2*— гермафродитный членик (семенники не показаны); *3* —созревающий членик; *4* — зрелый членик; *5* —латеральная часть членика с копулятивным аппаратом и сосудами выделительной системы (по Фурману 1922)

Географическое распространение: Южная Америка.

Описание (по Фурману, 1922, стр. 449—451). Длина тела 40—70 мм, ширина 1,5—2,5 мм. Сколекс 0,45 мм в диаметре, сильные присоски

0,25 × 0,19 мм. Стробила слагается из члеников, вытянутых в поперечном направлении. Лишь к моменту созревания сегменты удлиняются и становятся почти квадратными.

Экскреторная система имеет две пары продольных стволов, из которых широкие вентральные в задней части каждого сегмента соединяются крупным поперечным каналом. По данным Бэра (1927а), дорзальные сосуды также связаны узкими поперечными канальцами. В области отхождения поперечного канала на внутренней поверхности медиальной стенки вентральных сосудов имеется хорошо выраженный клапан, а на его наружной стенке в этом месте находится небольшой выступ, к которому примыкает клапан, закрывающий просвет сосуда.

Половой аппарат парный. Половые поры локализуются возле заднего края членика. В каждом сегменте содержится около сотни сферических семенников 0,04 мм в диаметре, заполняющих дорзальную часть мозговой паренхимы. Они простираются на всю ширину среднего поля и заходят дорзально от женских половых желез и от боковых экскреторных сосудов. Сильно вытянутая бурса цирруса 0,27 мм длины пересекает экскреторные сосуды. Она располагается косо, направляясь дном своим вперед и медиально. Перед вхождением в бурсу семепровод образует плотный клубок извилин, расположенный у переднего края членика. Семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы лежат в боковых частях среднего поля. Вееровидный яичник 0,32—0,40 мм ширины. Желточник локализуется позади внутреннего края яичника. Вагина открывается в неглубокую половую клоаку на правой стороне позади и вентрально, на левой — позади и дорзально от выходного отверстия бурсы цирруса. Половые протоки пересекают экскреторные сосуды с дорзальной стороны. Матка вначале парная, имеет подковообразную форму. Она окружает спереди женские половые железы. При наполнении яйцами матка увеличивается в размерах; медиальные ветви двух маток данного членика при этом соприкасаются по средней линии и сливаются в задней части. Яйца 0,043 мм в диаметре, снабжены тремя оболочками. Эмбрион 0,016—0,019 мм в диаметре. Грушевидный аппарат отсутствует.

Литература: Baer, 1927a; Burt, 1939; Furhmann, 1904, 1908, 1922, 1932; Schmelz, 1941.

12. *Paronia* sp. (Southwell et Lake, 1939)

Синонимы: *Moniezia* (?) *carrinoi* (Diamare, 1900) Southwell et Lake, 1939.

Хозяин: *Pycnonotus tricolor tricolor* (отряд воробьиных птиц — *Passeres*).

Место обнаружения: Бельгийское Конго.

Саутвел и Лейк (Southwell et Lake, 1939) у африканской птицы *Pycnonotus tricolor* обнаружили несколько экземпляров цестод, которых они идентифицировали с *Moniezia carrinoi* (Diamare, 1900) Fuhrmann 1902 (= *Paronia trichoglossi*), хотя последняя обитает у австралийских попугаев, а *Pycnonotus tricolor* является африканским представителем воробьиных. Авторы находки дают очень краткое описание: длина около 30 мм, ширина 2 мм, половые отверстия парные, половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов.

Мы сомневаемся в видовой идентичности этой цестоды и *P. carrinoi* и выделяем ее под именем *Paronia* sp.

Литература: Diamare, 1900; Southwell et Lake, 1939.

Род XV. *Progamotaenia* Nybelin, 1917

Синонимы: *Hepatotaenia* Nybelin, 1917.

Историческая справка. Цестоды рода *Progamotaenia* отличаются весьма интересной биологической особенностью, состоящей в том, что каждый членик стробилы на протяжении индивидуального развития в половом отношении меняет свое значение. Молодые сегменты, в которых половые железы, как мужские, так и женские, еще недоразвиты, имеют сформированную вагину и семеприемник. Они оплодотворяются члениками, находящимися на более поздней стадии развития. Сперма сохраняется в семеприемнике до момента созревания яйцеклеток в яичнике. К этому времени наружные отделы вагины облитерируются, и такой членик при совокуплении ведет себя как мужской.

Род *Progamotaenia* установлен Нибелиным (1917) для трех видов цестод, которые ранее входили в род *Cittotaenia*: *Cittotaenia bancrofti* Johnston, 1912, *C. lagorchestis* Lewis, 1914, и *C. zschokkei* Janicki, 1906. В то же время Нибелин (1917) учредил род *Hepatotaenia* Nybelin, 1917, с типичным видом *H. festiva* (синоним: *Taenia festiva* Rudolphi, 1819), которого Бланшар (1891) поместил в род *Moniezia*, а Тейлер (Theiler, 1924) рассматривает как *Cittotaenia festiva* (Rud., 1819). Ж. Бэр в своей монографии по аноплоцефалидам (1927а) переводит род *Hepatotaenia* в синонимы рода *Progamotaenia* на том основании, что единственным родовым признаком, отличающим этот род от рода *Progamotaenia*, служит биологическая особенность — способность обитать в желчных ходах и в желчном пузыре. Тем самым Бэр пополнил род *Progamotaenia* еще двумя видами — *P. festiva* (Rud., 1819) Baer, 1927 и *P. diaphana* (Zschokke, 1907) Baer, 1927. Третий вид, описанный Нибелиным как *Hepatotaenia fellicola* Nybelin, 1917, Бэр сводит в синонимы *P. festiva*. Фурман (1933) настаивает на необходимости восстановления правомочности рода *Hepatotaenia*, основываясь на том, что у представителей рода *Hepatotaenia* матка будто бы парная, а у рода *Progamotaenia* — простая, и что у рода *Hepatotaenia* имеется грушевидный аппарат, которого нет у *Progamotaenia*. Фактические данные Фурмана не вполне отвечают действительности: у типичного вида рода *Progamotaenia* — *P. bancrofti* и у *P. lagorchestis* матка парная. Одиночная матка закладывается у *P. zschokkei*, но этот вид не является типичным для рода *Progamotaenia*. В систематических построениях, во избежание ошибок, следует основываться на описании типичных видов. Фурман в данном случае отступил от этого правила. По признаку строения матки, чтобы быть последовательным, Фурман должен был бы выделить в особый род *P. zschokkei*, а род *Hepatotaenia* слить с родом *Progamotaenia*. С другой стороны, Бэр, объединив эти два рода, пишет (1927а, стр. 97), что у *Progamotaenia festiva* (синоним: *Hepatotaenia festiva*) грушевидный аппарат отсутствует. Однако Тейлер (Theiler, 1924) указывает, что у этого вида цепней грушевидный аппарат имеется, и дает его измерения. Бэр использовал работу Тейлер, но почему-то вопрос о наличии грушевидного аппарата у *H. festiva* решает отрицательно. Учитывая сходство анатомического строения, а также совпадение экологических и зоогеографических данных, мы считаем род *Hepatotaenia* синонимом рода *Progamotaenia* и предлагаем для него следующий диагноз.

Anoplocephalinae средних размеров. Плотная, широкая стробила состоит из большого количества поперечно вытянутых члеников краспедотного типа. Задний край паруса проглоттид бахромчатый (группа «lagorchestis») или ровный (группа «bancrofti»). Экскреторная система образована четырьмя продольными сосудами с поперечными анастомозами.

Может иметь место дополнительная пара продольных выделительных сосудов. Половой аппарат парный. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Многочисленные семенники распределяются на две обособленные группы, расположенные в боковых участках среднего поля, впереди от женских половых желез. Наружный и внутренний семенные пузырьки имеются. Женские половые железы лежат у задней стенки членика, по бокам от средней линии. Матка в типичных случаях парная, вначале имеет вид поперечной трубки, позднее образует слепые карманы и принимает мешковидную форму. Грушевидный аппарат имеется или заменен небольшими полярными утолщениями эмбриофоры. Оплодотворение обычно наступает задолго до созревания женских половых желез. Развитые сегменты при копуляции ведут себя как мужские.

В ленточной стадии обитают в кишечнике и желчных ходах сумчатых Австралийской зоогеографической области.

Типичный вид: *Progamotaenia bancrofti* (Johnston, 1912) Nybelin, 1917.

В пределах этого рода насчитывается пять видов цестод австралийских сумчатых.

Определительная таблица видов рода *Progamotaenia*

1 (6). Задний край паруса развитых сегментов бахромчатый.
2 (3). Молодая матка одинарная. В каждой боковой группе насчитывается 30—40 семенников. Бурса цирруса 0,6 мм длины. У кенгуру Новой Гвинеи . . . . .
Progamotaenia zschokkei (Janicki, 1906) Nybelin, 1917 . . . . . стр. 356
3 (2). Молодая матка парная. Паразиты сумчатых Австралии.
4 (5). Длина тела 40—60 мм; бурса цирруса 1,0 мм длины . . . . . .
Progamotaenia lagorchestis (Lewis, 1914) Nybelin, 1917 . . . . . стр. 354
5 (4). Длина тела 75—200 мм. Длина бурсы цирруса не более 0,5 мм . . . . . .
Progamotaenia festiva (Rudolphi, 1819) Baer, 1927 . . . . . стр. 351
6 (1). Задний край паруса без бахромчатых придатков.
7 (8). В каждой боковой группе насчитывается около 100 семенников . . . . . .
Progamotaenia diaphana (Zschokke, 1907) Baer, 1927 . . . . . стр. 350
8 (7). В каждой боковой группе 16—20 семенников . . . . . .
Progamotaenia bancrofti (Johnston, 1912) Nybelin, 1917 . . . . . стр. 349

1. *Progamotaenia bancrofti* (Johnston, 1912) Nybelin, 1917

Синоним: *Cittotaenia bancrofti* Johnston, 1912.

Хозяева: кенгуру — *Onychogale unguifera* Gould, *O. frenata* Gould.

Географическое распространение: Австралия.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 94—95). Длина этого интересного червя от 30 до 160 мм; наибольшая ширина 16,5 мм. Шаровидный сколекс 2—3 мм в диаметре. Присоски 0,7 мм ширины. Они отделены друг от друга глубокой бороздой. Мускулатура стробилы мощная. Имеется несколько слоев продольных пучков, диаметр которых уменьшается по мере удаления от центра к периферии. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура, равным образом, хорошо развита. Экскреторная система слагается из шести продольных стволов, из которых два вентральных имеют наиболее широкий просвет и соединены поперечным сосудом, проходящим в задней части каждого членика. Меньшего диаметра дорзальные сосуды лежат кнаружи от вентральных. Между дорзальными и вентральными стволами располагается еще одна пара тонких продольных сосудов.

Половые органы двойные; половые отверстия находятся в середине бокового края членика. Семенников около 200; они располагаются в две группы, лежащие дорзально в пространстве между бурсой цирруса и

женскими половыми железами. Каждый семенник имеет всего 0,011 мм в диаметре. Мощная бурса цирруса 0,75—0,85 мм в длину и 0,25 мм в толщину. Ее мышечная стенка очень толстая. В зрелых сегментах она еще больше вытягивается и достигает 1,4 мм в длину. Циррус у основания конический, имеет до 0,66 мм длины. Его поверхность покрыта тонкими шипиками. Семяпровод тянется почти прямолинейно. Он окружен простатическими клетками. Внутри бурсы цирруса содержится семенной пузырек. Женский половой аппарат парный. Очень крупный яичник достигает 0,85 мм ширины. Почковидный желточник 0,4 мм в поперечнике, располагается порально от яичника. Вагина открывается позади бурсы цирруса; в проксимальной части она образует крупный продолговатый семеприемник. В каждом членике имеется по две матки, разделенные по средней линии тонкой прослойкой паренхимы. Каждая матка имеет вид поперечной трубки. Яйца 0,026 × 0,014 мм без грушевидного аппарата, но внутренняя оболочка яйца имеет утолщения на полюсах.

Литература: Baer, 1927a; Johnston, 1912; Nybelin, 1917; Theiler, 1924.

2. *Progamotaenia diaphana* (Zschokke, 1907) Baer, 1927

(рис. 169)

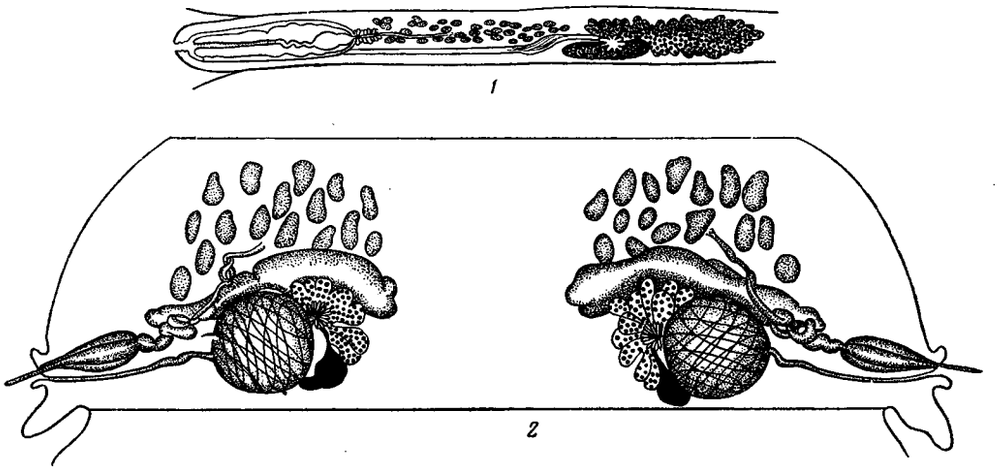
Синонимы: *Moniezia diaphana* Zschokke, 1907; *Cittotaenia diaphana* (Zschokke, 1907) Douthitt, 1915; *Hepatotaenia diaphana* (Zschokke, 1917) Nybelin, 1917.

Хозяин: вомбат *Phascolomys ursinus* Sh.

Описание (по Чокке, 1907). Длина целой стробилы (установлена по фрагментам) должна составлять приблизительно 80—90 мм, наибольшая ширина 3,5—3,9 мм. Сколекс 1 мм в диаметре, несет четыре выступающие, направленные вперед присоски. Шейка отсутствует. Членики краспедотного типа, вытянуты в поперечном направлении. Ширина гермафродитных члеников приблизительно в 5 раз превосходит их длину, но при созревании они постепенно вытягиваются, принимая колоколообразную форму. Мускулатура стробилы сильно развита; продольные волокна с дорзальной и вентральной сторон образуют по 50—60 анастомозирующих пучков волокон. Экскреторная система представлена двумя парами латеральных сосудов, из которых более узкий дорзальный располагается кнаружи и несколько дорзально от вентрального. Обе пары стволов в задней части каждого членика соединены поперечным каналом.

Половой аппарат парный. В задней части боковых краев членика располагаются небольшие половые сосочки. В каждом членике имеется два совершенно обособленных набора мужских и женских половых органов. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Вагина открывается позади и несколько вентрально от бурсы цирруса. Впереди от каждого набора женских желез располагается группа в 16—20 семенников, ограниченная спереди краем членика, порально — экскреторными сосудами, сзади — развивающейся маткой. По средней линии обе группы не соприкасаются; они разделены свободным пространством, ширина которого равняется $^1/_4$ ширины членика. Семенники лежат в один слой и в передне-заднем направлении образуют от 3 до 5 рядов, в поперечном — от 7 до 9. От каждой группы семенников косо латерально и кзади отходит семяпровод, который перед вхождением в бурсу цирруса образует расширение, формирующее сомкнутые петли. Вытянутая мускулистая бурса цирруса содержит продолговатый семенной пузырек. Длина бурсы составляет 0,5—0,6 мм и равняется $^1/_7$—$^1/_8$ ширины членика. Своим дном она достигает линии экскреторных сосудов. Женские половые железы

располагаются кнутри от семеприемника. Вееровидный яичник слагается из 8—10 коротких долей. Своей выпуклой стороной он обращен к средней линии. Вентрально (? *A. C.*) и кнаружи от него лежит желточник. Между этими железами локализуется тельце Мелиса. Вагина тянется позади бурсы цирруса. После пересечения с экскреторными сосудами она образует довольно крупный семеприемник, при наполнении принимающий форму шара, диаметр которого составляет $^1/_8$ ширины сегмента. Семеприемник соприкасается с задней стенкой членика. Спирально извитой маточный проток вливается в матку. Последняя закладывается очень рано



169.

1 — *Progamotaenia bancrofti* (Johnston, 1912). Разрез гермафродитного членика (по Фурману, 1932); *2* — *Progamotaenia diaphana* Zschokke, 1907. Гермафродитный членик (по Чокке, 1907)

в виде тонкой поперечной трубки, которая впоследствии принимает мешковидную форму. Матка парная, залегает между семенниками и яичником. Даже при полном развитии две матки одного и того же членика не сливаются, но могут соприкасаться по средней линии. Латеральный конец матки достигает линии экскреторных сосудов, иногда может проникать между сосудами и доходить до края членика. Эмбриофора с утолщениями на полюсах. По Тейлер (Theiler, 1924), имеется грушевидный аппарат с короткими рожками.

Литература: Baer, 1927a; Douthitt, 1915; Nybelin, 1917; Theiler, 1924; Zschokke, 1907.

3. *Progamotaenia festiva* (Rudolphi, 1819) Baer, 1927

(рис. 170, 171)

Синонимы: *Taenia festiva* Rudolphi, 1819; *Moniezia festiva* (Rudolphi, 1819) Blanchard, 1891; *Hepatotaenia festiva* (Rudolphi, 1819) Nybelin, 1917; *Hepatotaenia fellicola* Nybelin, 1917; *Cittotaenia festiva* (Rudolphi, 1819) Theiler, 1924.

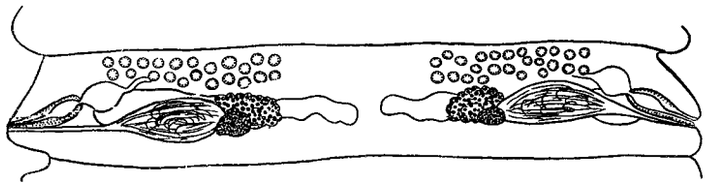
Хозяева: кенгуру — *Onychogale unguifera* Gould., *Macropus agilis* Gould., *M. derbyanus* Gray, *M. giganteus* Cimm., *M. robustus* Gould., *M.* sp.

Географическое распространение: Австралия.

Локализация: желчные ходы и желчный пузырь.

Историческая справка. Рудольфи (Rudolphi, 1819) из желчных ходов и желчного пузыря гигантского кенгуру *Macropus giganteus* описал половозрелую стадию цестоды, названную им *Taenia festiva*.

Коббольд (Kobbold, 1879) обнаружил ее у *Macropus derbyanus*, Бланшар (1891), устанавливая род *Moniezia*, включил сюда и *Taenia festiva* по наличию парного полового аппарата, а Нибелин (1917) избрал ее типичным видом своего рода *Hepatotaenia*. Тейлер (1924) до ознакомления с работой Нибелина именует эту цестоду как *Cittotaenia festiva*, а затем, получив сведения о роде *Hepatotaenia*, принимает название *Hepatotaenia festiva*. Бэр (1927) поместил *T. festiva* в род *Progamotaenia*, против чего возражает Фурман (1939).



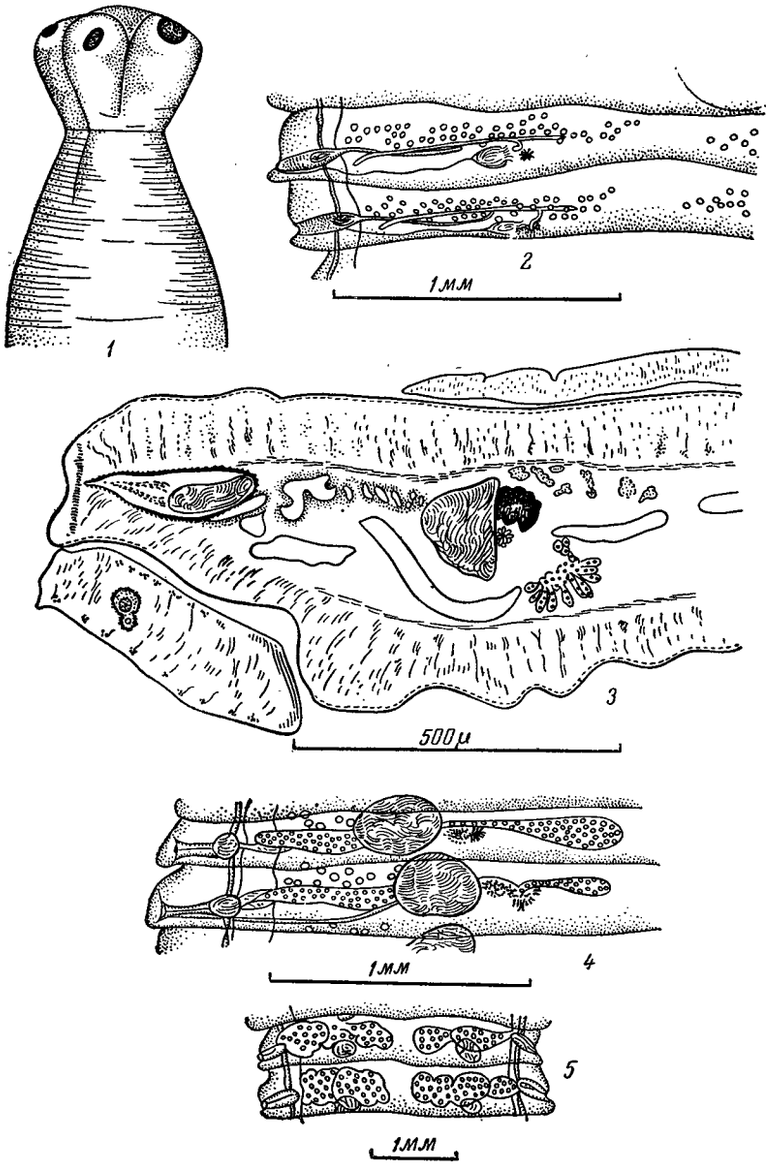
170. Progamotaenia festiva (Rud., 1819)

Гермафродитный членик (по Бэру 1927)

Описание (по Тейлеру, 1924, стр. 5—11, и Бэру, 1927а, стр. 98—99). Длина тела 75—200 мм, максимальная ширина 8 мм. Сколекс 0,64—0,70 мм в диаметре. Присоски 0,27 мм ширины, расположены на хорошо заметных вздутиях сколекса, разделенных продольными бороздками. Поперечно вытянутые краспедотные членики снабжены сильно развитым парусом с бахромчатым свободным краем. Продольная мускулатура стробилы образована многочисленными волокнами, в беспорядке разбросанными в толще кортикальной паренхимы.

Экскреторная система представлена двумя парами главных латеральных стволов, соединенных поперечными каналами. По данным Бэра, кроме пары главных (вентральных) сосудов имеется еще 2—3 пары добавочных продольных каналов, соединенных между собой многочисленными анастомозами.

Половые отверстия двусторонние, располагаются в задней части боковых краев членика. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Многочисленные семенники 0,07—0,08 мм в диаметре располагаются в передней части среднего поля в две обособленные латеральные группы, содержащие по 48—68 семенников в каждой. Они лежат впереди от женских половых желез и матки. По средней линии между двумя группами семенников имеется широкое свободное пространство. Семепровод образует крупный наружный семенной пузырек. Бурса цирруса 0,3—0,4 мм длины и 0,044—0,052 мм ширины, содержит внутренний семенной пузырек и вооруженный шипиками циррус. Она пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны. Женские половые железы залегают в боковых частях среднего поля у заднего края членика. Яичник лежит вентрально, а желточник — дорзально от яичника. Тельце Мелиса локализуется на поральной стороне яичника, впереди и вентрально от желточника (что вызывает сомнение.—*А. С.*). Вагина открывается вентрально и позади бурсы цирруса с обеих сторон стробилы. Она образует огромный семеприемник, диаметр которого может равняться длине членика. В развитых сегментах



171. Progamotaenia festiva (Rud., 1819)

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — левая половина гермафродитных члеников; *3* — поперечный разрез боковой части членика, *4* — левые половины созревающих члеников; *5* — зрелые членики (по Тейлеру, 1924)

вагина атрофируется. В зрелых члениках семеприемник отодвигается к задней стенке. Матка парная. Она вначале имеет вид поперечной трубки, которая, разрастаясь, медиальным концом достигает средней линии, а латеральным пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны. При наполнении яйцами концы каждой матки могут вздуваться. Обе матки данного членика между собой не сливаются. Яйца 0,037—0,050 мм, содержат грушевидный аппарат, бульбус которого 0,020—0,023 мм в диаметре.

Литература: Baer, 1927a; Blanchard, 1891; Bremser, 1824; Cobbold, 1879; Johnston, 1909; Nybelin, 1917; Rudolphi, 1819; Theiler, 1924.

4. *Progamotaenia lagorchestis* (Lewis, 1914) Nybelin, 1917

(рис. 172)

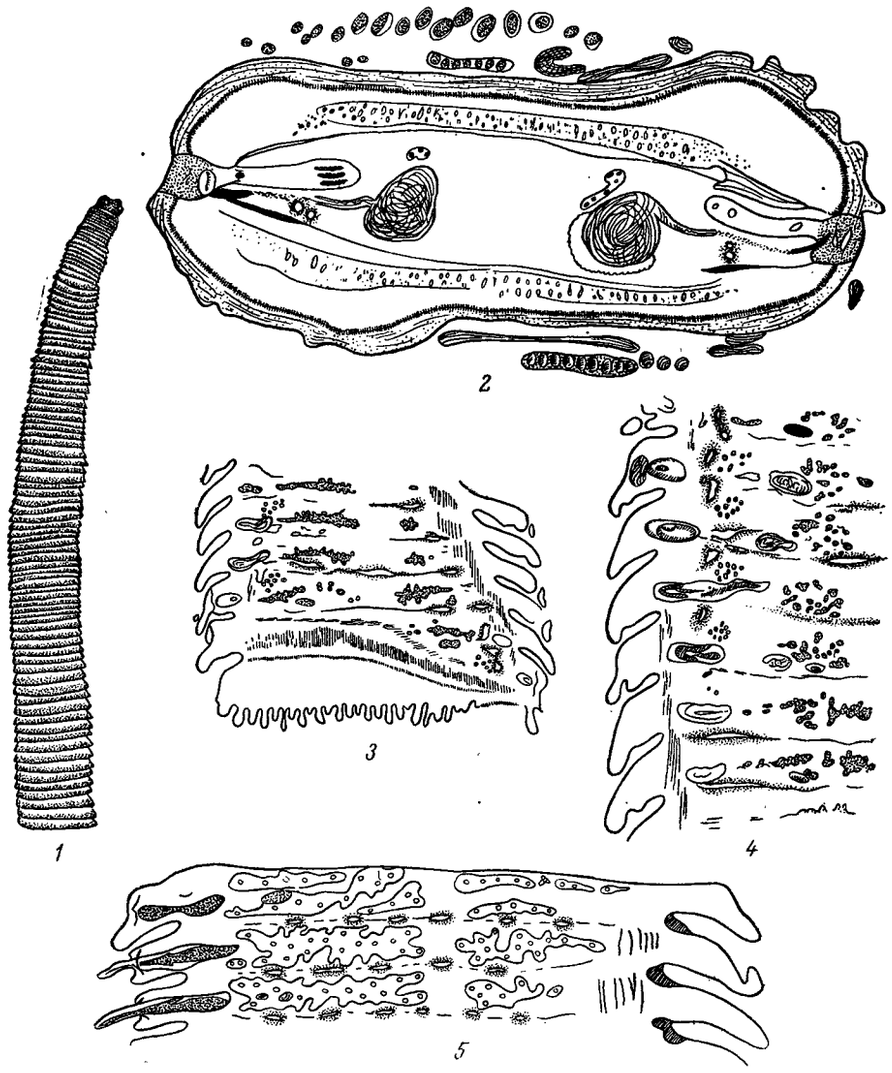
Синонимы: *Cittotaenia lagorchestis* Lewis, 1914.

Хозяин: кенгуру — *Lagorchestis conspicillatus* Gould.

Место обнаружения: острова Монте-Белло у берегов Австралии.

Описание (по Льюису, 1914, стр. 420—427). Длина от 40 до 60 мм; наибольшая ширина 40 мм. Шаровидный сколекс 0,75 мм в диаметре, несет четыре присоски 0,35 × 0,25 мм. Шейка отсутствует. Стробила содержит около 150 проглоттид, вытянутых в поперечном направлении, ширина которых превосходит длину в 3—6 раз. Задний край паруса бахромчатый. Паренхимная мускулатура хорошо развита. Экскреторная система представлена двумя парами латеральных стволов. Добавочных каналов не обнаружено. Вентральные сосуды в задней части каждого сегмента соединены поперечным каналом.

В каждом членике имеется два комплекта половых желез. Последние 12 сегментов часто бывают стерильными. Семенники образуют две обособленные группы, по 50 штук в каждой, расположенные впереди бурсы цирруса данной стороны, в пространстве между экскреторными сосудами и концом бурсы. Семепровод тянется над семеприемником. Перед вхождением в бурсу цирруса он образует семенной пузырек 0,1 мм ширины, с толстыми стенками. Сумка цирруса имеет вид узкого мешка 1,0 мм длины и 0,2 мм толщины. Стенка бурсы включает два мышечных слоя: внутренний кольцевой и наружный продольный. Внутри бурсы содержится довольно крупный веретеновидный семенной пузырек и вооруженный щетинками циррус, способный выставляться на расстояние до 1 мм. Половой атриум снабжен сфинктером. Первые зачатки семенников появляются в 19-м сегменте, достигают зрелости в 60-м. Женские половые железы появляются ранее мужских, в самом первом членике. Быстрее прочих органов оформляется семеприемник, который существует до момента отторжения члеников. Размер семеприемника 0,2 × 0,1 мм. Вагина сохраняет наружное отверстие только до 25-го членика, после чего облитерируется. Развитая вагина имеет толстую стенку, которая изнутри усажена щетинками. Парный яичник, состоящий из веерообразно расположенных булавовидных долек, достигает зрелости в 40-м членике. Он лежит дорзально от семеприемника и поральными долями налегает на него. Желточник помещается вентрально от яичника. Подобное же положение желточника имеет *P. diaphana*. От задней части яичника отходит овидукт. После слияния с протоком желточника он прободает тельце Мелиса и входит в матку. Матка парная. Она закладывается в 50-м сегменте



172. Progamotaenia lagorchestis (Lewis, 1914)

1 — общий вид; *2* — поперечный разрез членика через копулятивный аппарат и семеприемник; *3* — горизонтальный разрез члеников с развивающейся маткой; *4* — горизонтальный разрез гермафродитного участка стробилы; *5* — горизонтальный разрез зрелого участка стробилы (по Льюису, 1914)

дорзально от яичника и постепенно разрастается по направлению к средней линии, где обе матки данного членика могут соприкасаться. Порально концы маток не пересекают экскреторных сосудов. На поздних стадиях развития от поперечного ствола матки вперед и назад отходят слепые выросты. Яйца без грушевидного аппарата.

Литература: Baer, 1927; Lewis, 1914; Nybelin, 1917.

5. *Progamotaenia zschokkei* (Janicki, 1906) Nybelin, 1917

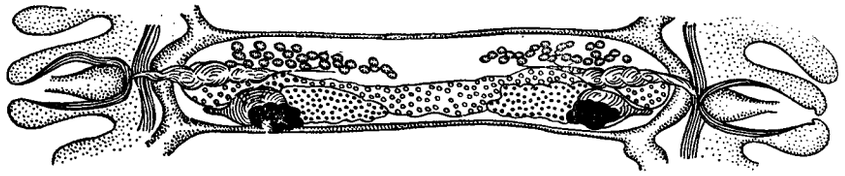
(рис. 173)

Синоним: *Cittotaenia zschokkei* Janicki, 1906.

Хозяин: кенгуру — *Macropus* sp.

Место обнаружения: Новая Гвинея.

Описание (по Яницкому, 1906, стр. 128—131; по Бэру, 1927а, стр. 99). Длина 120—160 мм, ширина 5—5,5 мм, толщина 1 мм. Округлый сколекс 0,8—1,02 мм, ясно отграничен от стробилы. Присоски разделены глубокими продольными бороздками. Членики стробилы сильно вытянуты в поперечном направлении, причем ширина превосходит длину в 6—9 раз и более. Задний край сегментов обладает парусом, имеющим правильную нежную бахромчатость. Продольная паренхимная мускулатура хорошо развита. Продольные волокна образуют несколько беспорядочных слоев и по соседству с поперечной мускулатурой собраны в мелкие пучки.



173. Progamotaenia zschokkei (Janicki, 1906)
Горизонтальный разрез гермафродитного членика (по Яницкому, 1906)

С каждой стороны стробилы тянется по три экскреторных сосуда: наружный, узкий — дорзальный, средний, наиболее широкий — вентральный и внутренний, с узким просветом — добавочный. Первые два в каждом членике образуют поперечные анастомозы. Внутренний добавочный ствол анастомозов не образует. Непосредственно кнаружи от дорзального сосуда тянется главный нервный ствол. Известковые тельца многочисленны.

Все половые органы парные. Половые отверстия открываются в средней трети бокового края члеников. Половые протоки с обеих сторон стробилы проходят дорзально от всех трех экскреторных сосудов и нерва и открываются в неглубокую половую клоаку. Многочисленные семенники образуют две разобщенные группы, расположенные в боковых участках среднего поля, впереди от женских половых желез и матки. Каждая группа содержит 30—40 семенников. Мускулистая продолговатая бурса цирруса 0,6 мм длины, достигает линии экскреторных сосудов. Циррус длинный вооруженный. Слегка извивающийся семепровод в развитых сегментах образует длинный широкий наружный семенной пузырек. Внутренний семенной пузырек имеется. Женские половые железы располагаются в боковых частях среднего поля, ближе к задней стенке членика. Многолопастный яичник первоначально занимает вентральное положение, позднее распространяется на всю толщину мозговой паренхимы. Желточник лежит позади и дорзально от яичника, ближе к дорзальной стенке членика. Характерна последовательность развития половых органов. В совершенно молодых члениках при первом появлении зачатков половых желез уже видна тонкостенная вагина, расположенная позади закладывающейся бурсы цирруса. В этих члениках вагина уже имеет объемистый, наполненный спермой семеприемник. В последующих сегментах, еще задолго до того, как начнет функционировать яичник, дистальный участок вагины атрофируется. Семеприемник сохраняется до конца стробилы, но просвет его за период половой деятельности членика постепенно уменьшается. Матка одиночная, появляется очень рано в виде сплошной поперечной трубки, с возрастом образует короткие дивертикулы, направленные вперед и назад, и занимает весь членик. Удлиненно-овальные яйца 0,027—0,029 мм в диаметре. Грушевидный аппарат отсутствует.

Литература: Baer, 1927a; Janicki, 1906; Nybelin, 1917; Skrjabin, 1915.

Род XVI. *Pseudanoplocephala* Baylis, 1927

Род *Pseudanoplocephala* содержит в своем составе всего один вид паразитов индийских свиней, но вызывает большой интерес, поскольку его единственный представитель может инвазировать домашних сельскохозяйственных животных. По своему анатомическому строению род *Pseudanoplocephala* сближается с родом *Anoplocephala*, но отличается отсутствием грушевидного аппарата и наличием только одной (?) пары продольных экскреторных сосудов.

Диагноз (по Бэйлису, 1927, с нашими дополнениями). *Anoplocephalinae* с ординарным половым аппаратом. Половые отверстия односторонни. Экскреторная система образована одной (?) парой продольных сосудов без поперечных анастомозов и боковых ответвлений. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторного сосуда и нерва. Вульва лежит вентрально от мужского отверстия. Наружный и внутренний семенные пузырьки хорошо выражены. Многочисленные семенники находятся по обе стороны от яичника. Женские половые железы располагаются по средней линии. Молодая матка в виде поперечной трубки, впоследствии образует многочисленные дивертикулы, которые могут проникать в кортикальную паренхиму, и становится мешковидной. Крупный семеприемник оттесняется маткой к передней стенке членика. Яйца без грушевидного аппарата (?).

Взрослые — у парнокопытных млекопитающих (сем. свиней *Suidae*).

Типичный вид: *Pseudanoplocephala crawfordi* Baylis, 1927.

1. *Pseudanoplocephala crawfordi* Baylis, 1927

(рис. 174, 175)

Хозяева: гривистая свинья — *Sus cristatus*, а также домашние свиньи Индии.

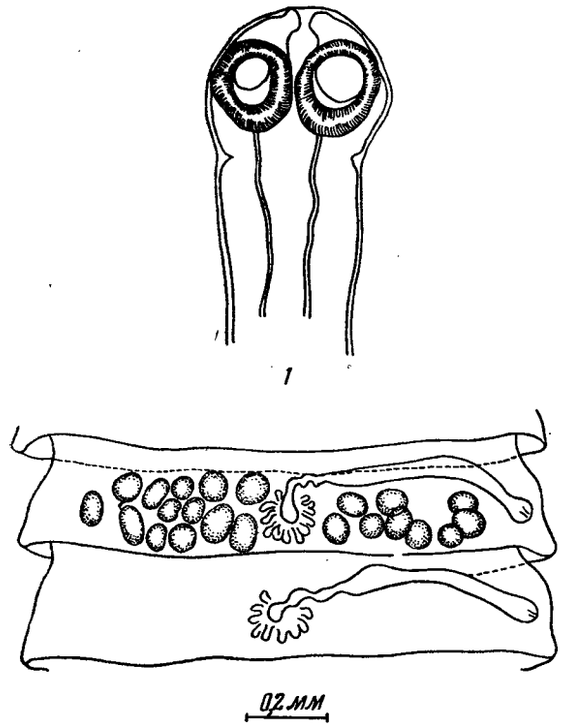
Географическое распространение: остров Цейлон, Индия.

Историческая справка. *P. crawfordi* является очень редким паразитом нежвачных парнокопытных сем. *Suidae*. Впервые неполный экземпляр этого вида был описан Бэйлисом (1927) от диких свиней острова Цейлон. Только через 11 лет Мюдальяр и Айер (Mudaliar et Iyer, 1938) опубликовали сообщение о нахождении шести экземпляров данного вида у домашних свиней Индии.

Описание (по Бэйлису, 1927, стр. 422—425, и Мюдальяру и Айеру, 1938, стр. 235—237). Длина от 210 до 310 мм, наибольшая ширина до 7 мм. Относительно маленький, 0,40—0,45 мм в диаметре, сколекс переходит в узкую шейку 0,35 мм ширины. Диаметр присосок 0,10—0,14 мм. Членики сильно вытянуты в поперечном направлении. Продольная

мускулатура стробилы очень сильно развита. Многочисленные продольные волокна собраны в нечетко разграниченные пучки, неотчетливо разделенные на два слоя. Экскреторная система представлена одной парой продольных сосудов крупного диаметра. Вторичных ответвлений и дорзальных сосудов не найдено.

Половые отверстия односторонни (вероятно, правосторонни). Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва, причем

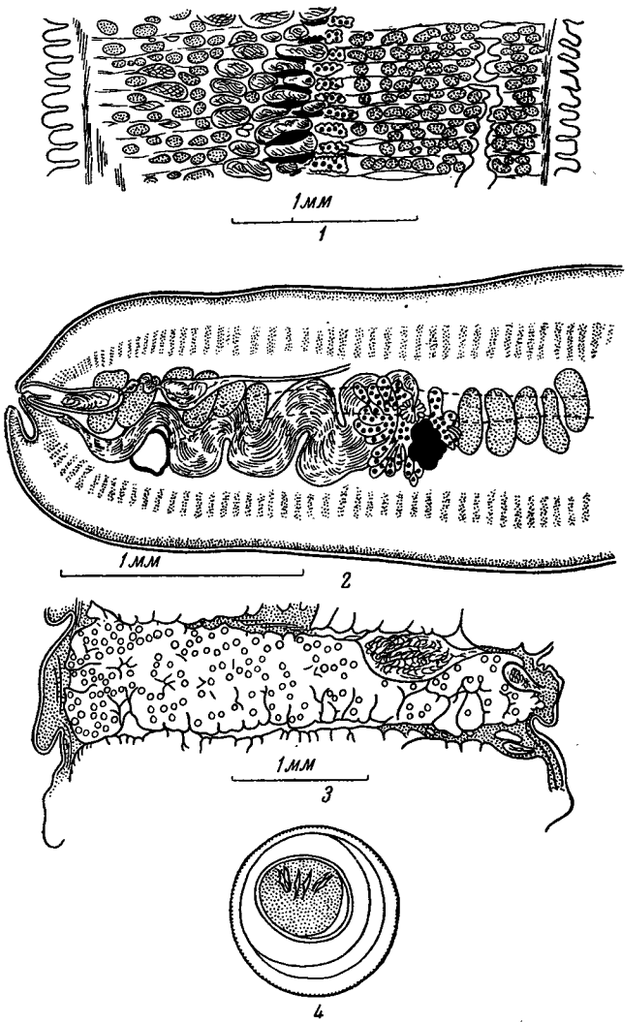


174. Pseudanoplocephala crawfordi Baylis, 1927

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Мюдальяру и Айеру, 1938)

вагина лежит вентрально от бурсы цирруса. В каждом членике содержится 25—27 семенников, расположенных в один слой справа и слева от женских половых желез. Они занимают все среднее поле членика, выходя в стороны за линии экскреторных сосудов на каждой стороне стробилы, причем 16—19 семенников лежат апорально и 7—10 порально от яичника. Семепровод тянется от средней линии почти прямолинейно. Порально от яичника он образует грушевидный или веретеновидный наружный семенной пузырек. Внутренний семенной пузырек имеется. Удлиненная бурса цирруса 0,55—0,60 мм длины и 0,07 мм толщины. Женские половые железы располагаются по средней линии. Яичник слагается из большого количества пальцевидных долек. К нему примыкает лопастный желточник и тельце Мелиса. Вскоре после отхождения от вульвы вагина начинает постепенно расширяться и превращаться в очень длинный семеприемник, который волнообразно извивающейся трубкой тянется от бурсы цирруса до тельца

Мелиса. Развитая матка представляет поперечный мешок с многочисленными дивертикулами, отходящими во всех направлениях. В зрелых члениках она не только выполняет всю медуллярную зону членика, но своими



175. Pseudanoplocephala crawfordi Baylis, 1927

1 — горизонтальный срез гермафродитного участка стробилы; *2* — поральная часть членика на поперечном срезе; *3* — зрелый членик; *4* — яйцо (по Бэйлису, 1927)

отростками проникает между пучками мускулатуры до субкутикулярного слоя. Яйца имеют сферическую наружную оболочку 0,097—0,110 мм в диаметре. Эмбриофора размером 0,055—0,060 × 0,045—0,055 мм. Грушевидный аппарат не обнаружен. Длина эмбриональных крючьев 0,025 мм.

Литература: Baylis, 1927; Mudaliar et Iyer, 1938.

Род XVII. *Schizorchis* Hansen, 1948

Историческая справка. Род *Schizorchis* установлен в 1948 г. для одного вида аноплоцефалин (*Sch. ochotonae* Hansen, 1948) североамериканской пищухи *Ochotona princeps*. В 1947 г. советским гельминтологом Е. В. Гвоздевым у *Ochotona alpina* Pall. Алтая найден второй вид этого рода — *Sch. altaica*, который по своим анатомо-морфологическим признакам весьма близок *Sch. ochotonae*. По характеру строения род *Schizorchis* весьма близок роду *Mosgovoyia* Spassky и отличается (если отбросить мелкие отличия видового значения) лишь парностью полового аппарата.

Автор рода *Schizorchis* предлагает следующий диагноз:

«Мелкие аноплоцефалины. Половые отверстия неправильно чередуются. Мужские и женские половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нервов. Поперечные выделительные сосуды ветвятся. Семенники многочисленны, расположены позади яичника и разделены яичником, скорлуповой железой и желточником на апоральную и поральную группы, которые очень редко соединяются двумя или тремя семенниками. Бурса цирруса удлиненная, простирается медиально от экскреторных сосудов. Циррус невооруженный. Вагина открывается вентрально от отверстия бурсы цирруса. Яичник располагается в передней части проглоттиды и обычно слегка порально. Матка вначале в виде поперечной трубки, затем формирует передние и задние карманообразные выросты, не полностью поделенные паренхиматозными септами. В зрелых члениках матка пересекает с дорзальной стороны экскреторные каналы. Яйца имеют хорошо развитый грушевидный аппарат. Взрослые обнаружены лишь у пищух» (стр. 756—757).

Типичный вид: *Schizorchis ochotonae* Hansen, 1948.

Изучение представителей рода *Schizorchis* от пищух Палеарктики вызывает необходимость внести в диагноз рода ряд изменений.

1. Размер тела *Schizorchis altaica* достигает 150 мм. Этот размер для цестод отряда цепней является средним или даже крупным. Поэтому первый пункт диагноза следует заменить выражением: «*Anoplocephalinae* средних размеров».

2. Циррус *Sch. altaica* покрыт мелкими шипиками, в связи с этим указание «Циррус невооруженный» следует исключить из диагноза.

3. В родовом диагнозе следует отразить форму члеников и стробилы и некоторые другие признаки.

Мы предлагаем следующую формулировку диагноза рода *Schizorchis* Hansen, 1948.

Anoplocephalinae средних размеров. Стробила сильно уплощена. Членики краспедотные, вытянуты в поперечном направлении. Поперечные каналы выделительной системы соединены продольными анастомозами.

Половой аппарат непарный, половые отверстия чередуются. Половые протоки следуют дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Семенники многочисленны, располагаются в пределах среднего поля, позади матки и вагины. Они обычно бывают разделены женскими половыми железами на две латеральные группы. Внутренний семенной пузырек имеется, наружный пузырек заменен серией петель и извилин семепровода. Женские половые железы залегают приблизительно по средней линии. Яичник и желточник состоят из многочисленных пальцевидных долек. Матка закладывается в виде поперечного тяжа клеток, расположенного ближе к передней стенке членика, впереди семенников и желточника. Затем она принимает вид поперечной трубки, у которой при созревании образуются

многочисленные тупые выросты — карманы. Яйца весьма многочисленны, обладают грушевидным аппаратом.

Взрослые в кишечнике грызунов Северного полушария (Палеарктика и Неоарктика).

Типичный вид: *Schizorchis ochotonae* Hansen, 1948.

Второй вид: *Sch. altaica* Gvosdev, 1951.

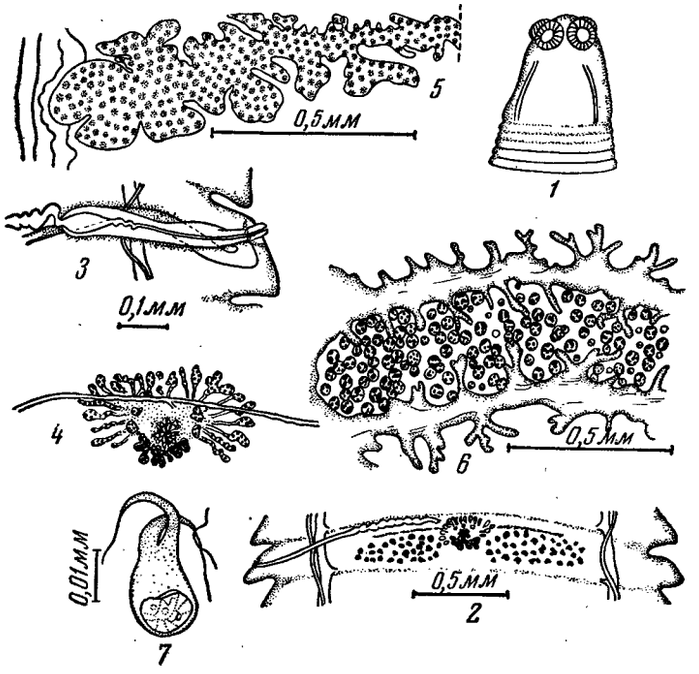
1. *Schizorchis ochotonae* Hansen, 1948

(рис. 176)

Хозяин: пищуха — *Ochotona princeps figginsi* (Allen).

Локализация: тонкий кишечник.

Экстенсивность инвазии — у 4 экземпляров из 27 вскрытых пищух.



176. Schizorchis ochotonae Hansen, 1948

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик; *3* — копулятивный аппарат; *4* — женские половые железы и матка на стадии поперечной трубки; *5* — матка на стадии образования карманов; *6* — зрелая матка; *7* — грушевидный аппарат (по Гэнзену, 1948)

Интенсивность инвазии — от 1 до 8 экземпляров.

Место обнаружения: Колорадо (Северная Америка).

Описание (по Гэнзену, 1948, стр. 754—756).

Зрелые экземпляры 25,0—30,5 мм длины и 1,53—2,79 мм ширины. Ширина сколекса 0,164—0,206 мм. Циркулярные присоски 0,041—0,082 мм в диаметре. Шейка короткая. Тело постепенно расширяется от сколекса до 10-й проглоттиды.

Имеется две пары латеральных сосудов выделительной системы, из которых дорзальные располагаются дорзально или слегка дорзо-латерально от более широких вентральных. Ширина вентральных каналов 0,039—0,045 мм, ширина дорзальных — 0,007—0,009 мм. Поперечные каналы, соединяющие вентральные боковые сосуды, имеют передние и задние ветви. Некоторые из этих ветвей соединяются с поперечным каналом смежного членика (как это имеет место у цестод рода *Mosgovoyia*).

Половые отверстия неправильно чередуются и располагаются в средней трети бокового края члеников. Зачатки семенников видны в районе 30-го сегмента. В каждом членике образуется 50—65 семенников. Они располагаются в среднем поле позади матки и яичника в две группы, разделенные женскими половыми железами. В поральной группе насчитывается 25—35 семенников, в апоральной 30—32 семенника. В латеральном направлении семенники не доходят до линии прохождения экскреторных сосудов. Диаметр семенников достигает 0,191 мм. Бурса цирруса 0,616 мм длины и 0,095 мм толщины, пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны. Внутренний семенной пузырек имеется; наружный заменен сильно извилистым и петлистым участком семепровода. Циррус не вооружен (факт отсутствия шипиков на циррусе у нас вызывает сомнение, так как у *Schizorchis altaica* шипики имеются, но очень плохо видны и легко опадают.—*А. С.*). Женские половые железы лежат по средней линии, слегка порально. Многолопастный полулунный яичник 0,4 мм ширины, залегает ближе к передней границе членика. Его зачаток становится заметным в районе 7-го сегмента. Железистая (копулятивная) часть вагины тянется вентрально от бурсы цирруса; у ее наружного конца она сначала отгибается каудально от бурсы цирруса, а затем вновь подходит сзади к дистальному концу бурсы и открывается в половую клоаку. В зрелых члениках виден семеприемник. Полулунный лопастный желточник располагается позади яичника. Между яичником и желточником залегает хорошо развитое тельце Мелиса, 0,041—0,054 мм в диаметре. Матка вначале трубчатая, затем образует в переднем и заднем направлениях карманообразные выросты, неполно разделенные в зрелых члениках паренхиматозными септами. Матка на стадии трубки тянется впереди тельца Мелиса и семенников. Лишь в зрелых члениках концы матки могут слегка налегать на экскреторные сосуды. Яйца 0,062—0,063 мм в диаметре, содержат хорошо развитый грушевидный аппарат. Диаметр онкосферы (без оболочек) 0,015 мм.

Литература: Гвоздев, 1951; Спасский и Рыжиков, 1951; Hansen, 1948.

2. *Schizorchis altaica* Gvosdev, 1951

(рис. 177)

Хозяин: алтайская пищуха — *Ochotona alpina* Pall.

Локализация: тонкий кишечник.

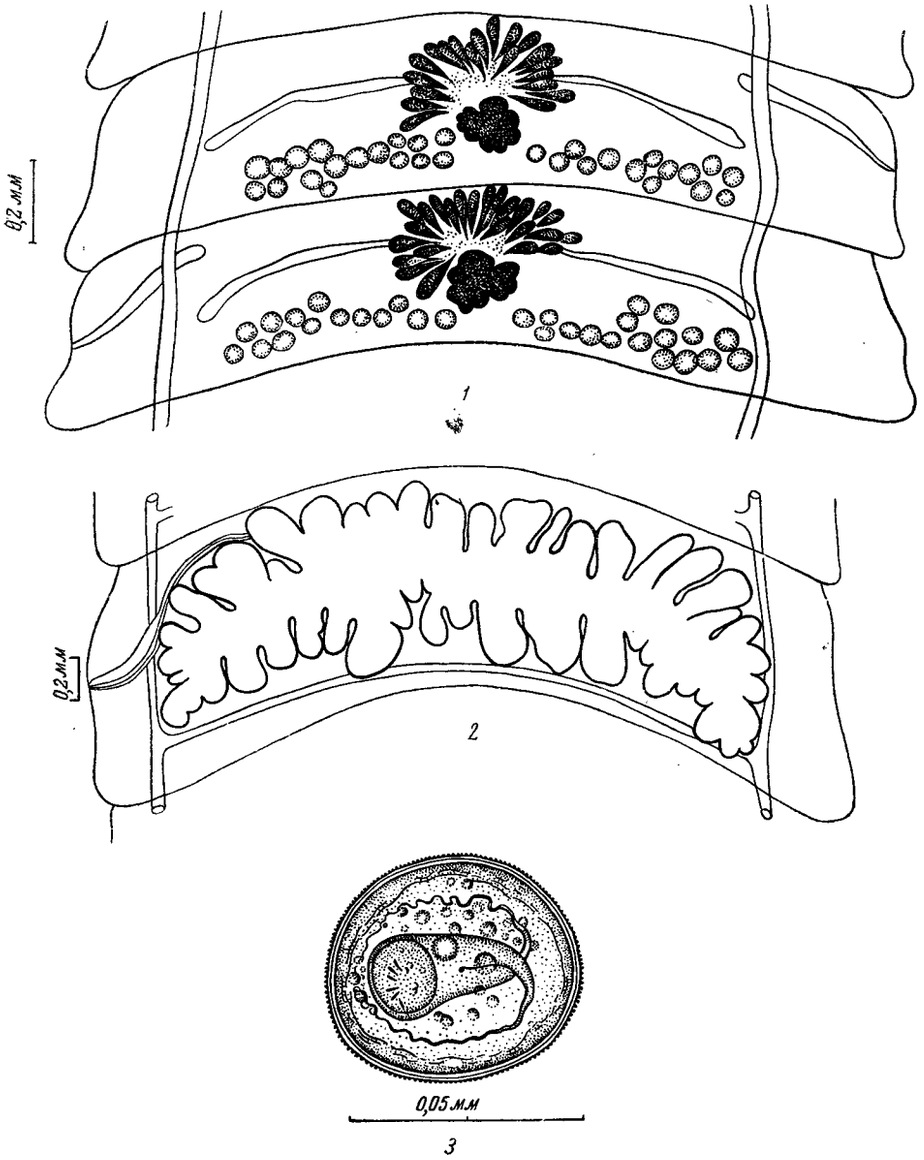
Географическое распространение: СССР — Алтай, район озера Байкал.

Экстенсивность инвазии: по данным Гвоздева, для пищух Алтая достигает 76,9%; по нашим данным, тот же вид пищухи в Прибайкалье в августе 1949 г. имел степень инвазии 66,6%.

Интенсивность инвазии: достигает 10 экземпляров.

Историческая справка. *Schizorchis altaica* описана Е. В. Гвоздевым от пищух Алтая.

Нами совместно с К. М. Рыжиковым эта цестода была отмечена у алтайской пищухи района Байкала. Сравнение натуральных объектов показало, что байкальские экземпляры несколько мельче алтайских, но ана-



177. Schizorchis altaica Gvosdev, 1951
1 — гермафродитный членик; *2* — зрелый членик (по Гвоздеву, 1951); *3* — зрелое яйцо (оригинал)

томическое строение их почти тождественно. Необходимо отметить, что данный вид цестод Палеарктики анатомически весьма близок *Sch. ochotonae*, установленному для пищух Колорадо.

Описание (по Спасскому и Рыжикову, 1951).

Длина тела развитых экземпляров, уже отторгавших зрелые членики, около 60—70 мм. Максимальная ширина тела 2,5—3 мм. Сколекс короткий, 0,130—0,150 мм в диаметре и всего лишь 0,06—0,07 мм в длину. Он снабжен четырьмя сферическими присосками размером 0,05 мм. Шейка короткая. Внутренняя сегментация становится заметной на расстоянии 0,15 мм от сколекса, внешняя — на расстоянии 0,3—0,4 мм. Вначале стробила расширяется очень интенсивно, затем более постепенно. Ширина члеников на всем протяжении стробилы в несколько раз превосходит их длину. Так, длина гермафродитных члеников составляет около 0,350 мм при ширине 2,3 мм. Размеры зрелых сегментов 0,7 × 2,5 мм. Сегменты трапецевидной формы, с резко выступающими задними углами. Парус короткий, длиною не более 0,15 мм у зрелых члеников. У всех изученных нами стробил членики были изогнуты в виде бумеранга, обращенного вогнутой стороной назад.

Продольная мускулатура паренхимы образует два концентрических слоя, состоящих из многочисленных пучков. Пучки внутреннего слоя разнокалиберны, неправильных очертаний, наиболее крупные из них в развитых сегментах достигают 0,03—0,04 мм в диаметре. Пучки наружного слоя овального сечения, сжаты с боков и приблизительно одинакового (в среднем поле) размера. Они многочисленнее, но по своим размерам несколько уступают наиболее крупным пучкам внутреннего слоя. Экскреторная система представлена двумя латеральными сосудами, имеющими неясные изменчивые очертания и боковые ветви. Дорзальные сосуды не обнаружены.

Половой атриум слабо выражен. Он имеет вид небольшого углубления, расположенного в средней трети бокового края члеников на половом бугорке. Семенников 40—50. Они располагаются узкой полосой в две группы по сторонам от желточника, позади матки и вагины. Как и у алтайских экземпляров, апоральная группа семенников более многочисленна. Размер развитых семенников составляет 0,08—0,10 мм. До впадения в бурсу цирруса семепровод образует многочисленные, наполненные спермой, тесно расположенные петли и извилины. Железистая оболочка смежных петель тесно смыкается, благодаря чему клубок извилин принимает вид сплошного продолговатого тела длиною около 0,7 мм, расположенного вдоль передней стенки членика в поральной половине среднего поля. Внутри бурсы семепровод образует крупный сигарообразный семенной пузырек, заполняющий всю поральную половину бурсы. Бурса цирруса в виде узкого длинного тонкостенного рукава. Она достигает 0,50 мм длины при диаметре 0,06 мм. Циррус густо покрыт мельчайшими шипиками длиною 0,002—0,003 мм, которые легко опадают. Женские половые железы залегают по средней линии. Вееровидный многолопастный яичник имеет симметричную форму. Ширина яичника 0,65 мм. Позади яичника, ближе к дорзальной стенке тела, находится компактный почковидный желточник, состоящий из коротких толстых долек, направленных вздутыми концами к периферии органа, за исключением передней вогнутой стороны, где залегает крупное тельце Мелиса. Ширина желточника 0,15—0,29 мм. Матка закладывается в виде длинного, тонкого тяжа эмбриональных клеток, который тянется поперек среднего поля членика, впереди от семенников и коллектора яичника. На стадии сплошного поперечного тяжа матка существует сравнительно долго (на протяжении 12—15 члеников) и затем превращается в неразветвленную, почти прямую трубку. Просвет трубки постепенно расширяется. С поступлением в полость матки яиц, ее стенки образуют многочисленные широкие, тупые

карманы, которые обычно не имеют древовидных ответвлений. Число карманов на передней поверхности матки составляет в среднем 20—30. В зрелых члениках карманы сильно разрастаются, и матка принимает мешковидные очертания. Зрелые яйца весьма многочисленны. Они имеют овальную форму и содержат грушевидный аппарат с двумя длинными нитевидно утончающимися рожками. Наружная оболочка яйца покрыта мелкими бугорками или шипиками. Диаметр яиц 0,047—0,060 мм. Диаметр бульбуса грушевидного аппарата 0,020—0,023 мм, длина эмбриональных крючьев 0,007—0,008 мм.

Литература: Гвоздев, 1951; Спасский и Рыжиков, 1951.

Род XVIII. *Triplotaenia* Boas, 1902

Историческая справка. Род *Triplotaenia* установил Боас (Boas, 1902) для цестод австралийских кенгуру, с типичным видом *Triplotaenia mirabilis*. Тело этого паразита состоит из нормально развитого сколекса, от которого в обе стороны отходит парная стробила своеобразного строения. Позади сколекса в направлении его продольной оси располагается короткая третья ветвь. В строении полового аппарата характерно также малое количество семенников — по одному в каждом наборе мужских половых органов. Яницкий (Janicki, 1906), вновь изучивший оригинальный материал Боаса, описывает дополнительно некоторые детали анатомии червя. Льюис (Lewis, 1914) под именем *Cittotaenia villosa* описал цестоду сумчатых с двойным половым аппаратом, у которой в каждой половине любого членика располагается по одному семеннику и по одному набору женских желез. Поэтому Бэр (1927а) *Triplotaenia mirabilis* в видовом отношении считает идентичной *Cittotaenia villosa*. Маркевич (1943), придавая большое значение тератологическому фактору в эволюции паразитов, указывает, что Шимкевич и Фурман отстаивают видовую самостоятельность *Triplotaenia mirabilis* и рассматривают признак расщепления стробилы в качестве уродства, ставшего нормой. Повторных находок *T. mirabilis*, равно как и *Cittotaenia villosa*, не было, и решить, какая из двух гипотез более верная, в настоящее время не представляется возможным. Так как Боас обнаружил пять экземпляров червей с одинаково расщепленной стробилой, можно полагать, что расщепление стробилы у *T. mirabilis* не является случайным уродством. Пока отсутствуют экспериментальные доказательства идентичности (или самостоятельности) этих видов, мы предпочитаем рассматривать обе формы изолированно в составе рода *Triplotaenia*.

Диагноз рода *Triplotaenia* (по Бэру, 1927а, стр. 120—121, с изменениями). *Anoplocephalinae* средних размеров. Половой аппарат парный. Половые отверстия двойные. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов. В каждом членике имеется два семенника, по одному возле каждого набора женских половых желез, расположенных в боковых участках среднего поля. Матка в виде поперечной трубки, пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны. В развитом состоянии она принимает вид лопастного мешка. Яйца снабжены хорошо развитым грушевидным аппаратом.

Взрослые — у сумчатых.

Типичный вид: *Triplotaenia mirabilis* Boas, 1902, известные экземпляры которого имеют стробилу, расщепленную по всей длине на две симметричные половины.

1. *Triplotaenia mirabilis* Boas, 1902

(рис. 178)

Хозяева: кенгуру — *Petrogale penicillata* Gray.

Географическое распространение: Австралия.

Описание (по литературным данным). Тело гельминта слагается из крупного сколекса, от задней части которого отходят в стороны две стробилы, не проявляющих отчетливой внешней сегментации. Каждая стробила на внешнем крае имеет многочисленные последовательно расположенные половые отверстия. Параллельно латеральному краю тянется продольный экскреторный сосуд; кнутри от него, последовательно повторяясь, располагаются женские половые железы и крупные семенники. Число семенников соответствует числу комплектов женских половых желез и, вероятно, может служить показателем числа сегментов, составляющих данный отрезок стробилы. Компактный желточник располагается внутри от яичника. Яйца снабжены грушевидным аппаратом.

Литература: Маркевич, 1943; Павловский, 1937; Скрябин, 1940; Baer, 1927a; Boas, 1902; Fuhrmann, 1932; Janicki, 1906.

2. *Triplotaenia villosa* (Lewis, 1914) n. comb.

(рис. 179)

Синоним: *Cittotaenia villosa* Lewis, 1914.

Хозяин: кенгуру — *Lagorchestis conspicillatus*.

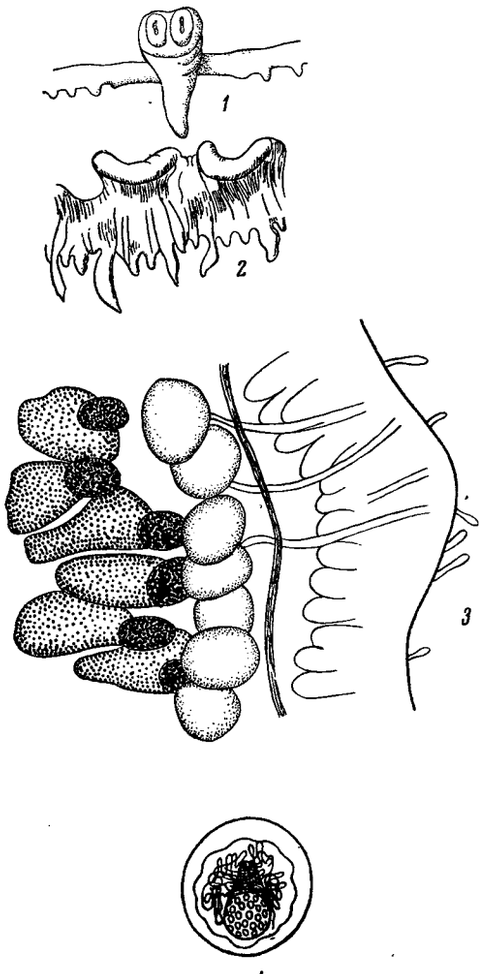
Место обнаружения: острова Монте Белло у берегов Австралии.

Описание (по Льюису, 1914, стр. 427—430). Длина 40—80 мм, наибольшая ширина 6 мм. Широкая плоская стробила слагается из 120—200 члеников. Крупный сколекс квадратного сечения, резко отграничен от стробилы. Мощные присоски размером 4 × 4 мм располагаются попарно на вентральной и дорзальной сторонах сколекса. Членики краспедотного типа, сильно вытянуты в поперечном направлении. Ширина развитых сегментов в 8 раз превосходит их длину. Задний край паруса бахромчатый. У молодых сегментов бахромки имеют вид зубчиков, покрывающих до половины позади лежащий членик. У более зрелых они вытягиваются, превращаясь в тонкие нитевидные отростки, перекрывающие 2—3 позади лежащих сегмента. В материале Льюиса имелось несколько полностью стерильных стробил, которые по внешним признакам и по размерам не отличались от нормальных. В сексуальных стробилах начальные концевые отделы обычно содержат стерильные сегменты.

Субкутикулярная мускулатура хорошо развита. Имеется продольный и поперечный слой мышечных волокон. Паренхимная мускулатура типа *Ctenotaenia variabilis* (Stiles, 1895).

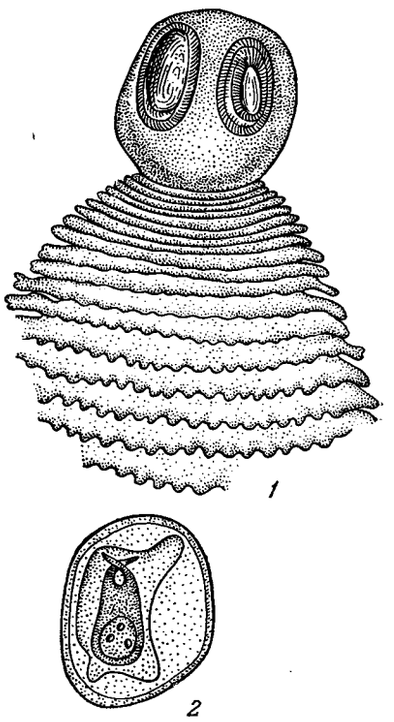
Экскреторная система имеет два продольных сосуда с каждой стороны стробилы, из которых вентральный много шире дорзального. Главный нервный ствол, в сравнении с экскреторными сосудами, располагается ближе к дорзальной стенке. Половые отверстия локализуются в передней трети латерального края проглоттид. В передней части среднего поля с каждой стороны имеется по одному семеннику, расположенному кнутри от семеприемника. От семенника в медиальном направлении отходит семепровод, который отгибается дорзально и затем следует в латеральном направлении к бурсе цирруса, образуя удлиненный наружный семенной

пузырек. Узкая, длинная бурса цирруса 1,4 мм длины, имеет толстую мускулистую стенку. Парный вееровидный яичник лежит латерально от средней линии. Кнутри от него располагается небольшой бобовидный желточник. Вагина в дистальной части имеет вид толстостенной трубки.



178. Triplotaenia mirabilis Boas, 1902

1 — сколекс с отходящими от него стробилами; *2* — участок расщепленной ленты (внешний вид) (по Фурману, 1932); *3* — половая система гермафродитного участка расщепленной ленты; *4* — яйцо (по Яницкому, 1906)



179. Triplotaenia villosa (Lewis, 1914) n. comb.

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — яйцо (по Льюису, 1914)

Имеется крупный семеприемник. Матка парная, в виде поперечной трубки, образующей дивертикулы в переднем и заднем направлениях. Она располагается над женскими половыми железами и пересекает поральные экскреторные сосуды с дорзальной стороны. Яйца снабжены хорошо развитым грушевидным аппаратом, имеющим нитевидно утончающиеся перекрещивающиеся рожки.

Литература: Baer, 1927a; Lewis, 1914.

Род IX. *Triuterina* Fuhrmann, 1921

Этот род установлен Фурманом (1921) для *Taenia anoplocephaloides* Fuhrmann, 1902, которая была описана всего по одному экземпляру без сколекса. Поэтому его систематическое положение не может быть установлено со всей определенностью. Бэр (1927а) причисляет род *Triulerina* к подсем. *Anoplocephalinae*, среди представителей которого он отличается трехлопастным строением матки.

Диагноз (по Бэру, 1927а, стр. 123). *Anoplocephalinae* средних размеров. Мускулатура хорошо развита. Половой аппарат непарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. Семенники очень многочисленны, распределены по всей паренхиме. Они более многочисленны в антипоральной половине сегмента. Женские половые железы располагаются в поральной половине членика. Матка имеет три доли: одну переднюю медиальную и две заднелатеральные. Яйца без грушевидного аппарата. Взрослые — у птиц.

Типичный и единственный вид: *Triuterina anoplocephaloides* (Fuhrmann, 1902).

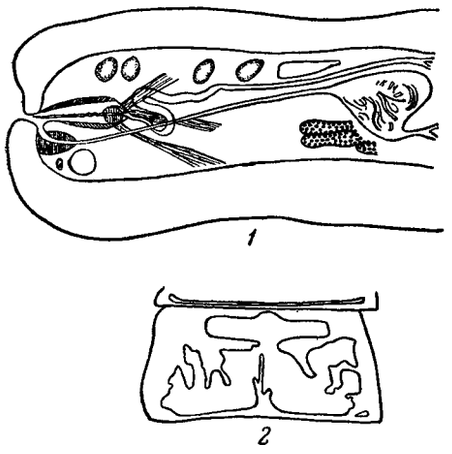
1. *Triuterina anoplocephaloides* (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1921

(рис. 180)

Синоним: *Taenia anoplocephaloides* Fuhrmann, 1902.

Хозяин: серый попугай — *Psittacus erythacus* L.

Место обнаружения: экваториальная Африка.



180. Triuterina anoplocephaloides Furmann, 1902

1 — поперечный срез поральной части гермафродитного членика; *2* — зрелый членик с маткой (по Фурману, 1932)

Описание (по Бэру 1927а, стр. 123—124). Изученный фрагмент стробилы имел 120 мм в длину и 3—4 мм в ширину. Последние сегменты более вытянуты в длину, чем в ширину. Мускулатура стробилы очень хорошо развита и занимает почти всю кортикальную паренхиму. Продольная мускулатура представлена большим числом мелких пучков, расположенных без определенного порядка. Поперечная и дорзовентральная мускулатура очень мощная. Экскреторная система образована четырьмя продольными стволами, из которых вентральные соединяются в задней части каждого сегмента поперечным каналом.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются на дне неглубокой половой клоаки. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. В каждом членике имеется около 160 семенников, которые занимают всю медуллярную паренхиму, концентрируясь преимущественно в апоральной половине сегмента. На поперечном разрезе семенники овальные. Их размеры составляют 0,120 × 0,080 мм. Семевыносящие канальцы до слияния в один широкий, слегка извивающийся семепровод образуют сложную сеть. Бурса цирруса очень мускулистая. Она достигает 0,26 мм длины и заходит за линию экскреторных сосудов поральной стороны. Крупный, но короткий циррус в области перехода в семепровод имеет мышечный сфинктер. Бурса цирруса снабжена тремя мышцами-ретракторами, два из которых теряются в поперечной мускулатуре вентральной и дорзальной стенок, а третий — в медуллярной паренхиме. Женские половые железы лежат в поральной половине членика. Резко лопастный яичник имеет 1 м в ширину, в то время как лежащий позади него желточник имеет 0,04 мм ширины. Вагина открывается в клоаку позади и вентрально от бурсы цирруса. Возле ее наружного отверстия находится крупный сфинктер. У проксимального конца она имеет довольно крупный семеприемник и второй, уже более слабый сфинктер. Матка слагается из трех частей. Кпереди от яичника по средней линии располагается поперечный мешок, соединяющийся каналами с двумя задними поперечными мешками, залегающими каждый в своей половине членика. Увеличиваясь при наполнении яйцами, эти три мешка между собою не сливаются, давая в зрелых члениках особо характерную картину. Овальные, деформированные при фиксации яйца снабжены тремя оболочками. Они имеют 0,050 мм в длину и 0,018—0,025 мм в ширину. Онкосфера 0,028 мм. Грушевидный аппарат отсутствует.

Литература: Baer, 1927a; Fuhrmann, 1902, 1932.

Виды, недостаточно описанные

1. *Cittotaenia dratchynskii* Romanowitsch, 1915

Синоним: *Creterogonoporus dratchynskii* Romanowitsch, 1915.

Хозяин: северный олень — *Rangifer tarandus* L.

Локализация: тонкие кишки.

Место обнаружения: Западная Сибирь, арктическая зона (район г. Салехард).

Интенсивность инвазии: в кишечнике одной самки обнаружено около 30 экземпляров цестод.

Находка Романовича весьма интересна, поскольку северный олень, обладая своеобразной гельминтофауной, сильно страдает от цестодозов, поражающих других домашних парнокопытных. К сожалению, автор вида дал весьма недостаточное описание, которое не дает оснований для точного определения паразита.

На территории СССР до сего времени представители рода *Cittotaenia* ни у домашних, ни у диких парнокопытных встречены не были. Не исключена возможность, что *C. dratchynskii* идентична *Mosgovoyia pectinata*, которая была обнаружена в том же районе у зайца-беляка и описана под именем *Cittotaenia pectinata septentrionalis* Romanowitsch, 1915.

Описание (по Романовичу, 1915, стр. 451—453). Черви желтоватой окраски, от 30 до 130 мм длины и 10—12 мм ширины. Толщина стробилы 1,0—1,5 мм. Сколекс 0,54—0,60 мм ширины. Слегка эллиптические присоски не выступают над сколексом. Сколекс расширяется кзади и сразу переходит в стробилу ланцетовидной формы. Все членики сильно вытянуты в поперечном направлении, с расширенным задним краем, снабженным парусом, который налегает на позади лежащий членик. Края стробилы зубчатые. Зрелые сегменты 1 мм длины и 7—12 мм ширины. Последние сегменты стробилы могут быть стерильными.

Половые органы двойные. Половые отверстия находятся в передней половине края членика, на дне небольшого углубления. Многочисленные семенники располагаются в среднем поле в 1—3 ряда. Матка простая, поперечная, простирается от одного продольного экскреторного сосуда до другого. При наполнении яйцами образует многочисленные карманы. Яйца 0,060—0,065 мм в диаметре. Эмбриофора образует хорошо развитый грушевидный аппарат с длинными перекрещивающимися рожками. Ширина бульбуса грушевидного аппарата 0,013—0,014 мм.

Прочие детали анатомического строения не описаны.

Литература: Romanovitsch, 1915.

2. *Cittotaenia* (s. lato)? *arvicola* (Fuhrmann, 1897) Meggitt, 1927

Хозяин: птицы из отряда куриных (*Galliformes*) «джунглевая курица Сометта» («Sommett's jungle fowl»).

Место обнаружения: Рангун (Индия).

Неполовозрелая цестода 14 мм длины и 3 мм ширины была кратко описана Меггитом (1927) и причислена к виду *Cittotaenia avicola* Fuhrmann, 1927, причем видовое имя ошибочно заменено на «*arvicola*». Мы считаем, что экземпляры Меггита и Фурмана принадлежат двум разным видам цестод, которые описаны недостаточно полно.

Описание (по Меггит, 1927, стр. 141). Половые отверстия парные, располагаются в середине бокового края членика. Вульва находится позади мужского отверстия. Около 100 семенников располагаются широкой полосой позади женских половых желез и выходят в стороны за линии экскреторных сосудов. В пространстве между яичниками семенники распределяются в шесть рядов. Бурса цирруса 0,31—0,056 и 0,04—0,06 мм, пересекает экскреторные сосуды. Она содержит маленький семенной пузырек. Яичник почти касается экскреторных сосудов соответствующей стороны. Желточник находится позади и несколько порально от середины яичника.

Литература: Fuhrmann, 1897; Meggitt, 1927.

3. *Cittotaenia* (s. lato) sp. Douthitt, 1915

Хозяин: гофер — *Geomys bursarius* Schaw.

Место обнаружения: Миннезота (США).

Литература: Douthitt, 1915.

Описание отсутствует.

Виды без описаний (nomina nuda)

1. *Taenia laticephala* Leidy, 1855, от *Erethizon dorsatum* L. (по Бэру, 1927а, стр. 188). Описания нет; оригинальный материал разрушен.

2. *Anoplocephala minima* Mello, 1912, от *Phasianus dom.* Италия. Сколько-нибудь удовлетворительного описания вида литература не содержит.

3. *Bertia meridonalis* Cholodkowsky, 1912, от *Himantopus himantopus*. Бэр (1927а, стр. 189) предполагает, что это *Acoleus* sp.

4. *Cittotaenia tachiglossi* Johnston, 1911, от *Echidna aculata* Shaw. Австралии. Вероятно, это *Progamotaenia*.

5. *Taenia dipi* Parona, 1900, от *Jaculus jaculus* L. Бэр (1927, стр. 188) предполагает, что это *Raillietina*.

ПОДСЕМЕЙСТВО II. *MONIEZIINAE* SPASSKY, 1951

Диагноз: *Anoplocephalidae*, у которых матка закладывается в виде сложной сети клеточных тяжей, которые развиваются в систему анастомозирующих каналов. В финальной стадии развития при заполнении яйцами матка может приобретать вид лопастного мешка.

Паразиты растительноядных млекопитающих, преимущественно грызунов и копытных.

Промежуточные хозяева — почвенные клещи надсем. *Oribatoidea*.

Типичный род: *Moniezia* R. Blanchard, 1891.

Кроме того, к данной группе мы относим еще шесть родов: *Andrya*, *Aprostatandrya*, *Cittotaenia*, *Diandrya*, *Fuhrmannella* и *Monoecocestus*, причем для рода *Cittotaenia*, который после предпринятой нами ревизии включает лишь один вид цепней (*C. denticulata*) с сетчатой маткой, принадлежность к подсем. *Monieziinae* не может считаться окончательно установленной.

Определительная таблица родов и подродов подсем. *Monieziinae*

1 (12). Половой аппарат парный.
2 (3). Обособленная простатическая железа с самостоятельным протоком имеется. Паразит сурков Северной Америки
род *Diandrya* Darrah, 1930 . . . . . стр. 420
3 (2). Обособленная простатическая железа отсутствует.
4 (5). Матка состоит из серии дугообразных трубок, расположенных в вертикальной плоскости и соединенных многочисленными анастомозами. По общему виду матка напоминает каркас тоннеля, внутри которого залегают парные половые железы. Паразиты грызунов Южной Африки
род *Fuhrmannella* Baer, 1925 . . . . . стр. 423
5 (4). Молодая матка сетчатая имеет иное строение.
6 (7). Петли матки немногочисленны, межпроглоттидные железы отсутствуют. Паразиты заячьих (Leporidae)
род *Cittotaenia* Riehm., 1881 . . . . . стр. 413
7 (6). Молодая матка имеет вид очень сложной сети. Паразиты парнокопытных
род *Moniezia* Blanchard, 1891 . . . . . стр. 372
8 (11). Межпроглоттидные железы имеются.
9 (10). Межпроглоттидные железы сгруппированы в розетки (в ряде случаев отсутствуют)[1]
Подрод *Moniezia* (Blanchard, 1891) Skrjabin et Schulz, 1937 . . . . . стр. 376
10 (9). Межпроглоттидные железы линейного типа (иногда отсутствуют)[1]
Подрод *Branchariezia* Skrjabin et Schulz, 1937 . . . . . стр. 382
11 (8). Межпроглоттидные железы отсутствуют[1]
Подрод *Baeriezia* Skrjabin et Schulz, 1937 . . . . . стр. 387
12 (1). Половой аппарат непарный.
13 (14). Обособленная простатическая железа, снабженная самостоятельным протоком, имеется. Паразиты грызунов
род *Andrya* Railliet, 1893 . . . . . стр. 392
14 (13). Обособленная простатическая железа отсутствует.
15 (18). Вульва помещается позади отверстия бурсы цирруса. Паразиты грызунов
род *Aprostatandrya* (Kirschenblatt, 1938) gen. nov. . . . . стр. 400
16 (17). Семенники располагаются позади женских половых желез и позади вагины, а также апорально от яичника
подрод *Aprostatandrya* (Sudarikovina) subg. nov. . . . . стр. 410
17 (16). Семенники располагаются впереди или впереди и апорально от женских половых желез. Позади вагины семенники отсутствуют.
подрод *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) Kirschenblatt, 1938 . . . . стр. 401
18 (15). Вульва располагается впереди отверстия сумки цирруса. Паразиты грызунов и нежвачных парнокопытных
род *Monoecocestus* Beddard, 1914 . . . . . стр. 425

[1] В случае отсутствия на препарате межпроглоттидных желез необходимо сверяться с описанием видов.

Род I. *Moniezia* R. Blanchard, 1891

Ревизия рода *Moniezia*

Род *Moniezia* установил Р. Бланшар (1891) и поместил сюда всех известных ему цестод травоядных с парным половым аппаратом. В пределах рода оказалось 12 видов, среди которых имелось 7 видов цестод жвачных:

1. *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810)
2. *M. alba* (Perroncito, 1878).
3. *M. benedeni* (Moniez, 1879).
4. *M. neumenni* (Moniez, 1891).
5. *M. nullicollis* (Moniez, 1891).
6. *M. denticulata* (Rudolphi, 1810).
7. *M. ovilla* (Rivolta, 1878).

Из них правомочными видами в составе рода *Moniezia* мы считаем лишь *M. expansa* и *M. benedeni*. Прочие виды списаны в синонимы.

1) *M. alba* (Perroncito) в 1927 г. Бэр списал в синонимы *M. denticulata*, но Тейлор (Taylor, 1928) считает ее синонимом *M. benedeni*. Тэйлор пересмотрел оригинальные препараты Перрончито, а также образцы *M. alba* из коллекции Стайлса и Гэссэла и обнаружил межпроглоттидные железы линейного типа. На этом основании он поместил *M. alba* в синонимы *M. benedeni*.

Экземпляры мониезий, лишенные межпроглоттидных желез, довольно часто встречаются в кишечнике овец, коз и других жвачных различных стран и причисляются гельминтологами или к *M. alba*, или к *M. denticulata* — по собственному усмотрению, поскольку описания этих видов, имеющиеся в литературе, совершенно тождественны и весьма неполны (см. табл. 9). По данным Тэйлора (1928), у 15 экземпляров *M. expansa*

Таблица 9

Сравнительная таблица измерений *Moniezia alba* и *M. denticulata*

	M. alba Perroncito, 1878, по Скрябину и Шульцу, 1937	*M. denticulata* (Rudolphi, 1810) по Бэру 1927а
Длина тела	60,0—250 см	40,0—250 см
Ширина	10—14 мм	13—25 мм
Диаметр сколекса	1,15—1,40 мм	0,80—1,50 мм
Межпроглоттидные железы	отсутствуют	отсутствуют
Семенники	многочисленны, занимают одно сплошное поле	около 300, занимают одно сплошное поле
Размер яиц	0,060—0,088 мм	0,060—0,088 мм
Диаметр бульбуса грушевидного аппарата	0,020—0,024 мм	—

Примечание. Описание прочих систем и органов отсутствует в том или другом диагнозе.

среднее число межпроглоттидных желез в каждом сегменте варьировало в пределах от 0 до 64 (0, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 14, 16, 20, 40, 45, 54, 58, 60, 64). Иными словами, из пятнадцати один экземпляр совершенно не имел межпроглоттидных желез. По принятой ранее системе он обязательно должен быть причислен или к *M. alba*, или к *M. denticulata*. У другого

экземпляра *M. expansa* на одну часть стробилы в 777 члеников приходилось 363 группы желез, а в последующих 1600 сегментах их встретилось всего несколько штук. Такие участки стробилы, бедные межпроглоттидными железами, также являются источниками ошибок в определении. Сходные показатели изменчивости получил Тэйлор и для *M. benedeni*. Кроме того, у *M. benedeni* межпроглоттидные железы зачастую бывают трудно различимы. Такие экземпляры *M. benedeni* со слабо выраженными межпроглоттидными железами обычно определялись или как *M. alba*, или как *M. denticulata*. Подобную ошибку допустили, в частности, Стайлс и Гэссэл, в материале которых Тэйлор обнаружил экземпляры *M. benedeni* со слабо различимыми железами линейного типа, определенные ими как *M. alba*. Отсюда следует: если *M. denticulata* идентична *M. alba*, а последняя идентична *M. benedeni*, то и *M. denticulata* впадает в синонимы *M. benedeni*. Таким образом, в большинстве случаев названия «*M. alba*» и «*M. denticulata*» появились в литературе в результате ошибочного определения индивидуумов, принадлежащих к *M. benedeni* (или *M. expansa*). Так, например, мы находили межпроглоттидные железы типа *M. benedeni* у экземпляров цестод, собранных 35-й Союзной гельминтологической экспедицией (Средняя Азия) и определенных ранее как *Moniezia denticulata*. Помимо того, существуют особые виды цестод копытных млекопитающих, которые, повидимому, действительно не имеют межпроглоттидных желез. Таковы, например, *M. rugosa* (Diesing, 1850) от широконосых обезьян, *M. mettami* Baylis, 1936, от бородавочника (*Phacochoerus*) и *M. baeri* Skrjabin, 1931, от северного оленя.

В 1928 г. Пухов описывает экземпляры мониезий монгольских яков под именем *Moniezia alba* (Perroncito), настаивая на признании правомочности этого вида. Мы имели в своем распоряжении фрагменты стробилы мониезий монгольского яка. У последних обнаружены межпроглоттидные железы линейного типа. Однако они встречаются в небольшом числе сегментов и развиты сравнительно слабо. Пухов подчеркивает, что его экземпляры от яка полностью соответствуют описанию *M. alba*, приводимому в работе Стайлса и Гэссэла, 1893. Как уже было отмечено, последние авторы под именем *M. alba* описали банальный вид — *M. benedeni*, так как их экземпляры в действительности обладают межпроглоттидными железами, что установлено Тэйлором. Таким образом, *M. alba* и в этом случае должна считаться синонимом *Moniezia benedeni*.

Поскольку в популяции *M. expansa* и *M. benedeni* могут встречаться экземпляры, у которых стробила частично или полностью лишена межпроглоттидных желез, мы их рассматриваем в качестве вариации, не придавая значения самостоятельного вида.

2) *M. ovilla* (Rivolta, 1878) Blanchard, 1891, впоследствии была переведена Е. И. Скрябиным в род *Thysaniezia* (сем. *Avitellinidae*) и попала в синонимы *Thysaniezia giardi*. Два вида мониезий, описанные Монье— *M. neumanni* и *M. nullicollis*, также были переведены в синонимы.

3) Остальные пять видов списка Бланшара распределяются следующим образом: четыре вида — *Moniezia goezei* (Baird, 1853), *M. leuckarti* (Riehm, 1881), *M. marmotae* (Frölich, 1802) и *M. pectinata* (Goeze, 1782), объединяющие паразитов грызунов, были переведены позднее в род *Cittotaenia*, где два из них —*M. goezei* и *M. leuckarti* попали в синонимы; *M. pectinata* выделена нами в особый род — *Mosgovoyia*, Spassky, 1951, а *M. marmotae* избрана Райе типом рода *Ctenotaenia*. Пятый вид — *M. festiva* — паразит кенгуру — причисляется ныне к роду *Progamotaenia*.

В результате из двенадцати видов в списке Бланшара могут быть признаны законными видами рода *Moniezia* только два: *Moniezia expansa*

(Rudolphi, 1810) Blanchard, 1891, и *M. benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard. 1891. Тем не менее, список мониезий продолжал увеличиваться за счет описания новых видов, из которых многие оказались синонимами *M. expansa* или *M. benedeni*.

а) В 1893 г. Стайлс и Гэссэл от домашних парнокопытных описали еще три вида: *Moniezia planissima*, *M. trigonophora* и *M. oblongiceps*, причем *M. planissima*, по мнению Бэра (1928), принятому последующими авторами, является синонимом *M. benedeni*, а *M. oblongiceps* считается синонимом *M. expansa*. Третий вид — *M. trigonophora* еще продолжает изредка фигурировать в отчетах ветеринарных работников. Однако Тэйлор, изучивший типичный экземпляр *M. trigonophora*, доказал ее идентичность с *M. expansa*, которая остается полноправным видом, а *M. trigonophora* заносится в список синонимов. В популяции *M. expansa* из семнадцати изученных Тэйлором экземпляров только три не имели члеников с треугольным расположением семенников, у двенадцати экземпляров часть проглоттид имела одно сплошное поле семенников, а часть содержала два треугольных поля; два экземпляра отличались тем, что во всех члениках семенники располагались в два треугольника. Процент содержания члеников стробилы с треугольным расположением семенников изменялся следующим порядком, образуя вариационный ряд: 0; 0; 0; 1; 2; 4; 5; 5; 8; 10; 22; 39; 59; 60; 81; 82; 100; 100. Подобную картину он наблюдал также у *M. benedeni*. Принимая во внимание, что экземпляры *M. expansa* и *M. benedeni* с треугольным расположением семенников реально существуют в природе, мы предлагаем именовать их следующим образом: «*M. expansa* morpha trigonophora» или «*M. benedeni* morpha triangularis».

б) Люэ (Lühe, 1895) причисляет к роду *Moniezia* паразита широконосых обезьян Южной Америки — *Taenia rugosa* Diesing, 1850, которую по признаку отсутствия межпроглоттидных желез можно поместить в подрод *Baeriezia*.

в) Линстов (Linstow, 1901) описывает от бегемота новый вид — *Moniezia amphibia* Linstow, 1901, сведенную Бэром (1927) в синонимы *M. denticulata*. Вполне возможно, что *M. amphibia* является самостоятельным видом, нуждающимся в дополнительном описании. Во всяком случае, ее систематическое положение требует пересмотра, поскольку бегемот в филогенетическом отношении стоит ближе к бородавочнику *Phacochoerus*, обладающему особым видом мониезий (*M. mettami*), чем к полорогим копытным сем. *Bovidae*.

г) Маротель (Marotel, 1912) к списку видов прибавляет еще два вида цестод жвачных — *Moniezia triangularis* и *M. minima*.

По Бэру (1927а), первая из них является синонимом *M. benedeni*, а вторая — синонимом *M. expansa*.

д) В 1917 г. выходит в свет опубликованная в Мюнхене работа Сотэ (Sauter, 1917) с описанием целой серии «новых» видов цестод домашних копытных: *Moniezia conjugens*, *M. crassicollis*, *M. latifrons*, *M. parva* и пр., основанных на различии во внешних признаках. Все эти виды впоследствии списаны в синонимы *M. benedeni*, равно как и *M. pellucida* Blei, 1920.

е) Мённиг (Mönnig, 1927) описал *M. pallida* от лошади. Этот вид учитывается всеми последующими авторами, но реальность его существования требует доказательств.

ж) В 1927 и 1928 гг. выходят в свет две работы, уже упомянутые выше, авторы которых вполне независимо друг от друга производят ревизию рода *Moniezia*, переводя большинство видов в синонимы *M. benedeni* и *M. expansa*. Речь идет о монографии Бэра (1927а) и о работе Тэйлора

(1928). Бэр считает правомочными шесть видов мониезий, в том числе *M. trigonophora* и *M. denticulata*, но переводит в синонимы *M. denticulata* им же описанный вид *M. chappuisi* Baer, 1923, от антилопы *Hippotragus equinus* Geoff. Описание *M. denticulata* в изложении Бэра (1927а, стр. 70—71) настолько кратко и неполно, что под него можно подвести любую особь мониезии, не имеющую межпроглоттидных желез. Отрицая правомочность *M. denticulata*, Тэйлор (1928) помещает *M. chappuisi* в синонимы *M. benedeni*. Работа Тэйлора (1928) отличается от прочих тем, что для установления видовой специфичности автор широко использовал метод вариационной статистики. Прежде всего, он произвел оценку таксономического значения морфологических признаков *Moniezia*, установив пределы их изменчивости. Для установления синонимики Тэйлор исследовал типичные экземпляры ряда видов *Moniezia*. Некоторые выводы Тэйлора (изложены выше) могут быть использованы в систематике. Действительно, *M. alba*, *M. denticulata* и *M. trigonophora* не могут считаться полноценными видами уже потому, что не имеют собственного ареала, но встречаются случайно в области распространения *M. expansa* и *M. benedeni*.

з) В работе, посвященной гельминтозам северного оленя, Скрябин (1931) устанавливает новый вид мониезии, лишенной межпроглоттидных желез,— *M. baeri* Skrjabin, 1931, которая принята в качестве типа подрода *Baeriezia*.

и) Фурман в 1931 г. установил вид *M. monardi* Fuhrmann, 1933.

Колмаков, 1938, описал *M. rangiferina* Kolmakov, 1938, которую мы причисляем к *M. expansa*.

В итоге, к настоящему времени род *Moniezia* включает лишь семь видов, признанных правомочными. Остальные виды числятся в списке синонимов.

В монографии «Гельминтозы крупного рогатого скота и его молодняка» (1937) Скрябин и Шульц производят коренную ревизию рода, подразделяя его на три подрода по признаку наличия и строения межпроглоттидных желез. Они различают:

I подрод *Moniezia* с видами *M. expansa*, *M. trigonophora*;

II подрод *Blanchariezia* с видами *M. benedeni*, *M. pallida*;

III подрод *Baeriezia* с видами *M. denticulata*, *M. baeri*, *M. rugosa* и *M. alba*.

Принимая в основу систему Скрябина и Шульца (1937), в составе подрода *Moniezia* мы рассматриваем *M. expansa* и *M. monardi*; в составе подрода *Blanchariezia* — *M. benedeni* и *M. pallida*; в составе подрода *Baeriezia* — *M. baeri*, *M. mettami* и *M. rugosa*. В качестве species inquirendae принимаем *M. rupicaprae* Galli-Valerio, 1929, *M. amphibia* Linstow, 1901, и др.

В результате проведенной ревизии число видов *Moniezia*, паразитирующих у крупного и мелкого рогатого скота, сокращается до двух (*M. expansa* и *M. benedeni*). Общее число видов этого рода, которых можно считать законными, равно семи.

Диагноз рода *Moniezia* (по собственным и литературным данным). *Monieziinae* крупных и гигантских размеров. Округлый сколекс несет четыре мускулистые присоски без придатков. Плоская широкая стробила состоит из многочисленных краспедотных члеников с коротким парусом. Гермафродитные сегменты умеренно вытянуты в поперечном направлении. Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов с поперечным анастомозом в задней части каждого сегмента.

Половой аппарат парный. Половые поры двусторонни. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Вагина

открывается вентрально от бурсы цирруса на правой стороне стробилы и дорзально — на левой. Многочисленные семенники располагаются в пространстве между экскреторными сосудами. Семепровод внутри и за пределами бурсы цирруса образует серию извилин. Оформленные семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы лопастного строения лежат в боковых отделах среднего поля. Матка вначале имеет вид сложной, неправильной сети тяжей, затем — трубок; впоследствии принимает форму лопастного мешка. Она может выходить за границы среднего поля. Яйца обладают грушевидным аппаратом, рожки которого обычно прикрыты колпачком или овальной пластинкой. Взрослые в кишечнике копытных. Один вид зарегистрирован у обезьян. Лярвоцисты типа цистицеркоида в полости тела почвенных клещей надсем. *Oribatoidea*.

Типичный вид: *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810) Blanchard, 1891.

Подрод I. *Moniezia* Skrjabin et Schulz, 1937

Диагноз: Межпроглоттидные железы сгруппированы вокруг углублений, открывающихся на поверхности членика.

Тип подрода: *M.* (*M.*) *expansa* (Rudolphi, 1810) Blanchard, 1891.

В составе подрода мы различаем два вида цестод парнокопытных.

Определительная таблица видов подрода *Moniezia*

1 (2). Длина 45 см. Вагина снабжена сильным сфинктером. Латеральные лопасти матки пересекают экскреторные сосуды с дорзальной и вентральной сторон. Яйца 0,100 мм в диаметре. Диаметр бульбуса грушевидного аппарата 0,020—0,022 мм. У африканских копытных . . . . . *Moniezia* (M.) *monardi* Fuhrmann, 1933 . . . . . стр. 381

2 (1). Длина до нескольких метров. Обособленного сфинктера вагины нет. Лопасти матки пересекают экскреторные сосуды лишь с дорзальной поверхности. Диаметр яиц 0,050—0,060 мм; длина бульбуса грушевидного аппарата 0,021 мм; колпачок на рожках 0,012 мм высоты. Распространение повсеместно . . . . . *Moniezia* (*M.*) *expansa* (Rudolphi, 1810) Blanchard, 1891 . . . . . стр. 376

1. *Moniezia* (*Moniezia*) *expansa* (Rudolphi, 1810), Blanchard, 1891

(рис. 5, 19, 71, 72, 77, 78, 79, 80, 81, 181, 182)

Синонимы: *Taenia ovina* Goeze, 1782; *Taenia vasi* Bloch, 1782; *Taenia capreoli* Viborg, 1795; *Halysis ovina* (Goeze, 1782) Zeder, 1803; *Taenia expansa* Rudolphi, 1810; *Alyselminthus expansus* (Rudolphi, 1810) Blainville, 1828; *Taenia denticulata* Mayer, 1837, nec Rudolphi, 1804: *Moniezia oblongiceps* Stiles et Hassall, 1893; *Moniezia trigonophora* Stiles et Hassal, 1893; *Moniezia rangiferina* Kolmakov, 1938.

Дефинитивные хозяева: крупный рогатый скот — *Bos taurus* L., козы — *Capra hircus* L., овцы — *Ovis aries* L., буйволы — *Bubalus bufellus* L., верблюды — *Camelus bactrianus* L., *C. dromedarius*, северные олени — *Rangifer tarandus* L. и различные дикие жвачные — *Antilocapra americana* Ord., *Antilope cervicapra* Pall., *Blastocercus campestris* Guv., *Capra pyrenaica* Schinz., *Capreolus capreolus* L., *C. c. pygargus* Pall., *Cephalopus monticola* Thunb., *Cervus elaphus* L., *Gazella dorcas* L., *Ibex ibex* L., *Mazama nana* Lund., *M. rufus* Illig., *Mazama* sp., *Kobus ellipsiprymnus* Ogilby, *Ovibos moschatus* Zimm., *Rangifer caribou sylvestris*, *Rupicapra rupicapra* L., *R. tragus* Gray., *Tetraceros quadricornis* Blainv.

Кроме того, Камерон (Kameron, 1930) отмечает *M. expansa* у домашней свиньи (*Sus scrofa* L.). Однако эта находка носит случайный характер.

Промежуточные хозяева: панцырные клещи надсем. *Oribatoidea* — *Adoristes ovatus*, *Galumna emarginatum* (Ban.). *G. obvious* Berl., *G. nigra*, *G. virginiensis* Jacot., *Oribatula minuta* (Ewing.), *Peloribates curtipilus* Jacot., *Protoschelobates segettii* Runkel et Kates, *Scheloribates laevigatus* (Koch.).

Moniezia expansa является одним из самых широко распространенных цепней копытных млекопитающих. Имея в качестве промежуточного хозяина космополитную группу беспозвоночных (*Oribatei*) и не проявляя высокой специфичности в выборе окончательного хозяина, этот паразит может быть встречен практически в любой части света. К настоящему времени уже получены сведения о нахождении *M. expansa* не только на территории Европы, Азии, Африки, Америки и Австралии, но также на некоторых океанических островах и даже в Гренландии. При этом обнаружение паразита зачастую бывает связано с тяжелыми эпизоотиями сельскохозяйственных животных, особенно молодняка.

В Советском Союзе *M. expansa* у рогатого скота обнаружена в большинстве районов как равнинного, так и горного ландшафта, поэтому перечисление отдельных случаев ее нахождения у домашних животных уже не имеет смысла. Помимо того, названный паразит был найден в кишечнике верблюдов и диких копытных Союза.

Историческая справка. Вид установлен Рудольфи под именем *Taenia expansa* Rudolphi, 1810. Бланшар в 1891 г. избрал его типом рода *Moniezia*. С этого времени видовое и родовое имя за ним прочно закрепилось.

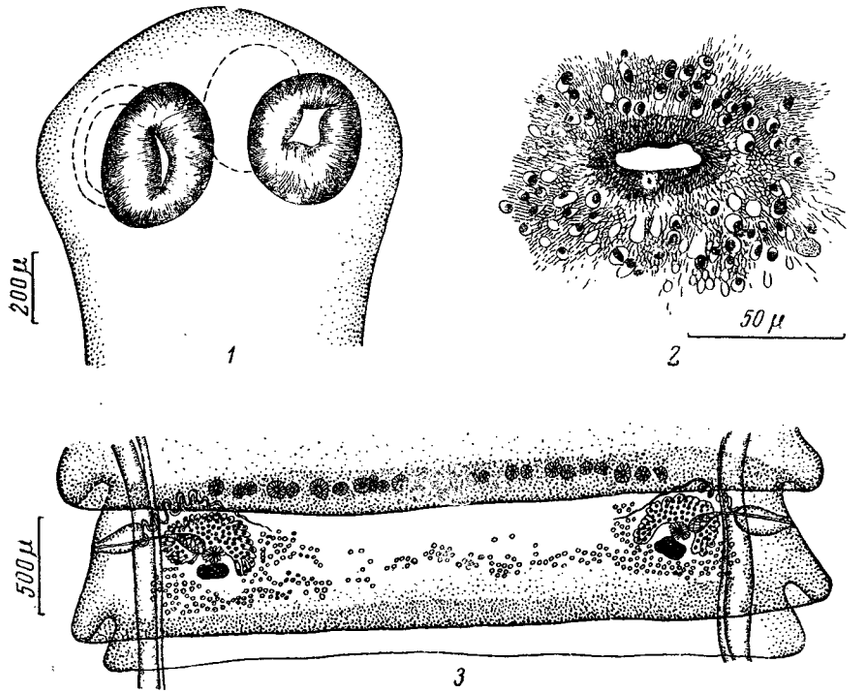
Бэр (1927а) в числе синонимов *M. expansa* указывает *Moniezia oblongiceps* Stiles et Hassall, 1893, и *M. minima* Marotel, 1912. Тэйлор (Taylor, 1928) прибавляет к списку синонимов еще *Moniezia nullicollis* (Moniez, 1891) Blanchard, 1891, и *Moniezia trigonophora* Stiles et Hassall, 1893. Выводы Тэйлора в отношении *M. trigonophora* подтверждает Саутвел (Soutwell, 1930). Мы считаем синонимом *M. expansa* (Rudolphi, 1810) Blanchard, 1891, еще один вид — *Moniezia* (*Moniezia*) *rangiferina* Kolmakov, 1938, установленный Колмаковым для цестод северного оленя — *Rangifer tarandus* L.

Несмотря на то, что *Moniezia expansa* первоначально была описана в Западной Европе, наиболее подробному изучению она подверглась со стороны советских ученых; здесь следует отметить работы Пановой (1937) и Матевосян (1938) по анатомии и морфологии и особенно работы Потемкиной (1941—1948) по изучению биологии и цикла развития паразита.

История описания этого гельминта весьма богата именами и датами. Литература по *M. expansa* содержит несколько сот источников, поэтому мы ограничимся изложенным выше, отсылая читателя к списку литературы.

Описание (по Матевосян, 1938, стр. 65—72). Длина от 1 до 5 м, ширина до 16 мм. Шаровидный сколекс, слегка сплюснутый, 0,7—1,0 мм ширины, снабжен сферическими или слегка овальными присосками 0,30—0,37 мм в диаметре. Сегментация начинается на расстоянии 3,5—3,6 мм от сколекса. Сегменты краспедотного типа, вытянуты в поперечном направлении. На переднем конце члеников, на дорзальной и вентральной сторонах тела развиваются розетковидные межпроглоттидные железы в количестве от 1 до 18 розеток с каждой стороны. Они обычно прикрыты парусом впереди лежащей проглоттиды. Размеры каждой розетки составляют 0,03—0,05 мм. По данным Тэйлора (1928), у *M. expansa* группы члеников и даже целые стробилы могут не иметь межпроглоттидных желез. Продольная мускулатура состоит из двух слоев волокон. Экскреторная

система представлена двумя парами продольных стволов, проходящих на расстоянии 0,13—0,30 мм от краев стробилы. Более узкие дорзальные сосуды пролегают дорзально и кнутри от более широких вентральных. В каждом членике, даже в самых молодых, вентральные сосуды соединяются поперечным каналом. В конце стробилы все четыре сосуда соединяются в один выводной канал, который открывается в середине заднего края последнего сегмента.

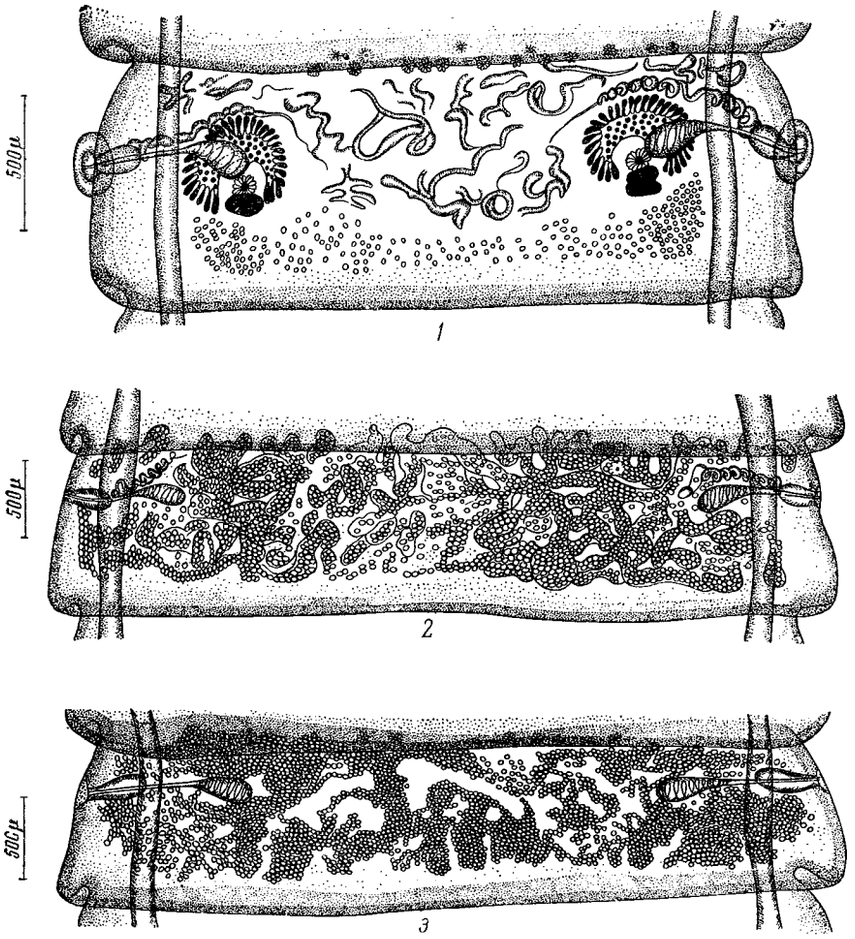


181. Moniezia expansa (Rud., 1810)

1 — сколекс; *2* — межпроглоттидная железа в разрезе; *3* — гермафродитный членик (по Матевосян, 1938)

Первые сегменты не содержат видимых зачатков половых органов. На первой стадии развития половой системы в члениках 0,15—0,18 мм длины и 1,62—1,77 мм ширины, кнутри от экскреторных сосудов видна поперечно вытянутая масса клеток — зачаток семепровода. Несколько позднее, в члениках 0,3—0,4 × 1,5—1,6 мм, позади этого скопления клеток появляется второе — зачаток женских половых желез и семеприемника. В то же время в среднем поле можно видеть зачатки семенников. Гермафродитные сегменты 0,52—0,57 мм длины и 0,87—1,92 мм ширины содержат от 150 до 327 семенников, расположенных во всю ширину среднего поля, преимущественно позади от женских половых желез. Сильно извивающийся семепровод залегает впереди яичника данной стороны. Он пересекает дорзально экскреторные сосуды и проникает в бурсу цирруса, которая имеет 0,22—0,30 мм длины и 0,07—0,10 мм толщины. Последняя располагается в передней половине бокового поля членика и открывается в половую клоаку. Внутри бурсы находится покрытый мелкими шипиками циррус. У некоторых члеников хорошо заметны половые сосочки.

Женские половые органы парные. Вееровидный лопастный яичник располагается возле экскреторных сосудов на середине длины членика у вентральной мышечной стенки. Выпуклая сторона «веера» обращена к переднему краю сегмента. Величина яичника 0,37 × 0,17 мм. Позади яичника, с вогнутой его стороны, располагается тельце Мелиса 0,06 мм в диаметре, а за ним — компактный желточник, величиной 0,07 мм. Вагина



182. Moniezia expansa (Rud., 1810)

1 — гермафродитный членик с закладкой сетевидной матки; *2* — не вполне и *3* — вполне зрелые членики (по Матевосян, 1938)

открывается в половую клоаку позади и вентрально от бурсы цирруса на правой стороне стробилы и позади и дорзально — на левой. Кнутри от экскреторных сосудов она образует овальный семеприемник 0,07—0,08 мм в диаметре. На следующей стадии — в члениках размером 0,90—1,12 × 2,67—2,85 мм, появляется матка. Вначале она занимает переднюю часть среднего поля и может выходить в стороны за линии экскреторных каналов. Молодая матка имеет вид сети сложно переплетающихся тонких трубок с большим количеством слепо оканчивающихся отростков.

Разрастаясь, матка заполняет все среднее поле, от передней стенки члеников до задней, а также и боковые поля. поступлением яиц в матку женские половые железы подвергаются редукции. Вслед за ними начинают атрофироваться и семенники. В конечном итоге остаются заметными лишь семеприемник, вагина и бурса цирруса. Наполненные яйцами анастомозирующие трубки матки сильно расширяются. В конце концов членик принимает характер мешка, наполненного яйцами. Зрелые яйца (по Матевосян) округлы, 0,063—0,078 мм в диаметре, имеют три оболочки — наружная тонкая прозрачная, под ней залегает более толстая зернистая (липоидная), третья оболочка, эмбриофора, образует грушевидный аппарат с двумя длинными острыми рожками, на концы которых надет колпачок размером 0,010—0,012 мм. Длина грушевидного аппарата 0,048 мм, диаметр онкосферы 0,028 мм. Длина эмбриональных крючьев 0,007 мм. Потемкина (1949), которая изучала зрелые яйца, выделенные из фекальных масс и непосредственно из зрелых члеников, указывает, что по выходе из матки яйца имеют неправильную шестигранную форму и становятся круглыми лишь после пребывания в воде. Размеры яиц 0,050—0,060 мм. Длина грушевидного аппарата 0,044 мм, длина бульбуса 0,021 мм, длина рожек 0,023 мм, высота колпачка 0,012 мм. Диаметр онкосферы (без грушевидного аппарата) 0,020—0,022 мм. Эмбриональные крючья 0,007 мм длины.

Литература: Баданин, 1938; Блюменфельд, 1904; Боев, 1936, 1939, 1946; Бондарева, 1939, 1939а; Брандт, 1890, 1908; Буржанадзе, 1943; Величкин, 1939; Верещагин, 1926; Гаибов, 1949; Гамцемлидзе, 1941; Горшков, 1936; Гулецкая, 1940; Джавадов, 1935; Добычин, 1940; Ершов, 1933, 1935, 1936; Ефимов и Нигматуллин, 1936; Захаревич, 1937; Иваницкий, 1927; Исайчиков, 1927; Киршенблат, 1940; Кльосов, Гнатюк и Бекерман, 1941; Колмаков, 1938; Копырин, 1937, 1939; Копырин и Бурикова, 1940; Копырин, Шашкова и др., 1940; Копырин и Черникова, 1940; Косминский, 1941; Куликов, 1941; Куликов и Чернышева, 1937; Лейкина, 1946; Малевич, 1935; Малыгин и Безденежных, 1940; Малыгин и Горшунова, 1940; Матевосян, 1938; Маслов, 1940; Москалев, 1940, 1940а; Мурашкинцев и Малевич, 1937; Лосев, 1931; Озерская, 1944; Орлов, 1939; Орлов и Дорофеев, 1934; Палимпсестов, 1929, 1937; Панова, 1927, 1937; Пашов, 1941; Петров, 1944; Петров, Джавадов, Гаибов, 1935, 1936; Петров, Джавадов, Скарбилович, 1935, 1936, 1936а; Петров, Лосев и др., 1934; Петров и Скворцов, 1928; Петров и Шаховцева, 1926; Попов, 1933, 1937, 1938; Попова, 1941; Потемкина, 1941, 1944, 1946; Раевская, 1931; Раевская и Баданин, 1933; Рудаков, 1935; Рухлядев, 1948, 1949; Савина, 1942; Скрябин, 1916, 1928, 1929, 1932, 1939; Скрябин и Верещагин, 1926; Скрябин и Шульц, 1934, 1937а; Шульц, Гнедина и Каденации, 1938; Эккерт, 1909; Alicata, 1932; Baker, 1939; Balozet, 1922; Baylis, 1928; Belschner, 1934; Bevan et Lawrence, 1930; Bhalerao, 1934, 1934a; Bodkin et Cleare, 1916; Cameron, 1930, 1931, 1932, 1939; Cameron et Parnell, 1933; Chen, 1937; Child, 1900, 1900a; Christiansen, 1939; Curtice, 1888, 1890; Daubney, 1923, 1926; Dickmans, 1935; Erickson, 1942; Fallis, 1938; Fenwick, 1937; Fischer, 1929; Flattely, 1922; Freeborn, 1933; Freeborn et Berry, 1934; Gambles, 1939; Goeze, 1782; Gordon, 1932, 1935, 1935; Griffiths, 1937; Hall, 1930; Hall, Dikmans et Wright, 1938; Inglez, 1937; Jenkins, 1924; Johnes, 1924, 1926; Joyeux, 1920; Joyeux et Baer, 1936; Kingskote, 1938; Konsuloff, 1929; Krabbe, 1879; Krembs, 1939; Krull, 1939, 1940; La Roux, 1932; Leiper, 1912; Leuckart, 1885; Mahr, 1942; Mandoul, 1939, 1939a; Marotel, 1912; Meggitt, 1926; Miklosi, 1926; Miller, 1940; Mönnig, 1934, 1939; Morgan, 1925, 1930; Mudaliar et Mudaliar, 1942; Neveu-Lemaire, 1936; Oldham, 1938; Oldham et Morgan, 1934; Pande, 1942; Pillers, 1925, 1933; Pinto et Almeida, 1937; Price, 1928; Pullar, 1939, 1939a; Reid, 1948; Roberts, 1932, 1934, 1936, 1939; Robertson, 1939; Rose, 1938; Ross et Gordon, 1936; Rudolphi, 1810; Runkel et Kates, 1947; Sandground, 1936; Sauter, 1917; Scott, 1931; Scott et Honess, 1931; Seddon, 1931, 1931a, 1931b; Sinitzin, 1931, 1932; Schmidt, 1933, 1939; Sleith, 1940; Smith et Ring, 1927; Solomon, 1933; Southwell, 1922, 1930; Spena, 1935; Sprehn, 1932; Stiles, 1892, 1893; Stiles et Hassall, 1893; Stoll, 1935, 1935a, 1935b, 1936, 1937, 1937a; Stunkard, 1937, 1937a, 1937b, 1938, 1939, 1939a, 1939b; Swales, 1940; Taylor, 1928, 1928a, 1935; Theiler, 1924; Tower, 1910; Trelkeld, 1942; Vevers, 1922; Ward et Scales, 1946; Williams, 1939; Wood, 1935; Zeder, 1803; Zürn, 1872.

2. *Moniezia* (*Moniezia*) *monardi* Fuhrmann, 1931

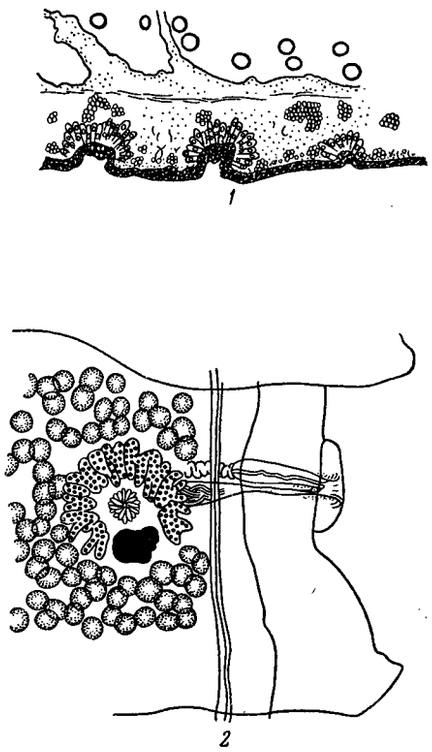
(рис. 61, 67, 183)

Хозяин: болотная антилопа — *Redunca amadirum*.

Место обнаружения: Ангола (Африка).

Описание (по Фурману, 1933, стр. 96—102).

Длина тела 450 мм, ширина 10 мм. Сколекс 1 мм в диаметре, несет на переднем конце сильные присоски 0,48 мм ширины. Шейка короткая. Развиты гермафродитные членики 0,6—0,7 мм длины и 2,5 мм—2,7 мм ширины. Паренхимная мускулатура хорошо развита. Продольные волокна образуют два слоя рыхлых пучков. Оба слоя местами сливаются. Поперечные и дорзо-вентральные волокна многочисленны.



183. Moniezia monardi Fuhrmann, 1931
1 — разрез межпроглоттидных желез; *2* — боковой участок гермафродитного членика (по Фурману, 1933)

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, из которых дорзальные 0,03 мм в диаметре находятся кнутри от широких вентральных, соединенных крупными поперечными каналами. Ширина вентральных стволов 0,19 мм. Межпроглоттидные железы типа *M. expansa*, но форма их менее правильна, а железистые клетки, окружающие кутикулярные углубления, располагаются не столь тесно.

Половой аппарат парный. Половые поры двусторонни, располагаются в передней половине боковых краев члеников. Вагина открывается вентрально от бурсы цирруса на правой стороне и дорзально — на левой. Семенники весьма многочисленны. Они располагаются в 2—3 слоя во всю длину и во всю ширину среднего поля, заходя впереди и позади женских половых желез до линии экскреторных сосудов. Простирание семенников во всю длину членика Фурман считает видовым признаком *M. monardi*. Размер семенников 0,07—0,08 мм. Семепровод проходит близ дорзальной стенки, впереди от женских желез. На уровне тельца Мелиса он слегка извит и окружен крупными вакуолизированными клетками, расположенными в несколько слоев, которые Фурман считает простатической железой. Эти клетки отличаются от железистых клеток, окружающих многочисленные извилины семепровода перед его впадением в бурсы цирруса. Подобной простатической железы, достигающей 0,08 мм в диаметре, нет у других видов мониезий (?). Мускулистая грушевидная бурса цирруса достигает или пересекает вентральный экскреторный сосуд. Женские половые железы типичного строения. Вагина на некотором расстоянии от вульвы обладает сильным мышечным сфинктером. Отрезок

вагины от сфинктера до линии пересечения с экскреторными сосудами имеет толстую стенку, окруженную железистыми клетками. Далее медиально она образует удлиненный тонкостенный семеприемник, простирающийся до середины яичника. Яичник 0,8—1,1 мм ширины состоит из разветвленных долек, занимающих почти всю высоту мозгового вещества. Дольки каждого яичника сливаются в два протока — правый и левый. У места их слияния с дорзальной стороны располагается овикапт. Дольчатый желточник 0,25—0,30 мм ширины занимает $^2/_3$ высоты медуллярного слоя паренхимы. Тельце Мелиса очень крупное, 0,14 мм ширины, располагается дорзально. Матка сетчатая, как при рассмотрении с поверхности, так и на поперечном срезе. Характерно, что латеральные ветви матки пересекают экскреторные сосуды с вентральной и дорзальной сторон. Они часто анастомозируют между собою, образуя вокруг выделительных сосудов замкнутые петли. Яйца 0,100 мм в диаметре, содержат грушевидный аппарат, диаметр бульбуса которого составляет 0,020—0,022 мм, длина рожков 0,012 мм. Диаметр онкосферы без оболочек 0,016 мм.

Литература: Fuhrmann, 1931, 1933.

Подрод 2. *Blanchariezia* Skrjabin et Schulz, 1937

Диагноз. Межпроглоттидные железы так называемого линейного типа, не сгруппированы в розетки.

Типичный вид: *M.* (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

В составе подрода мы рассматриваем два вида цепней, представленных в определительной таблице.

Определительная таблица видов подрода *Blanchariezia*

1 (2). Длина около 1,5 м. Лопасти матки пересекают экскреторные сосуды с дорзальной и вентральной сторон. В кишечнике лошади. Африка . . . . . *Moniezia* (*Bl.*) *pallida* Mönnig, 1926 . . . . . стр. 386

2 (1). Длина несколько метров. Лопасти матки пересекают экскреторные сосуды только с дорзальной стороны. В кишечнике жвачных. Распространение — повсеместно *Moniezia* (*Bl.*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891 . . . . . стр. 382

1. *Moniezia* (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891

(рис. 40, 56, 66, 184, 185)

Синонимы: *Alyselminthus denticulatus* (Rudolphi, 1810) Blainville, 1928; *Taenia denticulata* Rudolphi, 1810; *Taenia benedeni*, Moniez, 1879; *Taenia alba* Perroncito, 1879; *Moniezia alba* (Perroncito, 1879) Blanchard, 1891; *Moniezia alba* var. *dubia* Moniez, 1891; *Moniezia denticulata* (Rudolphi, 1810) Blanchard, 1891; *Moniezia neumanni* (Moniez, 1891) Blanchard, 1891; *Moniezia planissima* Stiles et Hassall, 1893; *Moniezia triangularis* Marotel, 1912; *Moniezia alba* var. *nova* Sauter, 1917; *Moniezia alba* var. *longicollis* Sauter, 1917; *Moniezia conjugens* Sauter, 1917; *Moniezia crassicollis* Sauter, 1917; *Moniezia crassicollis* var. *nova*, Sauter, 1917; *Moniezia latifrons* Sauter, 1917; *Moniezia parva* Sauter, 1917; *Moniezia planissima* var. *lobata* Sauter, 1917; *Moniezia pellucida* Blei, 1920· *Moniezia translucida* Jenkins, 1923.

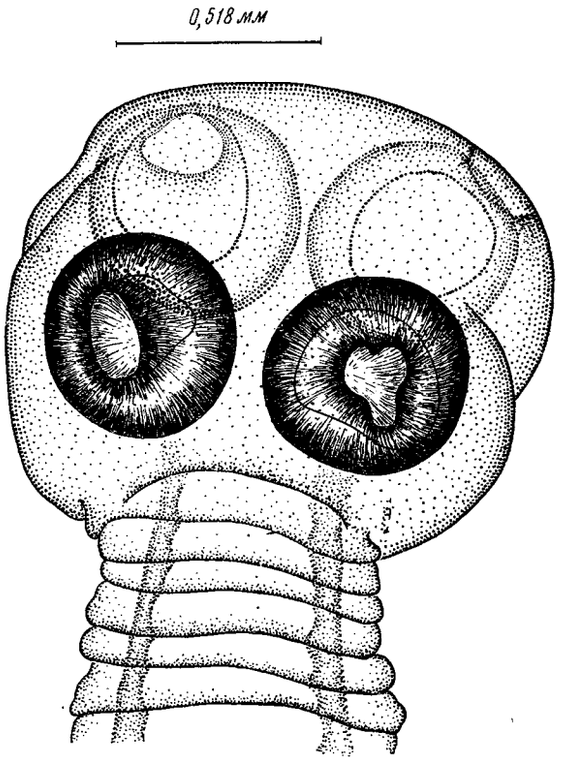
Дефинитивные хозяева: крупный рогатый скот — *Bos taurus* L., козы — *Carpa hircus* L., овцы — *Ovis aries* L. и дикие жвачные — *Alces alces alces* (L.), *Alces alces americana* (Clinton), *Bos bison* L., *Camelus dromedarius*, *Bubalus* sp., *Ovis ammon*, *Poephagus grunniens* L., *Hippotragus beckeri*, *Dicotyles angulatus angulatus*, *Capreolus capreolus* L., *Lama vicugna* Mol; мы встречали этого паразита у кабарги.

Промежуточные хозяева: панцырные клещи группы *Oribatei* — *Galumna obvious* Berl., *Scheloribatis laevigatus* (Koch.), *Sch. latipes* Koch., *Adoristes ovatus* Koch.

Географическое распространение: повсеместное.

Обнаружение: в СССР у рогатого скота во всех скотоводческих районах. По данным Захаревич (1937), производившей исследования по динамике мониезиоза у овец, в Кировской области встречаются два вида мониезий — *M. expansa* и *M. benedeni*. До конца мая в кишечнике овец встречаются исключительно половозрелые экземпляры, и лишь в последних числах мая появляются молодые формы, причем половозрелые формы, обнаруженные в марте, относятся к одному виду — *M. benedeni*; в апреле, мае и июне встречаются имагинальные стадии того и другого вида. Степень инвазии *M. benedeni* в этот отрезок времени оказывается более устойчивой, тогда как степень инвазии *M. expansa* резко повышается в июне за счет массового заражения животных на пастбище.

По литературным данным, массовые эпизоотии ягнят вызываются преимущественно *M. expansa*. Наоборот, крупный рогатый скот (взрослые) чаще инвазируются *M. benedeni*.

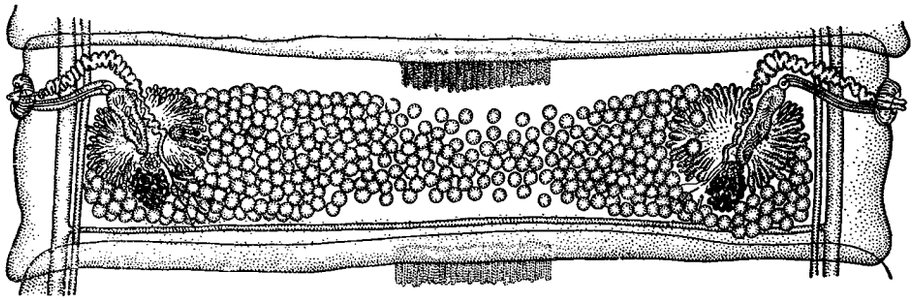


184. Moniezia benedeni (Moniez, 1879)
Сколекс (оригинал)

Описание (по препаратам, с привлечением литературных данных). Длина достигает 2,5—4,0 м, ширина до 25—26 мм. Довольно крупный сколекс обычно шире шейки, имеет 0,8—1,4 мм ширины. Мощные сферические присоски способны целиком втягиваться в глубину сколекса. Они имеют 0,2—0,5 мм в диаметре. Толщина их мышечной стенки 0,070—0,140 мм. Если присоски вытянуты, то стенки их в глубине сколекса почти соприкасаются. Несегментированная шейка имеется. Ее длина весьма изменчива — 1,5—6,5 мм, ширина — 0,25—1,2 мм. Стробила широкая, плоская, слагается из огромного количества члеников, вытянутых в поперечном направлении. Ширина стробилы нарастает постепенно, поэтому ее края в любом отрезке кажутся почти параллельными. Членики краспедотного типа, с коротким парусом. В передней половине бокового края на правой и левой сторонах стробилы выступают половые сосочки около 0,3 мм ширины и до 0,25 мм высоты. Молодые членики очень короткие, 0,025—0,100 мм длины и 0,4—0,8 мм ширины, еще не содержат видимых

388—2

зачатков половых органов. В самых первых участках стробилы заметна лишь внутренняя сегментация, но вскоре появляется и внешняя. Гермафродитные сегменты в развитом состоянии 0,6—1,0 мм длины и 4—8 мм ширины. С развитием матки проглоттиды значительно увеличиваются, не теряя превосходства ширины над длиной. Толщина стробилы в сравнении с ее шириной незначительна. Молодые членики с недифференцированными зачатками половых желез имеют всего 0,160 мм толщины при ширине 2,8 мм. У вполне развитых гермафродитных сегментов ширина возрастает в несколько раз, но толщина остается почти неизменной, что, повидимому, увеличивает поверхность всасывания и обеспечивает равномерное течение процессов обмена веществ во всех участках членика. Лишь развитие матки с яйцами вызывает возрастание толщины сегментов в 2—3 раза.



185. Moniezia benedeni (Moniez, 1879)
Гермафродитный членик (оригинал)

В передней части достаточно сформированных сегментов при соответствующей окраске можно видеть межпроглоттидные железы линейного типа. Они располагаются как на вентральной, так и на дорзальной сторонах стробилы, по средней линии, обычно прикрыты парусом впереди лежащего членика. Ширина поперечной полосы межпроглоттидных желез более или менее постоянна, около 0,1—0,2 мм, длина полосы сильно варьирует. В некоторых случаях единая полоска может распадаться на отдельные группы железистых клеток. Длина железистых клеток, сильно вдающихся в зону корковой паренхимы, составляет около 0,040—0,080 мм в гермафродитных члениках. В молодых сегментах клетки межпроглоттидной железы почти неотличимы от клеток субкутикулярного слоя. Тело покрыто относительно тонкой кутикулой, 0,003 мм толщины в области молодых сегментов. У зрелых члеников кутикула толще. Под ней располагается хорошо выраженная субкутикулярная мускулатура, состоящая из наружных кольцевых и внутренних продольных мышечных волокон, не образующих пучков. Продольные волокна гораздо толще поперечных. Паренхимная мускулатура, учитывая огромные размеры паразита, развита весьма умеренно. Мозговая паренхима ограничена тонким слоем поперечных мышц толщиною в 2—3 волокна. Кнаружи от них залегает продольная мускулатура, нечетко подразделяющаяся на два слоя, состоящая из мелких пучков и отдельных волокон. Во внутреннем слое располагается один ряд более крупных неправильных пучков до 0,025 мм в диаметре. К периферии от них находятся более тонкие пучки и отдельные мышечные волокна. В медуллярной паренхиме имеются многочисленные вертикальные волокна.

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, из которых вентральные развиты сильнее и в задней части каждого членика образуют поперечный анастомоз. Дорзальные сосуды ложатся кнутри или кнутри и дорзально от вентральных. Ширина тех и других сосудов в начальном отделе стробилы почти одинакова и равна 0,015—0,030 мм. В гермафродитных члениках вентральные сосуды достигают 0,100 мм, а в зрелых 0,300 мм. Дорзальные сосуды при этом постепенно уменьшаются.

Половые отверстия двусторонние, открываются в половую клоаку 0,10—0, 18 мм глубины, которая может выворачиваться, образуя довольно крупный половой сосочек диаметром до 0,4 мм, расположенный на вершине полового бугорка. Последний бывает выражен то более, то менее отчетливо и зачастую отсутствует.

Вагина открывается позади и вентрально от бурсы цирруса на правой стороне стробилы и позади и дорзально — на левой. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Многочисленные семенники 0,070—0,100 мм в диаметре располагаются в один слой во всю ширину среднего поля. Зачатки семенников находятся в дорзальной части мозговой паренхимы; развитые фолликулы занимают более половины ее толщины, примыкая к дорзальной мышечной стенке. Число семенников варьирует в пределах 340—500 (по Бэру, 1927а—до 600). При рассмотрении на тотальном препарате нередко можно видеть, что семенники располагаются в два треугольника, сходящихся (или не сходящихся) вершинами у средней линии. Нормально в большинстве члеников они тянутся сплошной поперечной полосой и проходят позади от женских половых желез. Некоторое количество семенников всегда лежит порально от желточника. Семепровод начинается медиально от желез женского комплекса, проходит над яичником, пересекает экскреторные сосуды и входит в бурсу цирруса. Последняя представляет овальный мускулистый мешочек 0,140—0,300 мм длины и 0,070—0,010 мм толщины, причем подобные пределы колебания размеров бурсы можно видеть на протяжении одной стробилы. До вхождения в бурсу цирруса семепровод образует многочисленные извилины, формирующие длинную неправильную спираль. Последняя пересекает экскреторные сосуды и следует впереди вагины от уровня середины яичника до дна бурсы. Семепровод в этом извитом отделе имеет железистую оболочку и способен сильно наполняться спермой, растягиваясь равномерно и не образуя обособленного семенного пузырька. Внутри бурсы семепровод также извивается, но при наполнении спермой принимает вид изогнутого пузырька. Циррус толстый, невооруженный, 0,040 мм толщины в вытянутом состоянии.

Женские половые железы располагаются в боковых частях среднего поля. Лопастный яичник состоит из многочисленных (несколько сот) булавовидных долек, расходящихся по радиусам во все стороны (если смотреть на тотальном препарате), за исключением заднего сектора, где располагается почти сферический желточник, состоящий из многочисленных коротких долек. Лопасти яичника обнимают желточник справа и слева. Развитый яичник 1,2 мм ширины может достигать линии экскреторных сосудов, занимая около $^3/_4$ длины проглоттиды. Ширина желточника 0,33 мм. В пространстве между желточником и задним краем яичника, имеющим глубокую вырезку, располагаются женские половые протоки и крупное тельце Мелиса 0,140—0,200 мм в диаметре, состоящее из длинных булавовидных клеток. Задняя поверхность тельца Мелиса примыкает к желточнику. Вагина состоит из двух отделов. Наружный отдел — копулятивный. Он представляет собой прямую поперечную трубку 0,30—0,40 мм длины с узким просветом и толстой стенкой. Ширина просвета составляет около 0,010—0,020 мм. Толщина трубки

вместе с железистой оболочкой — 0,045 мм. Внутренний конец этого отдела обычно пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны. За копулятивным отделом, после резкого сужения, следует сразу же семеприемник. Если дистальный (копулятивный) конец вагины располагается поперечно, то проксимальный (семеприемник) ориентирован косо, под тупым углом к первому. Развитый семеприемник имеет сигарообразную или овальную форму 0,30—0,77 × 0,07—0,45 мм. Он пролегает дорзально от поральной части яичника, причем позади него остается еще значительное количество булавовидных долек яичника, свешивающихся сбоку от желточника. С медиальной стороны последнего спускаются симметрично самые внутренние лопасти яичника. Проксимальный конец семеприемника продолжается в тонкий канал, впадающий в овидукт. Стенка семеприемника тонкая, лишена железистой оболочки. К моменту созревания яйчника в медуллярной паренхиме в виде сложной, запутанной сети клеточных тяжей появляется матка. Вскоре тяжи превращаются в систему трубок. Петли матки располагаются преимущественно в горизонтальной плоскости, вдоль вентральной и дорзальной мышечных стенок. Дорзальные и вентральные петли соединяются между собой вертикальными или косыми анастомозами. Дорзальные петли пролегают дорзально от семенников и распространяются в стороны дорзально от экскреторных сосудов. В целом маточная сеть распространяется во всю длину и ширину слоя мозговой паренхимы, занимая и район расположения половых желез. С поступлением яиц трубки матки становятся толще, островки паренхимы постепенно вытесняются, и матка воспринимается глазом как сплошной широкий мешок, набитый яйцами. Зрелые яйца, по данным Потемкиной (1949), имеют 0,070—0,094 мм в диаметре. Общая длина грушевидного аппарата 0,063—0,070 мм, длина бульбуса грушевидного аппарата 0,035—0,038 мм, длина рожек 0,025—0,027 мм, длина колпачка на вершине рожек — 0,014 мм. Диаметр онкосферы 0,022—0,028 мм, длина эмбриональных крючьев 0,008 мм.

Литература: Боев, 1939; Бондарева, 1939, 1940; Брандт, 1890; Буржанадзе, 1943; Гамцемлидзе, 1941; Гулецкая, 1940; Добычин, 1940; Ершов, 1936, 1937; Захаревич, 1937; Иваницкий, Кльосов, Гнатюк и Бекерман, 1941; Косминский, 1941; Палимпсестов, 1937; Панова, 1927, 1937; Петров, Джавадов и Гаибов, 1935, 1936; Петров, Джавадов, Скорбилович, 1935, 1936, 1936а; Петров, Лосев и др., 1934; Петров и Шаховцева, 1926; Попов Н. П., 1937; Потемкина, 1941, 1944, 1946, 1949; Пухов, 1928; Савина, 1942; Скрябин, 1930, 1931, 1932, 1933; Скрябин и Шульц, 1937; Шульц, Гнедина и Каденации, 1938; Холодковский, 1902; Alicata, 1932; Balozet, 1922; Baylis, 1928; Bhalerao, 1934; Blanchard, 1891; Buckley, 1933; Cameron, 1930, 1932, 1933; Chavarria, 1939, 1940, 1940a; Chen, 1937; Gambles, 1939; Hall, 1930; Hall, Dikmans et Wright, 1938; Hsü, 1935; Jellison, 1936; Jenkins, 1923; Joyeux, et Baer, 1936; Kingskote, 1938; Leiper, 1912; Mac Donagh, 1934; Marotel, 1912; Moniez, 1879; Mudaliar et Mudaliar, 1942; Neveu-Lemaire, 1936; Obitz, 1934, 1934a; Oldham, 1938; Olsen et Fenstermacher, 1942; Perronicito, 1879; Pillers, 1925; Pinto et Almeida, 1937; Price, 1928; Roberts, 1934, 1936; Rose, 1938; Ross et Gordon, 1936; Roudabush, 1936; Rudolphi, 1810; Sauter, 1917; Sleith, 1940; Solomon, 1933; Southwell, 1922, 1930; Stiles, 1893, 1894, 1895; Stiles et Hassall, 1893; Taylor, 1928, 1933; Theiler, 1924; Threlkeld, 1942; Wetzel et Enigk, 1936.

2. *Moniezia* (*Blanchariezia*) *pallida* Mönnig, 1926

(рис. 186)

Хозяин: лошадь — *Equus caballus* L.

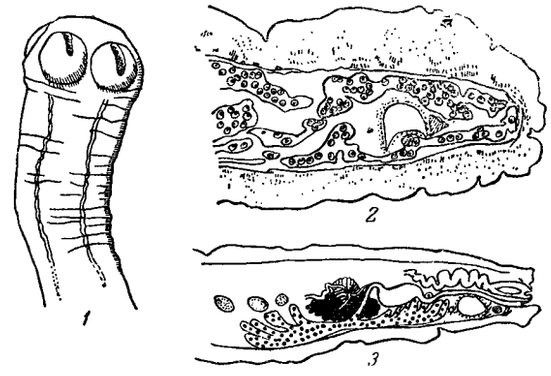
Локализация: тонкая кишка.

Место обнаружения: Трансвааль (Северная Африка).

Мённиг (1926) констатирует несколько случаев обнаружения у лошади Трансвааля цестод рода *Moniezia*, описанных им как *M. pallida*, однако

за последнюю четверть века не было зарегистрировано ни одного случая мониезиоза лошадей, что ставит под сомнение видовую правомочность *M. pallida*.

Описание (по Мённигу, 1926, стр. 291—292). Длина целого экземпляра 138 см, максимальная ширина 2,1 мм. Членики краспедотного типа, значительно вытянуты в поперечном направлении, слегка налегают друг на друга. Сколекс округлый, несколько уплощен в дорзо-вентральном направлении, имеет 0,75 мм ширины. Он обладает четырьмя округлыми присосками, направленными косо вперед. За сколексом следует хорошо выраженная шейка. Развитые гермафродитные сегменты 0,75 мм длины и 11,0 мм ширины, зрелые — 1,5—2,1 мм. Межпроглоттидные железы расположены линейно, как у *M. benedeni*. Их протяжение в молодых члениках составляет 1,1 мм, в зрелых — около 2,0 мм. Кутикула 0,008 мм толщины, под ней располагается субкутикулярный слой 0,019 мм толщины. Волокна продольной паренхимной мускулатуры располагаются более или менее диффузно. Поперечные и вертикальные волокна хорошо выражены. Экскреторная система представлена обычными четырьмя продольными стволами и поперечными каналами. Дорзальные продольные сосуды располагаются кнутри от вентральных.



186. Moniezia pallida Mönnig, 1926

1 — сколекс; *2* — поперечный срез полузрелого членика; *3* — поперечный срез гермафродитного членика (по Мённигу, 1926)

Половой аппарат парный. Половые поры локализуются несколько впереди от середины бокового края членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. На правой стороне стробилы вагина открывается вентрально от бурсы цирруса и дорзально — на левой. Многочисленные семенники занимают все среднее поле членика, причем небольшая часть семенников располагается порально от яичников. Семепровод перед вхождением в бурсу цирруса образует несколько петель. Бурса цирруса 0,23 мм длины и 0,08 мм толщины, достигает линии вентрального экскреторного сосуда. Циррус невооруженный. Женские половые железы залегают в боковых участках среднего поля. Вееровидный лопастный яичник 1,06 мм ширины и 0,48 мм длины. Желточник локализуется дорзально от яичника. Молодая матка в виде сети тонких трубок занимает все среднее поле членика и выходит в боковые поля, как правило, с вентральной стороны от экскреторных сосудов, но зачастую и дорзально от них.

Литература: Скрябин и Ершов, 1933; Baer, 1927; Mönnig, 1926; Neveu-Lemaire, 1936.

Подрод 3. *Baeriezia* Skrjabin et Schulz, 1937

Диагноз: межпроглоттидные железы отсутствуют.

Тип подрода: *M. (B.) baeri* Skrjabin, 1931.

К этому подроду мы (в значительной мере условно) относим три вида мониезий, перечисленных в определительной таблице.

Определительная таблица видов подрода *Baeriezia*

1 (4). Длина менее полуметра.
2 (3). Продольная мускулатура стробилы образует 1 слой; семенников около 400. У бородавчатой свиньи. Африка . . . . . *Moniezia* (*Baer.*) *mettami* Baylis, 1934 . . . . . стр. 388
3 (2). Продольная мускулатура стробилы распределяется на два слоя. Семенников около 350. У широконосых обезьян Южной Америки . . . . . *Moniezia* (*Baer.*) *rugosa* (Diesing, 1850) Lühe, 1895 . . . . . стр. 390
4 (1). Длина достигает 1,5 м и более. Семенников около 230. У северного оленя СССР *Moniezia* (*Baer.*) *baeri* Skrjabin, 1931 . . . . . стр. 388

1. *Moniezia* (*Baeriezia*) *baeri* Skrjabin, 1931

Хозяин: северный олень — *Rangifer tarandus* L.

Место обнаружения: Архангельск.

Описание (по Скрябину, 1931, стр. 75—78). Длина стробилы 160 см при максимальной ширине 6,5 мм. Сколекс 1 мм, присоски 0,40—0,48 мм в диаметре. Ширина шейки 0,28—0,32 мм. Межпроглоттидные железы отсутствуют. Молодые членики, у которых мужские железы уже сформированы, а женские и бурса цирруса находятся в начальных стадиях развития, имеют 0,65 мм длины при ширине 1,78 мм. Гермафродитные членики достигают 1 мм длины и 2,7 мм ширины.

Семенники удлиненно-овальной формы, занимают все среднее поле, за вычетом пространства, занятого женскими половыми железами. Область их распространения в передней части проглоттиды ограничена с боков женскими половыми железами, а в задней части они распространяются дальше вширь, не переходя латеральную границу яичника. Размер семенников 0,035—0,040 мм. Общее число семенников в членике около 230 штук. Парный яичник в гермафродитных члениках пышно развит, достигая около 0,65 мм ширины при ширине членика 2,7 мм. Передней его границей является передний край проглоттиды. Края яичника, свешиваясь кзади в виде своеобразной гирлянды, окружают семеприемник и переднюю часть желточника. Местами от заднего края членика его отделяют 3—4 ряда семенников. Желточники сильно развиты, располагаются в задней половине членика. Семеприемник овальной или ретортовидной формы лежит между яичником и передним краем желточника. Сумка цирруса имеет 0,22—0,24 мм в длину и 0,1 мм в ширину. Семеизвергательный канал имеет вид сильно извитой трубки, наружного семенного пузырька не образует. Зрелые членики заполнены сетчатой маткой, простирающейся до самых боковых краев проглоттиды. У члеников 3,0 мм ширины и 2,1 мм длины все половые железы исчезают, и остается только матка, сумка цирруса и семеприемник. Онкосферы снабжены грушевидным аппаратом.

Литература: Скрябин, 1931; Скрябин и Шульц, 1937.

2. *Moniezia* (*Baeriezia*) *mettami* Baylis, 1934

Хозяин: бородавчатая свинья — *Phacochoerus ethiopicus* Pall.

Место обнаружения: Уганда (Африка).

Изученный Бейлисом материал состоял из двух экземпляров цестод, определенных как *Moniezia mettami* Baylis, 1934. По признаку отсутствия межпроглоттидных желез мы причисляем их к подроду *Baeriezia*.

M. mettami представляет единственный вид мониезии, основным дефинитивным хозяином которого являются свиньи. По своему анатомическому строению данный паразит приближается к *M. benedeni*.

Учитывая неоднократные случаи нахождения в кишечном тракте свиньи облигатных паразитов овец, относящихся к родам *Thysaniezia* и *Moniezia*, видовую самостоятельность *M. mettami* пока еще нельзя считать окончательно установленной.

Описание (по Бэйлису, 1934, стр. 587—590). Длина тела зрелого экземпляра составляет 220 мм, наибольшая ширина 11 мм. Сколекс 0,85 мм в диаметре, округлые присоски 0,3 мм. Отверстия присосок вытянуты продольно. Сегментация стробилы становится заметна на расстоянии 2,3 мм от переднего конца. Наименьшая ширина шейки 0,6 мм. Членики сильно вытянуты в поперечном направлении. Наличие межпроглоттидных желез не установлено как на тотальных препаратах, так и по срезам. Продольная мускулатура стробилы занимает около половины толщины кортикальной паренхимы. Ее пучки не распределяются на два слоя. Продольную мускулатуру подстилает тонкий слой поперечных волокон. Вертикальные волокна имеются.

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, из которых узкие дорзальные располагаются кнутри от широких вентральных, соединенных в каждом членике поперечным каналом.

Половой аппарат парный. Половые отверстия двусторонни. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Располагаясь несколько позади бурсы цирруса, вагина открывается вентрально от бурсы на правой стороне и дорзально — на левой. Половая клоака 0,10—0,15 мм глубины. Очень многочисленные семенники (не менее 400) располагаются в 2—3 слоя, в 4—5 поперечных рядов, по всему среднему полю членика, в пространстве между двумя группами женских половых желез. Лишь небольшое количество семенников может быть найдено в пространстве между женскими железами и стволами экскреторной системы. Бурса цирруса грушевидной формы, со вздутой проксимальной частью. Она почти достигает уровня прохождения вентрального экскреторного канала. Длина бурсы 0,25—0,27 мм; ширина вздутой части 0,08—0,09 мм. Циррус, вероятно, невооруженный. За пределами сумки цирруса семепровод сильно извивается. Наружный семенной пузырек отсутствует. Внутри бурсы отмечено вздутие семепровода. Женские половые железы типичного строения. Следуя от половой клоаки к яичнику, вагина постепенно расширяется, затем превращается в узкий канал, переходящий в крупный тонкостенный семеприемник вытянутой формы. Дистальная (копулятивная) часть имеет тонкую мышечную стенку, покрытую снаружи толстым слоем клеток, сильно окрашивающихся гематоксилином. У места впадения в половую клоаку она имеет слабый сфинктер. Толщина вагины вместе с железистой оболочкой в районе пересечения с экскреторными каналами составляет 0,07—0,08 мм и затем увеличивается до 0,10—0,11 мм; диаметр просвета достигает 0,06—0,07 мм. Длина вагины составляет около 1 мм. Матка вначале представляет сложную сеть трубок, расположенных в поверхностной зоне мозговой паренхимы, непосредственно под слоем поперечных мышц. Разрастаясь, маточная сеть выходит за пределы среднего поля, пересекая экскреторные сосуды с дорзальной стороны. Вполне зрелая матка имеет вид лопастного мешка, полностью занимающего зону медуллярной паренхимы. Яйца почти полностью сходны с яйцами *M. benedeni*. Диаметр наружной оболочки составляет 0,066—0,080 мм. Грушевидный аппарат с двумя рожками. Диаметр бульбуса грушевидного аппарата 0,020—0,022 мм.

Литература: Baylis, 1934.

3. *Moniezia* (*Baeriezia*) *rugosa* (Diesing, 1850) Lühe, 1895

Синоним: *Tenia rugosa* Diesing, 1850.

Хозяева: широконосые обезьяны — *Brachyteles arachnoides* Geoff.; *Cebus fatuellus*. L.

Географическое распространение: Южная Америка.

Этот загадочный вид паразитов американских обезьян, родственники которого обитают у копытных, был описан первоначально под именем *Taenia rugosa* Diesing, 1850. Люэ (1895) перевел его в род *Moniezia*. Имея в виду отсутствие указаний о наличии межпроглоттидных желез, мы условно помещаем *M. rugosa* в подрод *Baeriezia*.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 72). Длина недозрелых экземпляров 160 мм, максимальная ширина 8 мм. Сферический сколекс 0,74 мм в диаметре. Сегментация начинается непосредственно позади сколекса, по данным Бэра (1927а), и на расстоянии 5 мм от сколекса — по Люэ (1895). Продольная паренхимная мускулатура образована двумя слоями пучков, размеры которых во внешнем слое мельче. Поперечная и вертикальная мускулатура хорошо развита. Известковых телец не обнаружено. Вентральные экскреторные сосуды располагаются кнаружи от дорзальных. Они в задней части каждого сегмента соединяются поперечным анастомозом.

Половой аппарат парный. Половые отверстия локализуются в передней половине боковых краев членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Положение вагины в отношении бурсы цирруса типично для мониезий.

Около 350 семенников занимают сплошное поле, ограниченное экскреторными сосудами. Каждый семенник имеет 0,075—0,095 мм в диаметре. Бурса цирруса 0,46 мм длины и 0,29 мм толщины, достигает линии порального нерва. Циррус густо усажен тонкими щетинками. Семепровод до впадения в бурсу цирруса образует несколько крупных петель. В этом участке он окружен простатическими клетками. Внутри бурсы он также слегка изгибается. Толстостенная вагина окружена железистыми клетками, а изнутри, как и часть клоаки, усажена тонкими щетинками. Она имеет сильный мышечный сфинктер, расположенный на расстоянии 0,05 мм от вульвы. В проксимальной части вагины образуется крупный семеприемник. Женские половые железы обычного строения. Яичник несколько менее компактный, чем у прочих видов. Матка закладывается в виде сети тонких каналов, пронизывающих всю мозговую паренхиму и выходящих в сторону за линии экскреторных сосудов с дорзальной стороны.

Литература: Baer, 1927; Diesing, 1850; Lühe, 1895.

Виды, недостаточно описанные

1. *Moniezia* (s. lato) *amphibia* Linstow, 1901

Хозяин: бегемот — *Hippopotamus amphibius* L.

Бэр (1927) помещает этот вид в синонимы *M. denticulata* (Rud., 1810). Эту последнюю мы указываем в числе синонимов *M. benedeni*; положение *M. amphibia* остается невыясненным.

Литература: Linstow, 1901; Baer, 1927.

2. *Moniezia* (s. lato) *caprae* (Rudolphi, 1810) Stiles et Hassall, 1893

Синоним: *Taenia caprae* Rudolphi, 1810.

Хозяин: *Capra hircus* L.

Место обнаружения: Грейфсвальд (Европа).

Вид установлен Рудольфи по отдельным членикам и описан весьма недостаточно. *M. caprae*, повидимому, является синонимом *M. expansa* или *M. benedeni*.

Литература: Linstow, 1901; Baer, 1927a; Rudolphi, 1810.

3. *Moniezia* (s. lato) *crucigera* (Nitzsch, 1886), Railliet, 1893

Синоним: *Taenia crucigera* Nitzsch., 1866.

Хозяин: *Capreolus capreolus* L.

Географическое распространение: Европа.

Описание этого вида весьма неполно. Типичный материал утерян, поэтому Стайлс и Гэссэл (1893) считают целесообразным видовое название исключить из употребления.

Литература: Nitzsch, 1866; Railliet, 1893; Sprehn, 1932; Stiles et Hassall, 1893.

4. *Moniezia* (s. lato) *nullicollis* Moniez, 1891

Хозяин: овца — *Ovis aries* L.

Литература: Nitzsch, 1866; Railliet, 1893; Sprehn, 1932; Stiles et Hassall, 1893.

5. *Moniezia* (s. lato) *rupicaprae* Galli-Valerio, 1929

Хозяин: серна — *Rupicapra rupicapra*.

Место обнаружения: Альпы (Европа).

У серны, убитой в Альпах на высоте 2127 м, Галли-Валерио (Galli-Valerio, 1929) обнаружил один экземпляр мониезии, описанной им весьма поверхностно и неполно под именем *Moniezia rupicaprae*.

Автор вида отмечает сходство *M. rupicaprae* с *M. denticulata*. По всей вероятности, *M. rupicaprae* является синонимом *M. benedeni*.

Описание (по Галли-Валерио, 1929, стр. 58). Цепень белого цвета, 500 мм длины и 4 мм ширины. Утолщенный сколекс несет четыре присоски со щелевидными обращенными кпереди отверстиями. Членики вытянуты в поперечном направлении, со слегка выступающими задними углами. Задние сегменты 0,25 мм длины и 4,0 мм ширины.

Половые отверстия двойные. Треугольные яйца 0,024—0,030 мм в диаметре, содержат грушевидный аппарат с двумя рожками.

Литература: Galli-Valerio, 1929.

6. *Moniezia* (s. lato) *vogti* (Moniez, 1879) Stiles et Hassall, 1896

Синонимы: *Taenia vogti* Moniez, 1879; *Anoplocephala vogti* (Moniez, 1879) Moniez, 1891.

Литература: Baer, 1927a; Moniez, 1879; Sprehn, 1932; Stilles et Hassall, 1893.

1. *Moniezia* sp. Wallace, 1934

Хозяин: американский лось — *Alces alces americana* Clinton.

Место обнаружения: Миннезота (США).

Литература: Wallace, 1934.

2. *Moniezia* sp., Sandground, 1936

Хозяин: молодой бегемот — *Hippopotamus amphibius* L.
Место обнаружения: Сев. Катанга (Африка).

Литература: Sandground, 1936.

3. *Moniezia* sp., Wetzel et Enick, 1936

Хозяин: лось — *Alces alces* L.
Место обнаружения: Германия.

Литература: Wetzel et Enick, 1936.

4. *Moniezia* sp., Kock, 1942

Хозяин: *Capreolus* sp.
Место обнаружения: Вестфалия (Германия).

Литература: Kock, 1942.

Род II. *Andrya* Railliet, 1893

Ревизия рода *Andrya*

Род *Andrya* установлен Райе (Railliet, 1893) для двух видов цестод кроликов и зайцев Старого света: *Taenia rhopaliocephala* Riehm, 1881, и *T. rhopaliocephala* Riehm, 1881 (= *Anoplocephala cuniculi* Blanchard, 1891).

Позднее Даутит (Douthitt, 1915) описал четыре вида *Andrya* от грызунов Северной Америки (в настоящее время только два из них — *A. macrocephala* и *A. primordialis* — признаны действительными). При этом Даутит выявил, что *A. macrocephala* и *A. translucida* (= *A. macrocephala* Douthitt, 1915) отличаются от прочих видов этого рода отсутствием обособленной простатической железы и наличием наружного семенного пузырька. На этом основании он распределил род *Andrya* на две группы:

1) группа «rhopalocephala» включает цестод, обладающих простатической железой;

2) группа «macrocephala» включает формы, не имеющие простаты.

В последующие годы было описано еще несколько видов, относящихся к группе «macrocephala».

В 1938 г. Киршенблат, описывая, новый вид андрии от грызунов Закавказья, пересмотрел состав рода *Andrya* и возвел вышеупомянутые группы в ранг подрода. При этом группа «macrocephala» получила подродовое имя *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938; группа «rhopalocephala» составила подрод *Andrya*.

Мы согласны с Киршенблатом в том отношении, что описанным выше группам цестод следует придать таксономическое выражение, и считаем, что они должны иметь, по крайней мере, родовое значение. Основания к этому следующие.

1. Наличие простатической железы является родовым признаком при определении другого рода аноплоцефалид — *Diandrya* Darrah.

2. Наличие обособленной простаты существенно отражается на строении мужского полового аппарата. Оно неизбежно связано с отсутствием наружного семенного пузырька. Отметим, что акад. К. И. Скрябин (1940, 1945, 1946) в определении семейства *Hymenolepididae* основывается прежде всего на сочетании признаков наличия наружного семенного пузырька, односторонних половых отверстий, немногочисленных семенников и мешковидной матки. Равным образом отсутствие семенных пузырьков отличают сем. *Linstowiidae*, а также многих из *Davaineidae* *Paruterinidae* от смежных групп цепней.

3. В составе подрода *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938, в свою очередь, намечается группа видов, заслуживающая выделения в особый подрод.

В пределах рода Andrya Railliet, 1893, мы оставляем пять видов цестод, обладающих обособленной простатой:

1) *Andrya rhopalocephala* (Riehm, 1881) Stiles, 1895;
2) *Andrya cuniculi* (R. Blanchard, 1891) Railliet, 1893;
3) *Andrya montana* Kirschenblatt, 1941;
4) *Andrya gundii* (Joyeux, 1923) sp. nov.;
5) *Andrya primordialis* Douthitt, 1915.

Прочие виды, лишенные простаты, переводим в род *Aprostatandrya*.

В связи с изменением состава рода *Andrya* мы соответственно меняем его диагноз.

Диагноз рода (по собственным исследованиям) *Monieziinae* крупных или средних размеров. Стробила плотная, членики вытянуты поперечно. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются, располагаясь преимущественно на одной стороне стробилы, или односторонни. Они локализуются в задней половине латерального края члеников. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Выделительная система представлена двумя парами латеральных сосудов, из которых вентральные в задней части каждого членика соединены поперечным анастомозом. Многочисленные семенники располагаются впереди или впереди и апорально от женских половых желез. Последние лежат у задней стенки членика. Наружный семенной пузырек отсутствует, внутренний имеется. Существует обособленная простатическая железа, самостоятельный проток которой впадает в семепровод перед его вхождением в бурсу цирруса. Вагина открывается позади сумки цирруса; она образует объемистый семеприемник. Молодая матка сетевидна, позднее принимает форму поперечно вытянутого лопастного мешка, оттесняющего остатки половых протоков к задней стенке членика. Яйца с грушевидным аппаратом.

Взрослые — у грызунов.

Типичный вид: *Andrya rhopalocephala* (Riehm, 1881) Railliet, 1893.

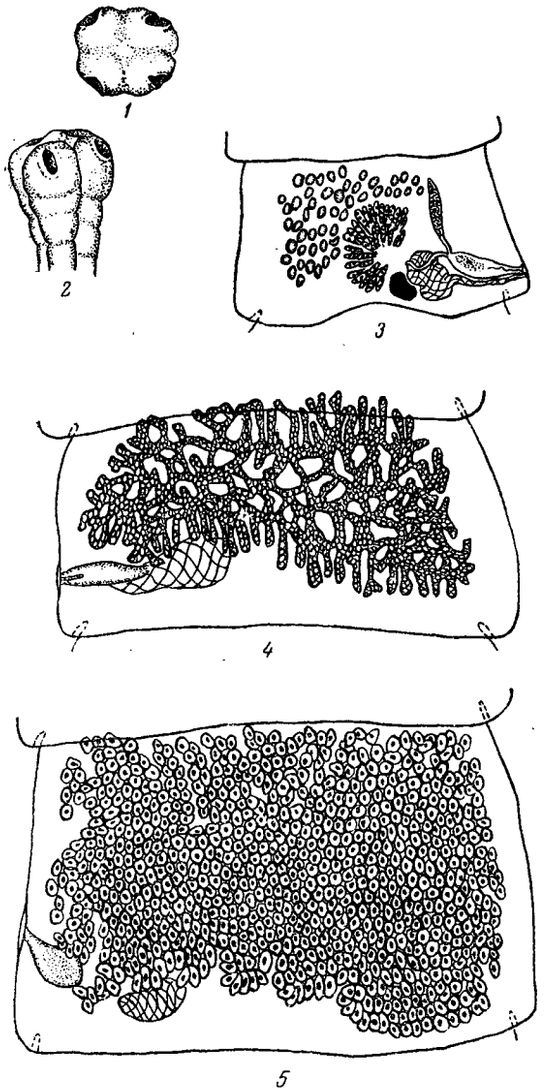
Определительная таблица видов рода *Andrya*

1 (4). Длина тела более 100 мм.
2 (3). Семенники располагаются преимущественно в апоральной половине членика, сбоку от яичника, у кроликов и зайцев Старого света . . . . . *Andrya rhopalocephala* (Riehm, 1881) Railliet, 1893 . . . . . стр. 394
3 (2). Семенники располагаются во всю ширину среднего поля, впереди женских половых желез. У заячьих Старого света . . . . . *Andrya cuniculi* (Blanchard, 1891) Railliet, 1893 . . . . . стр. 395
4 (1). Длина тела менее 100 мм.
5 (6). Семенников 70—80. У грызунов Африки . . . . . *Andrya gundii* (Joyeux, 1923) sp. nov. . . . . стр. 397
6 (5). Семенников не более 50.
7 (8). Семенников 20—25. Яйца 0,046—0,050 мм. У мышевидных грызунов Закавказья *Andrya montana* Kirschenblatt, 1941 . . . . . стр. 397
8 (7). Семенников 20—40. Яйца 0,035 см. У грызунов Северной Америки . . . . . *Andrya primordialis* Douthitt, 1915 . . . . . стр. 399

1. *Andrya rhopalocephala* (Riehm, 1881) Railliet, 1893

(рис. 56, 187)

Синонимы: *Taenia rhopalocephala* Riehm, 1881; *Alyselminthus pectinatus* (Goeze, 1782) Zeder, 1800; *Anoplocephala rhopalocephala* (Riehm, 1881) Blanchard, 1891; *Andrya pectinata* (Goeze, 1782) Railliet, 1893.



187. Andrya rhopalocephala (Riehm, 1881)

1 — сколекс, вид сверху; *2* — сколекс, вид спереди; *3* — гермафродитный членик; *4* — не вполне зрелый членик; *5* — зрелый членик (по Стайлсу, 1896)

Хозяева: заяц-беляк — *Lepus timidus* L., заяц-русак — *Lepus europaeus* Pall., заяц-песчаник — *Lepus tibetanus* Waterh., кролик — *Oryctolagus cuniculus*.

Географическое распространение: Европа, Северная Африка, Средняя Азия.

В СССР обнаружена на Украине и в Таджикистане, но на севере европейской части Союза и в Сибири не найдена даже в крупных партиях вскрытых зайцев.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 31—33). Этот крупный паразит может достигать 800 мм длины и 5 мм ширины. Сколекс 0,7—1,2 мм ширины, несет четыре сильных присоски 0,4—0,6 мм в диаметре. Мускулатура стробилы довольно хорошо развита. Экскреторная система слагается обычными четырьмя сосудами, из которых широкие вентральные в задней части каждого членика соединены поперечным анастомозом.

Половые отверстия расположены в задней трети края члеников, чаще односторонне. Около 75—80 семенников залегают впереди и апорально от женских половых желез, причем основная масса их находится в апоральной половине членика. Мускулистая бурса цирруса 0,32 — 0,34 мм длины и 0,16 мм толщины пересекает экскреторные сосуды с дорзальной стороны. Слегка изгибающийся семепровод пересекает с дорзальной стороны

яичник и проникает в бурсу цирруса, где образует короткий толстый семенной пузырек. Впереди дна бурсы имеется крупная простатическая железа почти такой же величины, как и сама сумка цирруса. Она содержит вместительный резервуар, окруженный железистыми клетками. От простаты отходит кзади короткий проток, вливающийся в семепровод у места его проникновения в сумку цирруса. Яичник состоит из длинных долек; он лежит впереди компактного желточника. Обе железы располагаются в задней половине членика, слегка порально от средней линии. Вагина пролегает (и открывается) позади бурсы цирруса. Она образует очень крупный семеприемник. Матка закладывается в виде сложной сети канальцев, которые по мере наполнения яйцами сливаются. Зрелая матка становится мешковидной и лопастной. Яйца 0,052—0,060 мм в диаметре. Зародыш 0,010 мм, окружен эмбриофорой с хорошо развитым грушевидным аппаратом.

Литература: Гвоздев, 1948; Строганов и Строганова, 1944; Шульц, 1931; Baer, 1927a; Christiansen, 1939; Douthitt, 1915; Joyeux, 1927; Joyeux et Baer, 1936; Neveu-Lemaire, 1936; Riehm, 1881, 1881a; Stiles, 1896.

2. *Andrya cuniculi* (R. Blanchard, 1891) Railliet, 1893

(рис. 188)

Синонимы: *Taenia rhopaliocephala* Riehm, 1881; *Anoplocephala cuniculi* Blanchard, 1891; *Moniezia cuniculi* (Blanchard, 1891) Blanchard, 1893.

Хозяева: заяц-беляк — *Lepus timidus* L., заяц-русак — *Lepus europaeus* Pall., кролик — *Oryctolagus cuniculus* (L.).

Географическое распространение: Западная Европа; вместе с домашним кроликом завезена в США.

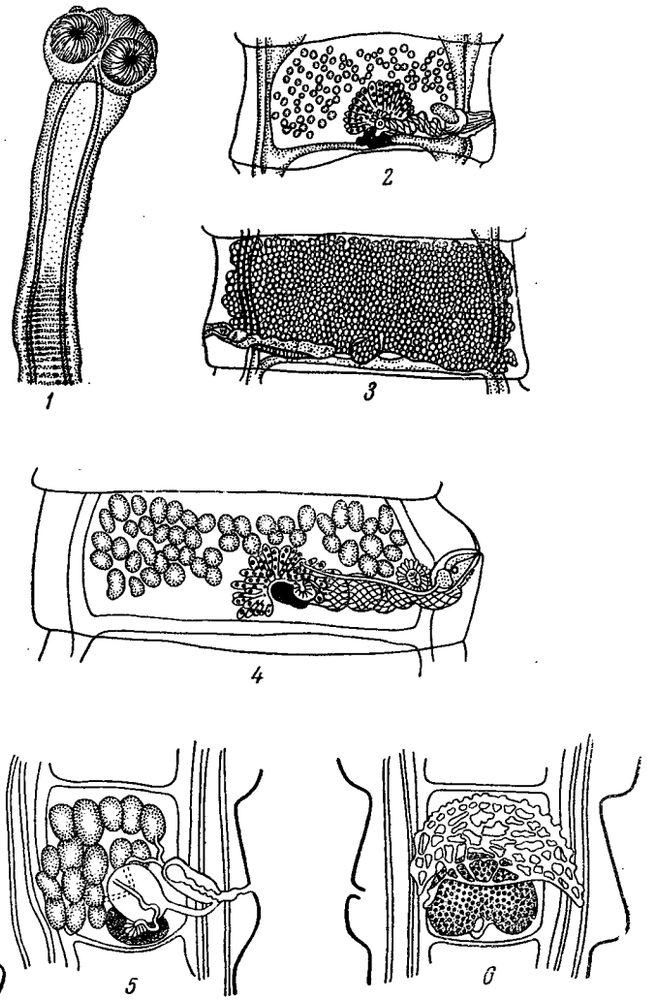
В СССР отмечена Костылевым и Змеевым (1940) у зайца-песчаника в Таджикистане, однако Гвоздев (1948), пересмотревший цестодный материал от песчаника Таджикистана в сборах Строгановых (1944), определил вместе с М. Н. Дубининой представленные в этом материале экземпляры андрий как *Andrya rhopalocephala*. Повидимому, *Andrya cuniculi* не встречается на территории Союза.

Историческая справка. Этот обычный паразит кроликов и зайцев Западной Европы был первоначально описан под именем *Taenia rhopaliocephala* Riehm, 1881, но Р. Бланшар (Blanchard, 1891) отбросил это имя, как гомоним *T. rhopalocephala* Riehm, 1881, и заменил названием *Anoplocephala cuniculi* R. Blanchard, 1891.

Райе (Railliet, 1893) установил род *Andrya* и включил в его состав *Andrya cuniculi* (R. Blanch., 1891). Однако Гвоздев (1948) сомневается в видовой самостоятельности *A. cuniculi* и высказывает предположение об идентичности этого вида с *Andrya rhopalocephala* Riehm, 1881. За неимением необходимого натурального материала мы не решаем поставленного вопроса.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 33, и Арнольду, 1938, стр. 47—48). Длина тела по Арнольду 325 мм, по Бэру — до 1м, а по Зигфриду достигает 1 м 80 см. Ширина до 8 мм. Сколекс 0,40—0,67 мм в диаметре, хорошо отграничен от шейки, достигающей 0,80—1,42 мм длины. Присоски 0,16—0,30 мм в диаметре. Молодые членики вытянуты в ширину, гермафродитные и зрелые почти квадратны. Стробила содержит до 500—800 сегментов, из которых 2—7 терминальных до момента отторжения остаются стерильными.

Половые отверстия неправильно чередуются, причем их основная масса, за немногими исключениями, располагается с одной стороны стробилы. Зачатки женских половых желез возникают в районе 5—10-го сегментов, а их протоки — в районе 95—100-го; зачатки семенников появляются близ 45-го, а их протоки — у 110-го членика. Яичник достигает



188. Andrya cuniculi (Blanchard, 1891)

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (по Арнольду, 1938); *4* — гермафродитный членик (по Стайлсу, 1896) *Andrya primordialis* (Douthitt, 1915); *5* — гермафродитный членик; *6* — зрелый членик с развивающейся сетевидной маткой (по Фурману, 1932)

зрелости не ранее 225—275-го сегмента. Количество семенников, по Бэру (1927), варьирует в пределах 40—60, а по Арнольду (1938) — в пределах 70—90. Они располагаются впереди и по сторонам от женских желез во всю ширину среднего поля. Бурса цирруса 0,27—0,65 × 0,14—0,16 мм пересекает дорзально экскреторные сосуды. Слегка извивающийся семепровод сливается с протоком крупной предстательной железы и проникает

в сумку цирруса, где формирует внутренний семенной пузырек. Наружный семенной пузырек заменен простатой. Женские половые железы в задней половине членика, слегка смещены в поральную сторону. Лопастный яичник 0,43—0,50 мм ширины. Вульва и вагина располагаются позади бурсы цирруса. Сразу после пересечения с экскреторными сосудами вагина образует длинный изгибающийся семеприемник. Проток семеприемника сливается с яйцеводом, принимающим продукты выделения желточника, а также тельца Мелиса, и переходит в матку. Последняя вначале сетевидна, затем мешковидна. С дорзальной стороны она переходит границу латеральных экскреторных сосудов.

Яйца 0,048—0,060 мм, содержат грушевидный аппарат. Эмбрион 0,018 мм ширины.

Литература: Гвоздев, 1948; Костылев и Змеев, 1940; Строганов и Строганова, 1944; Шульц, 1931; Arnold, 1938; Baer, 1927a; Baylis, 1939; Blanchard, 1891; Christiansen, 1939; Douthitt, 1915; Galli-Valerio, 1940; Harkema, 1936; Joyeux et Baer, 1936; Meggitt, 1924; Railliet, 1893; Riehm, 1881; Sprehn, 1932; Stiles, 1896; Stunkard, 1939, 1940.

3. *Andrya gundii* (Joyeux, 1923) sp. nov.

Синоним: *Andrya primordialis* var. *gundii* Joyeux, 1923.

Хозяин: грызун — *Stenodactylus gundii* Pall.

Место обнаружения: Западная Африка.

Жуайе (Joyeux, 1923) описал этого паразита под именем *Andrya primordialis* var. *gundii*. Учитывая наличие значительных расхождений в количестве семенников — 20—40 у *A. primordialis* и 70—80 у var. *gundii*, а также в экологии и распространении, мы считаем более рациональным рассматривать эти формы как два равноценных вида.

Самостоятельного описания *A. gundii* в литературе не содержится. Существует лишь указание о количестве семенников (70—80). Прочие анатомические данные, по Joyeux (1923), соответствуют *A. primordialis*.

Литература: Baer, 1927a; Joyeux, 1923, 1927.

4. *Andrya montana* Kirschenblatt, 1941

(рис. 189)

Хозяева: мышевидные грызуны — *Microtus arvalis transcaucasicus* Sat., *Chionomys nivalis* Mart.

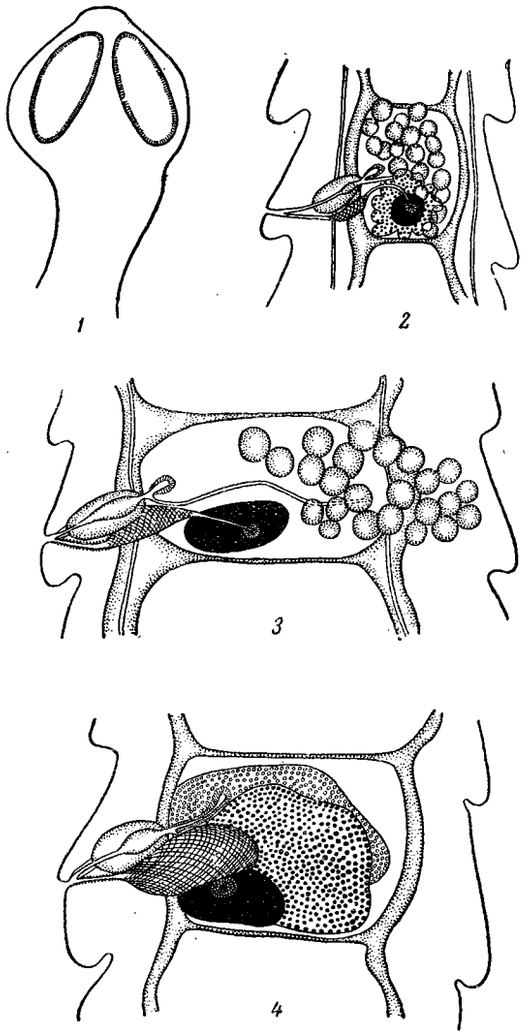
Географическое распространение: Грузия, Армения.

Описание (по Киршенблату, 1941, стр. 273—275).

Длина тела достигает 65 мм, максимальная ширина 3 мм. Стробила содержит до 185 члеников, ширина которых в 2—4 раза превосходит длину. Небольшой шаровидный сколекс со слабо выступающими присосками имеет 0,365 мм ширины; он переходит в шейку, длина которой составляет около 1 мм, а ширина в самом узком месте 0,249—0,315 мм. Имеется две пары экскреторных стволов, из них дорзальные имеют ширину 0,0075 мм. Вентральные сосуды 0,035 мм ширины, соединены тонкими поперечными каналами.

Половые отверстия односторонни, располагаются в задней трети бокового края членика. Половые органы закладываются в самых передних члениках. В молодых сегментах семенники располагаются главным образом в передней части среднего поля, занимая все пространство между

экскреторными сосудами, впереди яичника; лишь апорально небольшое количество семенников заходит в стороны от женских половых желез и достигает уровня поперечного выделительного сосуда. В более зрелых члениках, где сильно развит яичник, а матка уже приобретает мешковидную форму, все семенники расположены в апоральной половине сегмента, дорзально, впереди и апорально от яичника, причем часть из них заходит на значительное расстояние за линию вентральных выделительных каналов. Число семенников варьирует от 20 до 25 в члениках одной и той же стробилы. Диаметр семенников 0,058—0,070 мм. Семепровод не образует наружного семенного пузырька. Имеется трубчатая простатическая железа, расширяющаяся к своему слепому концу. Проток железы впадает в семепровод перед вхождением его в сумку цирруса. Максимальная длина простатической железы 0,116 мм. Длина бурсы 0,131 мм, при ширине в 0,070 мм. Длина внутреннего семенного пузырька 0,066 мм, при ширине 0,046мм. Яичник в более молодых члениках имеет лопастное строение и состоит из 12—15 долей, радиально расходящихся во всех направлениях. В более зрелых члениках лопасти сливаются в общую полукруглую массу, занимающую почти все среднее поле. Максимальная ширина яичника 0,431 мм. Желточник шириною в 0,183 мм расположен ближе к поральной стороне сегмента. Семеприемник в зрелых члениках очень большой, грушевидный, длиною в 0,216 мм, располагается впереди желточника и значительно заходит в сторону за уровень вентральных выделительных каналов. Влагалище расположено позади сумки цирруса. Снаружи оно покрыто железистыми клетками. Матка вначале сетчатая, затем становится мешковидной. Яйца 0,046—0,050 мм; длина грушевидного аппарата 0,027—0,035; диаметр 0,019 мм.



189. Andrya montana Kirschenblatt, 1941

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик; *3* — то же, показана мужская половая система; *4* — то же, показана женская половая система (по Киршенблату, 1941)

Литература: Киршенблат, 1941, 1948.

5. *Andrya primordialis* Douthitt, 1915

Синоним: *Andrya communis* Douthitt, 1915.

Хозяева: грызуны — *Clethrionomys gapperi* (Vigors), *Microtus pennsylvanicus* Ord., *Peromyscus* sp., *Sciurus hudsonicus* Erx.

Географическое распространение: Северная Америка.

Это единственный представитель рода *Andrya*, распространенный на американском континенте. Ряд других видов цепней американских грызунов, относимых ранее к роду *Andrya*, мы переводим в род *Aprostatandrya*.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 34—35). Длина тела 30—40, ширина 2 м. Сколекс 0,5 мм в диаметре. Половые отверстия односторонние, располагаются в задней половине латерального края члеников. Мускулатура и экскреторная система типичного строения. От 20 до 40 очень крупных семенников располагаются спереди и апорально от яичника; они могут переходить линию апоральных экскреторных сосудов. Каждый семенник достигает 0,070—0,080 мм в диаметре. Бурса цирруса 0,12—0,15 мм длины, содержит внутренний семенной пузырек. Простатическая железа такого же строения, как и у типичного вида. Лопастный яичник изрезан менее, чем у типичного вида. Желточник довольно крупный. Вагина открывается в глубокую половую клоаку позади мужского отверстия. Матка появляется в передней половине сегмента в виде сети, переходящей с дорзальной стороны за линии экскреторных сосудов. Позднее она принимает форму лопастного мешка. Яйца около 0,035 мм в диаметре, содержат хорошо развитый грушевидный аппарат.

Жуайе (1923) к этому виду относит цестод африканских грызунов, которых мы выделяем в особый вид рода *Andrya*.

Литература: Киршенблат, 1938; Douthitt, 1915; Baer, 1927a.

6. *Andrya* (s. lato) sp. Elton, 1931

Хозяева: мышевидные грызуны — *Clethrionomys glareolus* Schreb., *Microtus hirtus*.

Место обнаружения: Оксфорд (Англия).

Литература: Elton, 1931.

7. *Andrya* (s. lato) sp. Schulz et Petrov, 1933

Хозяин: нутрия — *Myopotamus coypus* Molina.

Место обнаружения: Московская обл. (СССР).

Литература: Петров, 1941; Шульц и Петров, 1933.

8. *Andrya* (s. lato) sp. I Erickson, 1938

Хозяин: полевка — *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*.

Локализация: слепая кишка.

Место обнаружения: Миннезота (США).

Литература: Erickson, 1938.

9. *Andrya* (s. lato) sp. II Erickson, 1938

Хозяин: полевка — *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*.
Локализация: тонкая кишка.
Место обнаружения: Миннезота (США).

Литература: Erickson, 1938.

10. *Andrya* (s. lato) sp. III Erickson, 1938

Хозяин: полевка — *Clethrionomys gapperi gapperi*.
Локализация: слепая кишка.
Место обнаружения: Миннезота (США).

Литература: Erickson, 1938.

11. *Andrya* (s. lato) sp. IV Erickson, 1938

Хозяин: полевка — *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*.
Место обнаружения: Миннезота (США).

Литература: Erickson, 1938.

12. *Andrya* (s. lato) sp. V Erickson, 1938

Хозяин: грызун — *Synaptomys cooperi cooperi*.
Место обнаружения: Миннезота (США).

Литература: Erickson, 1938.

Примечание. Все виды, отмеченные как *Andrya* (s. lato), описаны тем или иным автором под родовым именем *Andrya*, но в равной степени могут принадлежать и роду *Aprostatandrya*, поскольку наличие или отсутствие простатической железы не отмечено в литературном первоисточнике.

Род III. *Aprostatandrya* (Kirschenblatt, 1938) gen. nov.

Синоним: *Andrya (Aprostatandrya)* Kirschenblatt, 1938.

Род *Aprostatandrya* объединяет аноплоцефалид подсем. *Monieziinae* с непарным половым аппаратом, сетчатой маткой, обладающих наружными семенными пузырьками. Цепни подобного строения причислялись ранее к роду *Andrya*. В 1938 г. ленинградский паразитолог Киршенблат по признаку отсутствия обособленной простатической железы обосновал для них подрод *Aprostatandrya* рода *Andrya*. В этот подрод Киршенблат включает четыре вида аноплоцефалин: *Andrya* (*Aprostatandrya*) *macrocephala* Douthitt, 1915, *A.* (*Apr.*) *caucasica* Kirschenblatt, 1938, *A.* (*Apr.*) *africana* Baer, 1933, и *A.* (*Apr.*) *monodi* Joyeux et Baer, 1930. Рауш (Rausch, 1948) дополняет состав подрода еще тремя видами: *Andrya* (*Apr.*) *neotomae* Voge, 1946, *A.* (*Apr.*) *sciuri* Rausch, 1947, и *A.* (*Apr.*) *ondatrae* Rausch, 1948, которые очень сходны с *A.* (*A.*) *macrocephala* (Douthitt, 1915) n. comb. Недавно был описан еще один вид — *Aprostatandrya microti* (Hansen, 1946) n. comb., также весьма близкий к *A.* (*A.*) *macrocephala*.

Топография половых желез большинства этих видов соответствует таковой типичного представителя нового рода — *Aprostatandrya macrocephala* (Douthitt, 1915) n. comb., у которого женские половые железы располагаются у задней границы членика, а семенники впереди и апорально от них. Однако у *Aprosta andrya monodi* (Joyeux et Baer, 1930) n. comb., семенники распределяются позади и по бокам от женских желез. Сходное расположение семенников можно отметить также у *Aprostatandrya africana* (Baer, 1933) n. comb. Характер расположения половых желез влияет на положение половых отверстий и матки. По расположению половых желез в пределах рода *Aprostatandrya* крайними формами нужно считать, с одной стороны, *Aprostatandrya sciuri* (Rausch, 1947) n. comb., с другой — *A. monodi* (Joyeux et Baer, 1930) n. comb. У первой из них семенники располагаются впереди яичника, а у второй — позади последнего.

Характер взаиморасположения мужских половых желез, женских половых желез, а также матки во всех группах цепней имеет большое таксономическое значение, но в данном случае, учитывая наличие переходных форм, мы эти признаки принимаем в качестве критерия подрода и разделяем род *Aprostatandrya* на два подрода:

1) подрод *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938, характеризующийся положением семенников впереди или впереди и апорально от женских половых желез, находящихся возле задней границы членика;

2) подрод *Sudarikovina*, subgen. nov., отличающийся расположением семенников позади или позади и апорально от женских половых желез, несколько смещенных кпереди.

Диагноз рода *Aprostatandrya*. *Monieziinae* средних размеров. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются или односторонни. Имеется две пары экскреторных сосудов, из которых вентральные соединены в задней части каждого членика поперечным анастомозом. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Вагина открывается позади бурсы цирруса.

Семенники довольно многочисленны, располагаются впереди, апорально или позади от женских половых желез, которые залегают слегка порально от средней линии. Имеются наружный (не всегда) и внутренний семенные пузырьки. Обособленная простатическая железа отсутствует. Вагина образует объемистый семеприемник. Она открывается позади отверстия бурсы цирруса. Матка вначале сетчатая, впоследствии принимает вид лопастного мешка. Яйца с грушевидным аппаратом.

В ленточной стадии паразитируют в кишечнике грызунов.

Типичный подрод: *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) Kirschenblatt, 1938.

Подрод 1. *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938

Диагноз подрода. Семенники располагаются впереди женских половых желез во всю ширину среднего поля или же впереди и апорально от них. Женские половые железы лежат у задней границы членика.

Взрослые — у грызунов Европы, Азии и Северной Америки.

Типичный вид: *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *macrocephala* (Douthitt, 1915) n. comb.

Синоним: *Andrya macrocephala* Douthitt, 1915.

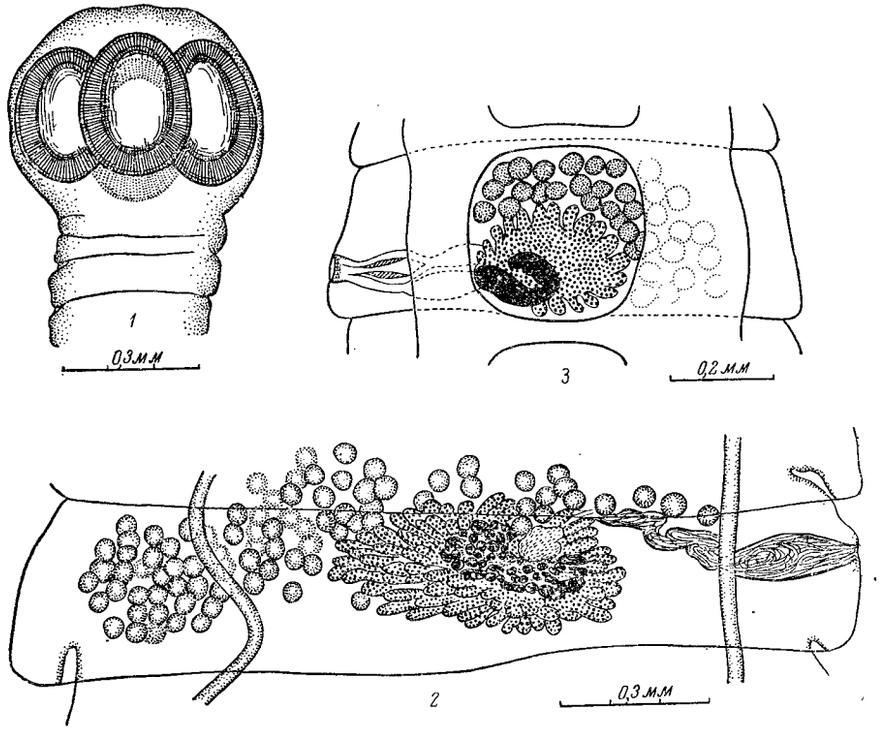
1. *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *macrocephala* (Douthitt, 1915) n. comb.
(рис. 190 — *3*)

Синонимы: *Andrya macrocephala* Douthitt, 1915; *Andrya translucida* Douthitt, 1915.

Хозяин: гофер — *Geomys bursarius* Shaw.
Место обнаружения: шт. Миннезота (Северная Америка).

Этот вид характеризуется непомерно широкими вентральными стволами экскреторной системы.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 34). Длина тела 100—200 мм, наибольшая ширина 1,4 мм. Относительно крупный сколекс 0,6—0,8 мм ширины, присоски 0,3 мм в диаметре. Вентральные экскреторные сосуды 0,32 мм ширины; в области отхождения поперечных каналов они еще расширяются, достигая 0,43 мм в поперечнике, что составляет около $^1/_3$ общей ширины членика.



190. 1, 2 — Aprostatandrya (*A.*) *caucasica* (Kirschenblatt, 1938) n. comb.

1 — сколекс (оригинал); *2* — гермафролитный членик (оригинал); *3—Aprostatandrya* (*A.*) *macrocephala* (Douthitt, 1915) n. comb., гермафродитный членик

Половые отверстия односторонни. В членике имеется 43—57 семенников. Они расположены впереди и апорально от яичника, выходя за линию апоральных экскреторных сосудов. Каждый семенник имеет 0,050 мм в диаметре. Семепровод образует хорошо выраженные наружный и внутренний семенные пузырьки. Грушевидная бурса цирруса 0,16 мм длины и 0,080 мм толщины. Она открывается в небольшую клоаку впереди отверстия вагины. Последняя в дистальной части окружена железистыми клетками, а в проксимальной образует огромный семеприемник. Женские половые железы располагаются почти по средней линии. В передней половине членика появляется сетевидная матка, переходящая экскреторные сосуды с дорзальной стороны. Позднее она превращается в единый поперечный резервуар, а затем становится мешковидной и дольчатой. Яйца 0,030—0,032 мм в диаметре, содержат грушевидный аппарат.

Литература: Киршенблат, 1938; Baer, 1927a; Douthitt, 1915; Harkema, 1936.

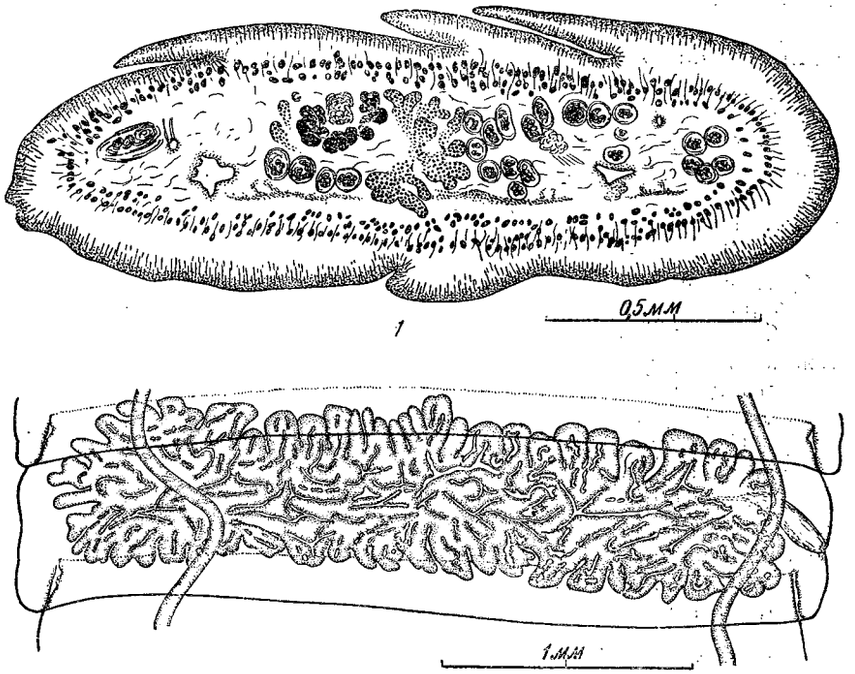
2. *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *caucasica* (Kirschenblatt, 1938) n. comb.

(рис. 190—192)

Синоним: *Andrya* (*Aprostatandrya*) *caucasica* Kirschenblatt, 1938.

Хозяева: *Microtus arvalis* Pall., *M. socialis* Pall., *M. nivalis* Mart., *Cricetulus migratorius* Pall.

Географическое распространение: Грузинская ССР (окрестности Тбилиси), Армянская ССР; в РСФСР отмечена нами как в Европейской части, так и в Сибири.



191. Aprostatandrya (*A.*) *caucasica* (Kirschenblatt, 1938) n. comb.

1 — поперечный срез гермафродитного членика; *2* — зрелый членик (оригинал)

Локализация: тонкие кишки.

Интенсивность инвазии: в среднем 1—2 экземпляра.

Экстенсивность инвазии: у *Microtus socialis*, по Киршенблату (1938), колеблется от 10 до 72%.

Историческая справка. *Aprostatandrya (A.) caucasica* является весьма банальным паразитом закавказских полевок, который был впервые описан в 1938 г. Киршенблатом. Этот автор для Грузии указывает в качестве его основного хозяина всего только один вид полевок — *Microtus socialis* Pall. В 1946 г. Ахумян на большом материале из различных районов Армении показала, что в список окончательных хозяев следует включить также обыкновенную и снежную полевок. Ахумян,

вслед за Киршенблатом, причисляет изученных ею гельминтов к роду *Andrya*. Мы помещаем их в род *Aprostatandrya* (Kirschenblatt, 1938) gen. nov.

Описание (по Киршенблату, 1938, стр. 20—24, и Ахумян, стр. 61—63). Длина тела 100—170 мм. Максимальная ширина 0,9—1,3 мм. Стробила краспедотного типа, содержит до 290 проглоттид. Сколекс 0,40—0,79 мм в диаметре, снабжен четырьмя направленными вперед очень мощными присосками, 0,26—0,33 мм ширины. Шейка 0,679—1,675 мм длины и 0,190—0,429 мм ширины в наиболее узком месте. Передние членики очень короткие, 0,076—0,098 × 0,377—0,396 мм; у гермафродитных члеников пропорции несколько выравниваются; зрелые вытянуты в продольном направлении.

Половые отверстия у многих экземпляров (по Киршенблату) располагаются унилатерально, у других они чередуются, распределяясь большими сериями на обеих сторонах стробилы. По Ахумян, половые отверстия чередуются. Две пары хорошо развитых экскреторных сосудов пролегают на расстоянии 0,132—0,151 мм от краев стробилы. Вентральные сосуды в задней части члеников соединены широкими анастомозами.

Зачатки половых желез появляются в самых первых члениках; полного развития они достигают в 40—50-м сегментах. Округлые или овальные семенники 0,032—0,063 мм в диаметре, располагаются в апоральной половине среднего поля, в некоторых случаях они переходят линию апоральных экскреторных сосудов. Число семенников в пределах одной и той же стробилы может варьировать в пределах 26—34. Семепровод образует наружный и внутренний семенные пузырьки и переходит в тонкий невооруженный циррус. Бурса цирруса 0,13—0,17 мм длины. Женские половые железы локализуются в поральной половине среднего поля у задней его границы. Многолопастный яичник 0,368—0,456 мм ширины. Позади него лежит тельце Мелиса и желточник 0,173—0,215 мм в поперечнике. Вагина следует позади бурсы цирруса вдоль задней стенки членика. Она образует грушевидный семеприемник 0,207—0,224 мм в диаметре. Матка сетчатая, становится мешковидной, в зрелом состоянии выходит за границы среднего поля. Округлые яйца 0,028—0,038 мм в диаметре, грушевидный аппарат 0,017—0,019 мм в диаметре.

Литература: Ахумян, 1946; Киршенблат, 1938, 1948.

3. *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *microti* (Hansen, 1947) n. comb.

(рис. 192)

Синоним: *Andrya microti* Hansen, 1947.

Хозяева: полевки — *Microtus ochrogaster* (Wagner).

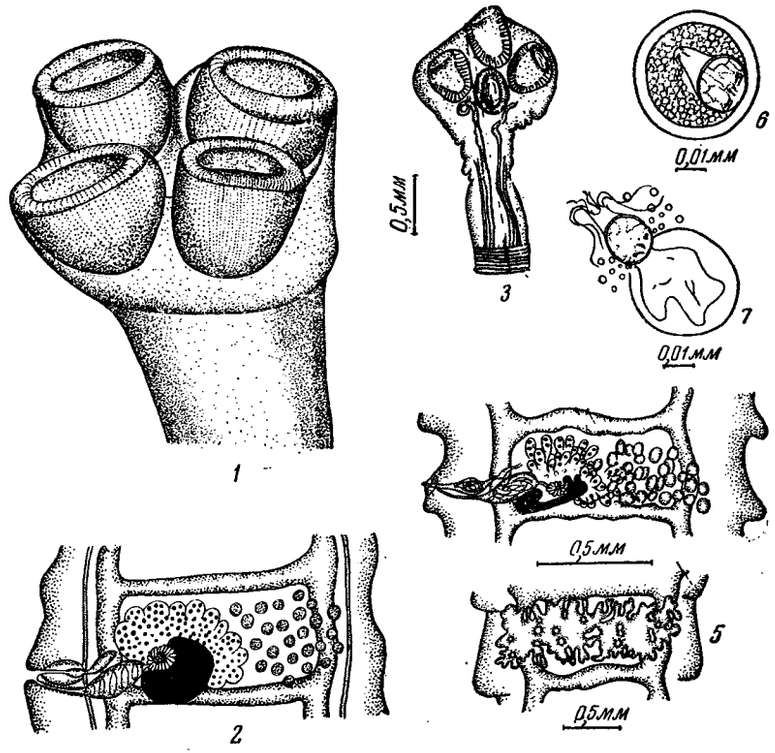
Место обнаружения: окрестности г. Линкольн (Небраска, США).

Локализация: тонкий кишечник.

Автор вида имел в своем распоряжении пять экземпляров взрослых цестод вида *A. microti*, найденных в одном кишечнике с цепнями рода *Paranoplocephala*.

Aprostatandrya (*A.*) *microti* по своему строению весьма близка *Aprostatandrya (A.) macrocephala* (Douthitt, 1915) n. comb., а также *Aprostatandrya* (*A.*) *caucasica* (Kirschenblatt, 1938), которая инвазирует полевок СССР.

Описание (по Гэнзену, 1947, стр. 280). Длина стробилы колеблется от 90 до 200 мм; наибольшая ширина 1,71—2,09 мм. Ширина сколекса 0,85—1,26 мм. Хорошо развитые мускулистые присоски 0,31—0,49 мм в диаметре. Узкая шейка 0,69—1,00 мм длины. Стробила состоит из многочисленных члеников с коротким парусом. Вентральные экскреторные сосуды 0,025—0,041 мм ширины.



192. 1, 2 — Aprostatandrya (*A.*) *caucasica* (Kirschenblatt, 1938) n. comb.

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Киршенблату, 1938); *3—7—Aprostatandrya (A.) microti* (Hansen, 1947) n. comb.; *3* — сколекс с шейкой; *4* — гермафродитный членик; *5* — зрелый членик; *6* — яйцо; *7* — эмбриофора, вышедшая из оболочек яйца (по Гэнзену, 1947)

Половые отверстия чередуются весьма неправильно, порядок чередования может выглядеть следующим образом: 10 : 3 : 26...16 : 8 : 8 : 6 : 5 и т. д. Половые отверстия находятся в задней четверти бокового края проглоттид. Слегка овальные семенники 0,041—0,060 мм в диаметре занимают апоральную половину членика, выходя дорзально от экскреторных сосудов в апоральное боковое поле. Отдельные семенники могут налегать на медиальное крыло яичника. Число семенников варьирует от 28 до 35. Бурса цирруса 0,178—0,233 × 0,055—0,069 мм, содержит внутренний семенной пузырек и усаженный шипиками циррус. Наружный семенной пузырек неотчетливо выражен. Женские половые железы занимают поральную половину среднего поля. Многолопастный вееровидный яичник 0,247—0,575 мм длины и 0,164—0,174 мм ширины состоит из 30—40 долей.

Почковидный желточник располагается у самой задней границы сегмента, дорзально и позади от поральной половины яичника. Тельце Мелиса имеется. Очень крупный семеприемник достигает в зрелых члениках 0,342 мм длины и 0,145 мм толщины и пересекает поральный экскреторный сосуд. Вагина располагается позади бурсы цирруса в одной горизонтальной плоскости с ней. Молодая матка сетчатая, позднее образует передние и задние слепые отростки. Она пересекает боковые сосуды с вентральной стороны. Округлые или овальные яйца 0,032—0,033 мм в диаметре, обладают тремя оболочками, из которых внутренняя образует грушевидный аппарат 0,024 мм длины. Диаметр онкосферы 0,010—0,011 мм. Рожки грушевидного аппарата оканчиваются нежными нитями.

У одного экземпляра последние пять сегментов были стерильными. Они по своей длине вдвое превосходили нормальные членики.

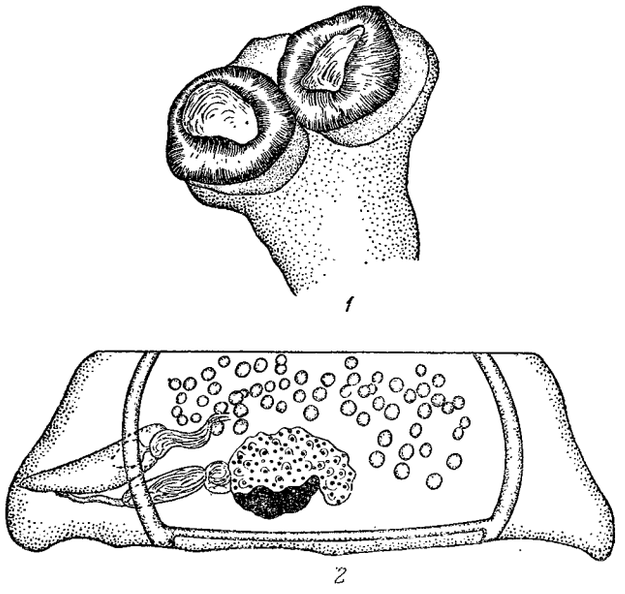
Литература: Hansen, 1947.

4. *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *neotomae* (Voge, 1946) n. comb.

(рис. 193)

Синоним: *Andrya neotomae* Voge, 1946.

Хозяин: лесная крыса — *Neotoma fuscipes*.
Локализация: тонкая кишка.
Интенсивность инвазии: 13 экземпляров.
Место обнаружения: Калифорния (Северная Америка).



193. Aprostatandrya (*A.*) *neotomae* (Voge, 1946) n. comb.
1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Воудж, 1946)

Историческая справка. Упомянутый вид был первоначально описан под именем *Andrya neotomae* Voge, 1946. В связи с отсутствием обособленной простатической железы и наличием семенных пузырьков мы помещаем его в род *Aprostatandrya* (Kirschenblatt, 1938) gen. nov. По характеру расположения семенников впереди и апорально от женских

половых желез *A. neotomae* находит место среди цестод подрода *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938.

Описание (по Воуджу, 1946, стр. 36—37). Средняя длина изученных экземпляров составляет около 130 мм. Сколекс 0,355—0,640 мм (в среднем 0,515 мм) в диаметре, переходит в шейку 0,256—0,533 мм длины и 0,162—0,337 мм ширины. Присоски 0,195—0,249 мм в диаметре. Стробила расширяется постепенно; сегменты вытянуты в поперечном направлении: гермафродитные 0,47—0,73 мм длины и 1,73 —2,26 мм ширины, зрелые 1,20—1,60 мм длины и 2,73—3,33 мм ширины. Имеется две пары латеральных стволов выделительной системы, из которых широкие вентральные соединены в каждом членике поперечным анастомозом.

Половые отверстия неправильно чередуются, открываясь у передней границы задней трети длины бокового края члеников. Порядок чередования следующий: 3; 1; 1; 3; 1; 2; 1; 3; 1; 3; 2; и т. д.; при этом следует подряд на одной стороне не более восьми отверстий. В каждом членике развивается от 60 до 70 семенников диаметром 0,035—0,088 мм, расположенных впереди и апорально от женских половых желез. Они занимают непрерывное поле в пространстве между экскреторными сосудами. Бурса цирруса 0,320—0,444 мм в длину и 0,089—0,142 мм толщины. Семепровод образует наружный и внутренний семенные пузырьки и переходит в невооруженный циррус. Женские половые железы располагаются слегка порально от средней линии. Лопастный яичник лежит впереди бобовидного желточника. Ширина яичника 0,284—0,622 мм. Вагина открывается на дне половой клоаки позади бурсы цирруса. Яичник закладывается в самых первых члениках, но окончательного развития достигает не ранее 90-го. Зачатки семенников и бурсы цирруса становятся различимы в районе 40—60-го и достигают полного развития к 80-му сегменту. Матка в виде диффузной сети появляется в районе молодых гермафродитных члеников. Позднее она принимает форму лопастного мешка. Яйца 0,053 мм в диаметре. Грушевидный аппарат имеется.

Литература: Voge, 1946.

5. *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *ondatrae* (Rausch, 1948) n. comb.

(рис. 194)

Синоним: *Andrya ondatrae* Rausch, 1948.

Хозяин: ондатра — *Ondatra zibethica zibethica* L.
Локализация: тонкий кишечник.
Место обнаружения: штат Огайо (США).

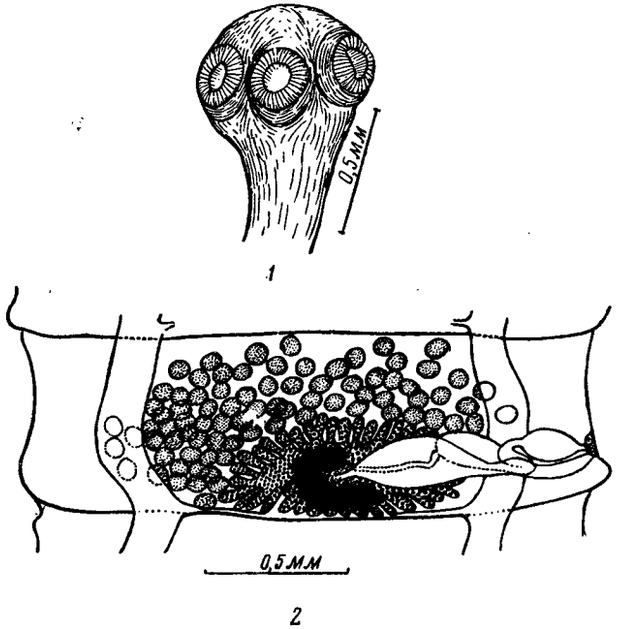
Данный вид цепней описан Раушем (Rausch, 1948) под именем *Andrya ondatrae*.

В дискуссионной части работы Рауш принимает предлагаемое Киршенблатом (1938) деление рода *Andrya* на два подрода и причисляет свой новый вид к подроду *Aprostatandrya* Kirsch., 1938.

Придавая этому подроду родовое значение, по характеру расположения семенников мы делим его, в свою очередь, на два подрода, причем *A. ondatrae* по расположению семенников впереди яичника отходит к типичному подроду *Aprostatandrya*, но уже в новом его понимании. Таким образом, полное название этого вида будет выглядеть как *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *ondatrae* (Rausch, 1948) n. comb. Если учесть, что у двухсот обследованных на территории США мускусных крыс *A. ondatrae* была встречена лишь один раз и в количестве одного экземпляра, то нетрудно притти к такому предположению, что данный паразит нормально

обитает в организме какого-то другого грызуна и ондатра не является облигатным хозяином цестод этого вида. При этом вновь возникает вопрос об идентичности *A.* (*A.*) *ondatrae A.* (*A.*) *macrocephala* и *A.* (*A.*) *sciuri*.

Описание (по Раушу, 1948, стр. 178—179). Длина тела около 155 мм. Наибольшая ширина, около 3 мм, приходится на участок стробилы, следующий за гермафродитным ее отделом. Края стробилы зубчатые. Членики вытянуты в поперечном направлении. Гермафродитные сегменты 0,425 × 1,700 мм; у зрелых члеников ширина вдвое превосходит длину. Диаметр сколекса 0,681 мм, присоски 0,250 мм. Шейка около 0,7 мм длины.



194. Aprostatandrya (*A.*) *ondatrae* (Rausch, 1948) n. comb.
1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Раушу, 1948)

Дорзальный экскреторный канал располагается кнаружи от вентрального; последний имеет около 0,085 мм в диаметре. Ширина дорзального канала 0,013 мм. Ширина поперечного протока, соединяющего вентральные каналы, около 0,025 мм.

Половые отверстия локализуются у заднего угла сегмента. Они неправильно чередуются, располагаясь преимущественно на правой стороне стробилы. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов. В каждом членике содержатся от 75 до 95 семенников (в среднем 83), диаметр которых достигает 0,085—0,095 мм. Они располагаются впереди и латерально от яичника, концентрируясь в большей степени в апоральной половине сегмента. Они залегают на разных горизонтальных уровнях и могут заходить дорзально от экскреторных сосудов. В небольшом количестве семенники могут выходить кнаружи от сосудов, особенно с апоральной стороны. Бурса цирруса в гермафродитных члениках 0,213—0,224 мм длины и 0,113—0,122 мм ширины, т. е. длина ее вдвое превосходит толщину. Внутренний семенной пузырек очень сильно развит и достигает

размеров 0,156 × 0,100 мм. Семепровод медиально от бурсы цирруса описывает петлю и образует крупный наружный семенной пузырек, латеральная часть которого петлеобразно изогнута. Женские половые железы располагаются почти по средней линии (слегка порально). Крупных размеров резко лопастный яичник лежит у задней границы членика. Он достигает 0,78 мм ширины и 0,34 мм длины. Асимметричный желточник с более развитой апоральной частью локализуется дорзально от яичника. Матка распространяется с дорзальной и вентральной стороны от экскреторных сосудов в боковые поля члеников. Зрелые сегменты целиком забиты яйцами, которые содержат хорошо выраженный грушевидный аппарат. Диаметр яиц 0,033—0,040 мм (в среднем 0,036 мм).

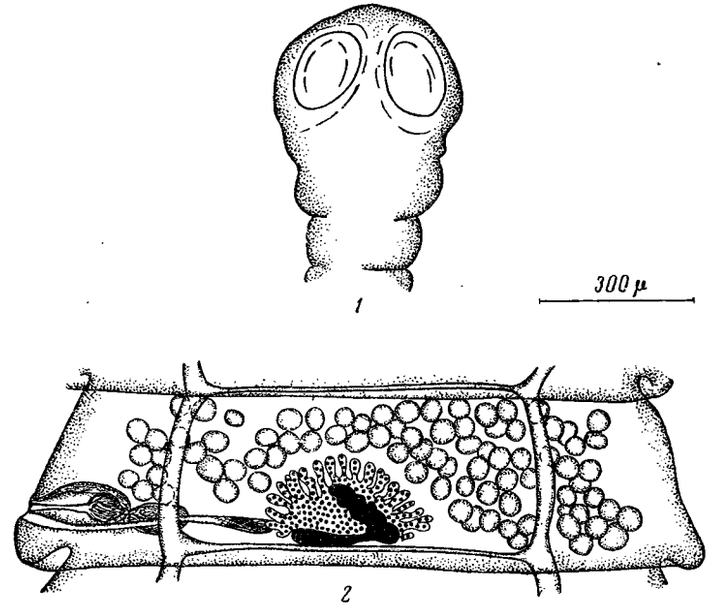
Литература: Rausch, 1948.

6. *Aprostatandrya* (*Aprostatandrya*) *sciuri* (Rausch, 1947) n. comb.

(рис. 195)

Синоним: *Andrya sciuri* Rausch, 1947.

Хозяин: грызун — *Glaucomys sabrinus macrotis* Mearns.
Локализация: тонкий кишечник.
Место обнаружения: шт. Висконсин (США).



195. Aprostatandrya (*A.*) *sciuri* (Rausch, 1947) n. comb.
1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Раушу, 1947)

Историческая справка. В 1947 г. Рауш (Rausch) описал этот вид паразитов грызунов Северной Америки под именем *Andrya sciuri*. В 1948 г. тот же автор, приняв предложенное Киршенблатом (1938) подразделение рода *Andrya* на два подрода, отнес его к подроду *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938. Сохранив подродовую принадлежность, мы причисляем *Andrya sciuri* к роду *Aprostatandrya*.

Описание (по Раушу, 1947, стр. 316—317). Длина тела около 170 мм; наибольшая ширина 2 мм. Гермафродитные членики сильно вытянуты в поперечном направлении; дальше кзади длина сегментов постепенно увеличивается, а ширина убывает. Сколекс 0,38 мм ширины, несет четыре присоски 0,15 мм в диаметре. Сегментация в слабо выраженной форме заметна непосредственно позади сколекса. Зачатки половых органов появляются очень рано. Половые отверстия неправильно чередуются. Подавляющее большинство их локализуется на правой стороне стробилы, в задней трети края члеников. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов.

В каждом сегменте имеется 100—110 семенников 0,40—0,050 мм в диаметре, расположенных в одной горизонтальной плоскости впереди и по сторонам от яичника, причем главная масса семенников находится в апоральной половине сегмента. Позади женских половых желез и позади половых протоков семенники полностью отсутствуют. Значительное количество семенников выходит за линию экскреторных сосудов не только с апоральной, но также и с поральной стороны сегмента, располагаясь впереди от семенных пузырьков и дна бурсы цирруса. Последняя 0,200 мм длины и 0,085 мм толщины, очень мускулиста. Циррус невооруженный. Наружный и внутренний семенные пузырьки хорошо развиты. Женские половые железы располагаются почти по средней линии, в задней половине среднего поля. Вагина проходит позади и временами несколько вентрально от бурсы цирруса. Она образует крупный семеприемник, залегающий у задней стенки членика, кнутри от дна половой бурсы. Семеприемник достигает величины 0,420×0,180 мм; в задней половине стробилы он постепенно уменьшается и затем почти исчезает. Развитие матки протекает обычным путем. Зрелые сегменты заполнены яйцами 0,052—0,056 мм в диаметре. Эмбриофора около 0,033 мм длины, обладает хорошо развитым грушевидным аппаратом.

Литература: Rausch, 1947, 1948.

Подрод 2. *Sudarikovina* subgen. nov.

Диагноз. Семенники располагаются полукругом позади или позади и апорально от женских половых желез. Последние несколько удалены от задней стенки членика.

В имагинальной стадии паразитируют в кишечнике африканских грызунов.

Типичный вид: *Aprostatandrya (Sudarikovina) monodi* (Joyeux et Baer, 1930) n. comb.

Синоним: *Andrya monodi* Joyeux et Baer, 1930.

К этому подроду мы относим еще один вид: *Aprostatandrya (Sudarikovina) africana* (Baer, 1933) n. comb.

Определительная таблица видов подрода *Sudarikovina*

1 (2). Семенников 15. У грызунов Африки . . . . . *Aprostatandrya (Sudarikovina) monodi* (Joyeux et Baer, 1930) n. comb. стр. 411

2 (1). Семенников около 30. У грызунов Африки . . . . . *Aprostatandrya (Sudarikovina) africana* (Baer, 1933) n. comb. . . . стр. 412

1. *Aprostatandrya (Sudarikovina) monodi* (Joyeux et Baer, 1930) n. comb.

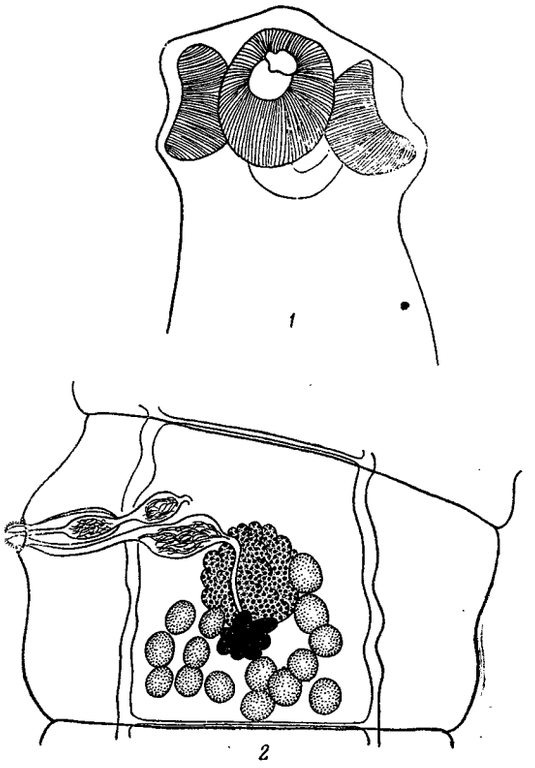
(рис. 196)

Синоним: *Andrya monodi* Joyeux et Baer, 1930.

Хозяин: грызун — *Xerus (Euxerus) erythropus* (E. Geoff.).

Место обнаружения: Нигерия (Африка).

Историческая справка. Этот своеобразный гельминт был описан Жуайе и Бэром как представитель рода *Andrya* Railliett, 1893. В связи с отсутствием обособленной простаты мы его переводим в род *Aprostatandrya*. В отличие от типичного вида рода (*Aprostatandrya macrocephala*), семенники у него располагаются полукругом позади и по сторонам от женских половых желез, что определяет принадлежность к подроду *Sudarikovina*, subgen. nov.



196. Aprostatandrya (S.) monodi (Joyeux et Baer, 1930) n. comb.

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик (по Жуайе и Бэру, 1930)

Описание (по Жуайе и Бэру, 1930, стр. 217—220). Длина расправленной стробилы около 50 мм, ширина 0,8 мм. Сколекс относительно маленький, 0,18—0,19 мм ширины. Диаметр присосок 0,07—0,08 мм. Авторы вида отмечают, что «хоботок довольно слабо развит». В действительности никакого хоботка этот паразит не имеет (рис. 196), и речь идет о выпуклой апикальной поверхности самого сколекса. Зрелые членики вытянуты в продольном направлении; они имеют 1,2 мм длины и 0,8 мм ширины. Число семенников равно 15. Бурса цирруса 0,12 мм длины и 0,042 мм толщины, достигает линии порального выделительного сосуда (по рисунку). Она открывается впереди вагины. Наружный и внутренний семенные пузырьки хорошо развиты. Циррус вооружен шипиками. Матка развивается довольно рано. Она имеет сетчатую структуру и простирается с вентральной стороны далеко назад, за линию положения семеприемника. Яйца 0,055 × 0,040 мм. Грушевидный аппарат имеется.

Литература: Joyeux et Baer, 1930.

2. *Aprostatandrya (Sudarikovina) africana* (Baer, 1933) n. comb.

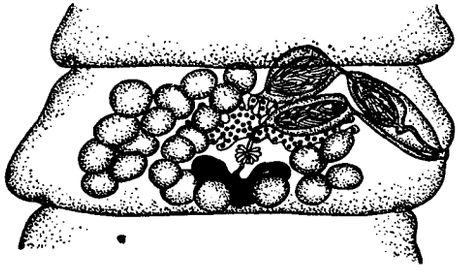
(рис. 197)

Синоним: *Andrya africana* Baer, 1933.

Хозяин: грызун — *Tateria lobengulae* de Winton.

Место обнаружения: Южная Родезия (Африка).

Историческая справка. Ж. Бэр (1933) описал данный вид по фрагментам стробилы цестод из кишечника африканского грызуна (*Tateria*) и отнес его к роду *Andrya*. По наличию наружного семенного пузырька и отсутствию простаты мы переводим его в род *Aprostatandrya*. Семенники *A. africana* располагаются преимущественно апорально и позади женских половых желез и половых протоков. Некоторое количество семенников может находиться впереди апоральной половины яичника, но и в этом случае мужские половые железы не заходят кпереди от вагины. Поэтому мы считаем возможным причислить этот вид к подроду *Sudarikovina*, subgen. nov. В пользу такого решения говорит факт обнаружения *A. africana* на территории Африки, в области распространения типичного вида данного подрода.



197. Aprostatandrya (*S.*) *africana* (Baer, 1933) n. comb.
Гермафродитный членик (по Бэру, 1933)

Описание (по Бэру, 1933, стр. 48—50). В изученном материале наиболее длинный фрагмент стробилы имел 15 мм длины. Сколекс не изучен.

Половые отверстия односторонни, локализуются в середине латерального края члеников.

Семенники располагаются в два слоя в дорзальной части медуллярной паренхимы и окружают женские железы в виде буквы С, открытой спереди и порально. Число семенников 26—30. Толстая бурса цирруса, 0,19 × 0,17 мм, достигает вентрального экскреторного сосуда. Она содержит крупный семенной пузырек и невооруженный циррус. Наружный семенной пузырек очень крупный. Простатическая железа отсутствует. Женские половые железы располагаются у средней линии, ближе к поральному краю членика. Сильно изрезанный яичник вытянут в поперечном направлении. Он залегает в передней половине среднего поля. Почковидный желточник находится позади яичника, в задней половине членика. Вагина пролегает позади бурсы цирруса; у дна последней она расширяется, образуя крупный удлиненно-овальный семеприемник. Женское половое отверстие локализуется позади мужского. Матка сетчатая. Авторы вида ограничиваются указанием, что матка такая же, как и у прочих видов *Andrya* (в старых его границах), а между тем, у одних видов этой группы цестод матка располагается целиком впереди от места, занимаемого женскими половыми железами, у других (*A. monodi*) она лежит преимущественно позади от этого пункта. Таким образом, благодаря неточности, допущенной в первоописании, положение матки *A. africana* остается неизвестным. Онкосферы мелкие, 0,011 мм в диаметре, снабжены рудиментарным грушевидным аппаратом.

Экскреторная система и мускулатура не описаны вследствие плохой сохранности типичных экземпляров.

Литература: Joyeux et Baer, 1933.

Род IV. *Cittotaenia* Riehm, 1881

Синоним: *Dipylidium* Riehm, 1881, nec Leuckart, 1863.

Ревизия рода *Cittotaenia*

Род *Cittotaenia* установил Рим (Riehm, 1881) для цестод кроликов с типичным и единственным видом *C. latissima* Riehm, 1881, которая оказалась синонимом *Taenia denticulata* Rudolphi, 1804. В том же году Рим отказался от признания рода *Cittotaenia* и перевел его типичный вид в род *Dipylidium* Riehm, 1881, nec Leuckart, 1863. До этого времени виды, относимые впоследствии к роду *Cittotaenia*, причислялись к родам *Taenia* Linné, *Alyselminthus* Zeder, *Halyzis* Zeder и др., которые являлись сборными группами. Бланшар (1891) всех цестод грызунов и копытных с парным половым аппаратом включил в род *Moniezia* Blanchard, 1891, однако Стайлс (Stiles, 1893) вывел из его состава цестод грызунов, не определив их систематического положения. Райе (Railliet, 1893) установил род *Ctenotaenia* для одного вида цестоды сурка — *C. marmotae* (Frölich, 1802) Railliet, 1893, но Стайлс (Stiles, 1896) отнес его в синонимы рода *Cittotaenia* Riehm, 1881, восстановив приоритет Рима. С той поры во всех крупных работах родовое название *Ctenotaenia* фигурирует как синоним *Cittotaenia*, однако уже Стайлс подметил неоднородность созданной им группировки организмов и разделил род *Cittotaenia* на две группы:

1) группа «marmotae» включает виды, отличающиеся толстой мускулистой бурсой цирруса;

2) группа «pectinata» — представители этой группы имеют узкую бурсу со слабо развитой мускулатурой ее стенки.

В последующие годы к роду *Cittotaenia* была отнесена целая плеяда видов цепней, обитающих в кишечнике птиц различных отрядов:

1) *Cittotaenia avicola* Fuhrmann, 1897, от утки *Anas* sp.(?);

2) *C. psittacea* Fuhrmann, 1904, от совиных попугаев Новой Гвинеи — *Stringops habroptilus* Gray;

3) *C. rhea* Fuhrmann, 1904, от американских страусов нанду — *Rhea americana*;

4) *C. kuvaria* (Shipley, 1900) Fuhrmann, 1901, от голубиных птиц островов Малайского архипелага;

5) *C. columbae* Skrjabin, 1915, от голубя (*Columba* sp.) Новой Гвинеи;

6) *C. arvicola* (Fuhrmann, 1897), от куриных Индии (в работе Мегита, 1927);

7) *C. africana* Joyeux et Baer, 1927, от *Bucorax* sp. Конго;

8) *C. sandgroundi* Davis, 1944, от яванской древесной утки *Dendrocygna javanica*.

Перечисленные виды довольно разнообразны по своему анатомическому строению. Их объединяет, по сути дела, лишь признак парности полового аппарата. Более того, ни один из перечисленных паразитов птиц в своей анатомии не соответствует строению типичного вида—*C. denticulata*, который характеризуется сетчатой маткой и множественностью продольных стволов экскреторной системы. Для всех этих видов характерно наличие трубчатой матки и двух пар продольных стволов выделительной системы. Многие из них оказались в составе рода *Cittotaenia* вследствие ошибочного определения их систематического положения:

1. *Cittotaenia sandgroundi* Davis, 1944, в действительности, как это нам удалось установить, является не чем иным, как *Diplogynia oligorchis* (Maplestone, 1922) Baer, 1925, которая в 1925 г. была избрана типом рода *Diplogynia* Baer. В данном случае в род *Cittotaenia* была занесена цестода из другого семейства — *Hymenolepididae*, типичные представители которого обладают хоботком, вооруженным крючьями. У рода *Diplogynia* крючья отсутствуют, но имеется рудимент хоботка.

Cittotaenia sandgroundi Davis, 1944, мы низводим (Спасский, 1948) в число синонимов *Diplogynia oligorchis* (Maplestone) Baer, 1925.

2. *Cittotaenia africana* Joyeux et Baer , 1927, по нашему мнению, должна быть причислена к роду *Paronia* Diamare, 1900.

3. *Cittotaenia kuvaria* (Shipley, 1900) Fuhrmann, 1901, и *Cittotaenia columbae* Skrjabin, 1915, мы выделяем из рода *Cittotaenia* и переводим в род *Coelodela* Shipley, 1900.

4. Видовое название «*Cittotaenia arvicola* Fuhrmann, 1897» возникло, повидимому, в результате типографской опечатки в работе Меггит, 1927. По всей вероятности, Меггит, 1927, имеет в виду *Cittotaenia avicola* Fuhrmann, 1897. Меггит (1927) имел в своем распоряжении единственный экземпляр цестод куриных без зрелых члеников, поэтому матка осталась совершенно не изученной. Описание вида весьма поверхностно; в связи с этим *C. arvicola* мы рассматриваем как species inquirenda.

5. *Cittotaenia avicola* Fuhrmann, 1897, по своему анатомо-морфологическому облику стоит очень близко к *C. cittelli* (Kirschenblatt, 1939) Kirschenblatt, 1947, или *C. marmotae* (Frölich, 1802) Stiles et Hassall, 1896; к тому же и сам факт ее паразитирования у птиц остается не доказанным (см. стр. 260).

В итоге из восьми видов *Cittotaenia*, описанных от птиц, только два — *C. psittacea* Fuhrmann, 1904, и *C. rhea* Fuhrmann, 1904, можно считать законными. Однако их принадлежность к роду *Cittotaenia* оказывается под сомнением, поскольку анатомия матки и экскреторной системы не соответствует строению типа рода *C. denticulata* (Rudolphi).

К началу 1948 г. список видов аноплоцефалид млекопитающих, относимых к роду *Cittotaenia*, уже содержал около восьми наименований, в том числе семь видов гельминтов грызунов и один вид цестод оленей (*C. dratchynskii* Romanovitsch, 1915). Кроме того, в состав рода *Cittotaenia* Бэр (1927а) относит паразита свиней *Paramoniezia suis* Maplestone et Southwell, 1923, которую он причислил к виду *Cittotaenia psittacea*.

Мы считаем бесспорными только виды *Cittotaenia*, описанные от грызунов. *Paramoniezia suis* оставляем в составе рода *Paramoniezia*. К этому же роду временно причисляем также и *C. psittacea*, но в качестве самостоятельного вида. *Cittotaenia dratchynskii* Romanovitsch, 1915, за недостатком удовлетворительного описания, рассматриваем как species inquirenda. Остальные виды, обнаруженные у грызунов, распределяем на три рода, различающиеся прежде всего по строению матки и выделительной системы.

1. Род *Cittotaenia* Riehm, 1881,— матка закладывается в виде крупноячеистой сети; продольные стволы экскреторной системы многочисленны.

2. Род *Ctenotaenia* Railliet, 1893,— матка закладывается в виде прямого поперечного тяжа; экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов.

3. Род *Mosgovoyia*, Spassky, 1951,—матка закладывается в виде поперечного тяжа; продольные экскреторные каналы многочисленны.

Основание к такому подразделению рода *Cittotaenia* мы находим в анализе филогенетических отношений цестод грызунов, в результате которого

отчетливо проявляется полифилитическое происхождение аноплоцефалид с парным половым аппаратом и трубчатой маткой.

При сопоставлении между собой аноплоцефалид грызунов с непарным и парным половым аппаратом выявилось весьма интересное положение. По топографии и строению половых желез и копулятивного аппарата «*Cittotaenia*» *pectinata* (которую мы избрали типом рода *Mosgovoyia*, Spassky) стоит значительно ближе к цестодам пищух, которые обладают непарным половым аппаратом, чем к *Ctenotaenia marmotae* Railliet, 1893, или «*Cittotaenia*» *citelli* Kirschenblatt, 1939, хотя последние имеют по два комплекта половых желез в каждом членике. Внешнее сходство *C. marmotae* и *C. pectinata* настолько значительно, что Ж. Бэр (1927а) считает их синонимами. Однако Киршенблат (1947) при установлении видовой самостоятельности *C. citelli* подходит к предположению о том, что *Ctenotaenia marmotae* следует отделить от *C. pectinata*. Мы поддерживаем точку зрения Киршенблата. При сопоставлении экземпляров *C. pectinata* (паразит зайцев) и *Schizorchis altaica* (паразит пищухи) невольно напрашивается предположение, что вид *C. pectinata* возник путем удвоения полового аппарата от предка *Schizorchis*. Анатомическое сходство этих видов подкрепляется близким родством окончательных хозяев: зайцы и пищухи относятся к одному подотряду двупарнорезцовых. С другой стороны, *Ctenotaenia marmotae* и *C. citelli* не имеют существенных (родовых) анатомических отличий от цестод рода *Paranoplocephala* (например, *Paranoplocephala ryjikovi*, *P. transversaria*), которые обитают у той же группы хозяев (сурки). Если разрезать стробилу *C. citelli* и *P. transversaria* по медианной линии и сопоставить поральные половины стробил, то определение родовой принадлежности окажется невозможным. Следовательно, единственным критерием рода в данном случае является признак парности полового аппарата. Однако удвоение комплекта этих органов может иметь место в любой группе аноплоцефалид. Обычно цестодологи этому признаку придают родовое значение, не вдаваясь в изучение филогенетических связей цестод, обладающих парным половым аппаратом.

Явление умножения половых аппаратов отмечено и у таких цепней, которые нормально обладают одним комплектом мужских и женских половых желез, например, у *Thysaniezia giardi*. Фурман (1932) наблюдал в члениках *Cittotaenia psittacea* по три и четыре набора женских половых желез, а Рим (1881) в члениках *C. denticulata* неоднократно находил третий недоразвитый комплект женских половых желез.

Следовательно, формы с умноженным половым аппаратом возникают и в настоящее время, но этот признак закрепился лишь у определенных видов (или родов), и в каждом отдельном случае он имеет свою историю и давность возникновения. Поэтому таксономическое значение данного явления следует устанавливать особо для каждой группы цепней (это справедливо и в отношении прочих признаков). Поскольку естественная система цепней должна отражать их родственные отношения, то *C. pectinata* (паразит зайца) может быть сведена в одну систематическую группу родового или надродового порядка лишь с родом *Schizorchis* (паразит пищухи), но совсем не с *C. citelli* или *C. marmotae* (паразиты беличьих), которые в своем происхождении теснее связаны с некоторыми видами рода *Paranoplocephala* от той же группы хозяев. Столь же очевидна необходимость обособления этих двух филогенетических групп от *C. denticulata*, которая обладает сетчатой маткой.

Поскольку наличие сетчатой матки является критерием подсем. *Moniezziinae*, то возникает необходимость решить вопрос не только о пребывании *C. denticulata* в одном роде с *C. marmotae* и *C. pectinata*, но об их

совместном пребывании в пределах систематических единиц более высокого порядка. Необходимость разделения рода *Cittotaenia* на три рода: *Cittotaenia*, *Ctenotaenia* и *Mosgovoyia* нам кажется совершенно очевидной. Вопрос о принадлежности рода *Cittotaenia* (в котором мы оставляем лишь один вид — *C. denticulata*) к подсем. *Monieziinae*, за неимением материала для собственных исследований, мы не можем считать окончательно разрешенным.

Мы причисляем род *Cittotaenia* к подсем. *Monieziinae*, поскольку типичному виду (*C. denticulata*) свойственно наличие сетчатой матки, но общность происхождения признака сетчатости матки у родов *Moniezia* и *Cittotaenia* не доказана, а наличие множественности продольных стволов экскреторной системы у *C. denticulata* говорит о сходстве этого вида с цепнями подсем. *Anoplocephalinae*, среди которых также встречаются формы с многочисленными экскреторными сосудами.

Предпринятое разукрупнение рода *Cittotaenia* приводит к необходимости коренным образом перестроить его диагноз, который формулируем следующим образом.

Диагноз. *Monieziinae* крупных размеров. Сколекс имеет четыре присоски без придатков. Стробила плоская, широкая, проглоттиды сильно вытянуты в поперечном направлении. В развитых сегментах, помимо дорзальных и вентральных, имеются добавочные продольные стволы выделительной системы. Половой аппарат парный. Половые протоки следуют дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Многочисленные семенники располагаются в среднем поле членика. Латерально от желточника позади вагины семенники отсутствуют. Семепровод перед вхождением в бурсу цирруса описывает петли и извилины, окруженные слоем железистых клеток; обособленный наружный семенной пузырек отсутствует. Основные отделы вагины — копулятивная часть и семеприемник хорошо выражены. Женские половые железы располагаются в боковых частях среднего поля.

Матка в виде несложной узкой сети с небольшим количеством ячеек тянется поперек среднего поля членика впереди женских половых желез. По мере заполнения яйцами островки паренхимы в ячейках сети вытесняются, и матка принимает вид лопастной поперечной трубки или мешка.

Окончательными хозяевами служат грызуны сем. заячьих — *Leporidae*.

Промежуточные хозяева: панцырные клещи надсем. *Oribatoidea*.

Типичный и единственный вид: *Cittotaenia denticulata* (Rudolphi, 1804) Riehm, 1881.

1. *Cittotaenia denticulata* (Rudolphi, 1804), Riehm, 1881

(рис. 198, 199)

Синонимы: *Taenia denticulata* Rudolphi, 1804, e. p.; *Alyselminthus denticulata* (Rugolphi, 1804) Blainville, 1928, e. p.; *Taenia goezei* Baird, 1853; *Cittotaenia latissima* Riehm, 1881; *Dipylidium latissimum* (Riehm, 1881) Riehm, 1881; *Taenia latissima* (Riehm, 1881) Neumann, 1888, *Moniezia goezei* (Baird, 1853) Blanchard, 1891; *Moniezia denticulata* (Rudolphi, 1804) Blanchard, 1891, e. p.; *Moniezia latissima* (Riehm, 1881) Blanchard, 1891; *Ctenotaenia goezei* (Baird, 1853) Railliet, 1893; *Ctenotaenia denticulata* (Rudolphi, 1804) Stiles et Hassall, 1896.

Дефинитивные хозяева: кролики и зайцы — *Oryctolagus cuniculus* (L.), *O. cuniculus algiris*, *Lepus timidus* L., *L. europaeus* Pall.

Промежуточные хозяева: панцырные клещи группы *Oribatei — Cepheus cepheiformes*, *Liacarus coracinus*, *Scheloribates laevigatus*, *Scutovertex minutus*, *Trichoribates incisellus*, *Xenillus tegeocranus* (установлены для Западной Европы).

Локализация в организме окончательного хозяина: в нижнем отделе тонкой кишки.

Географическое распространение: Европа, включая Англию.

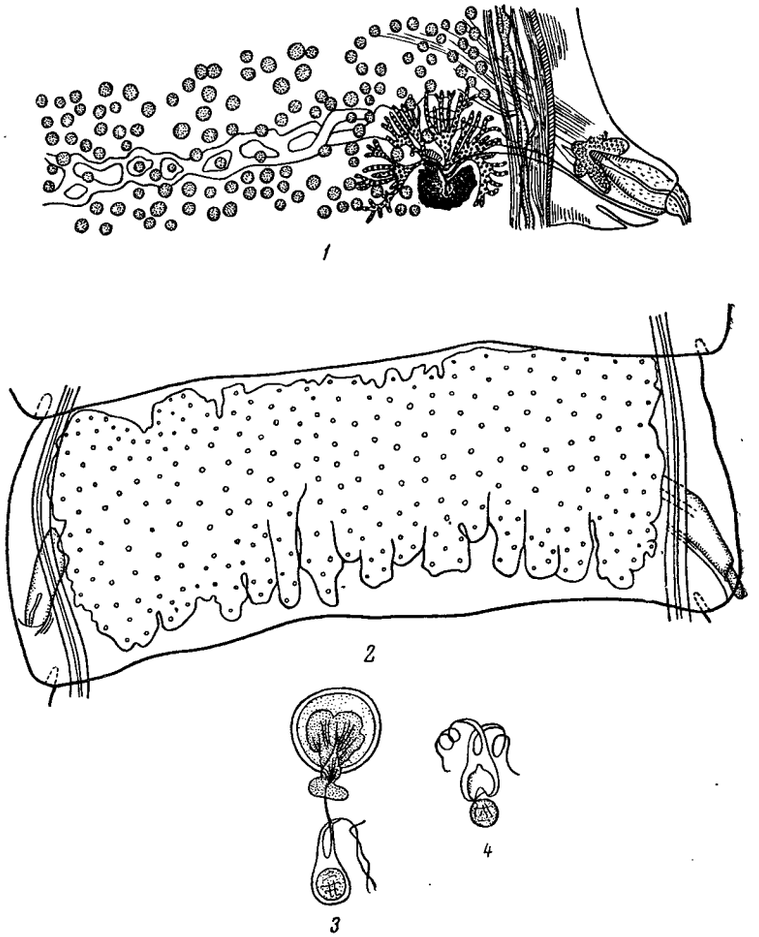
Историческая справка. Данный вид паразитов заячьих (*Leporidae*) установил Рудольфи (1804) под именем *Taenia denticulata*. Последующие авторы именем *T. denticulata* часто называли цестод рогатого скота. Стайлс (1893) разграничил эти виды паразитов, отнеся цестод копытных к роду *Moniezia*. Стайлс и Гэссэл (1896), изучая оригинальный материал Рудольфи, установили, что под названием «*Taenia denticulata* Rud.» скрывается два вида: *Cittotaenia denticulata* (Rudolphi, 1804) и *Cittotaenia pectinata* (Goeze, 1782) Railliet, 1893.

В списке синонимов *Cittotaenia denticulata* (Rud.) числятся также *Taenia goezei* Baird, 1853, и *Dipylidium latissimum* (Riehm, 1881). Этот последний был первоначально описан как *Cittotaenia latissima* Riehm, 1881, но в том же году переименован на *Dipylidium latissimum* (Riehm, 1881) Riehm, 1881; Нейман (Neumann, 1888) помещает его в род *Taenia*, а Бланшар (1891) переводит в род *Moniezia* Blanchard, 1891. Стайлс и Гэссэл (1896), пересмотрев оригинальный материал по *Taenia goezei*, Baird, 1853, и *Cittotaenia latissima* Riehm, 1881, установили их идентичность с *C. denticulata* (Rudolphi, 1804), подтвердив приоритет Рудольфи. Из работ последнего времени следует отметить исследование Джона (John, 1926), который дал наиболее подробное описание вида, и Арнольда (Arnold, 1938), изучившего паразита на свежем материале в 19 экземпляров.

Описание (по литературным данным). Длина тела от 300 до 800 мм; наибольшая ширина достигает 13—15 мм (обычно 10—13 мм), толщина 3—3,5 мм. Сколекс четырехугольного сечения. Ширина его у взрослых экземпляров варьирует в пределах от 0,57 до 1,18 мм при толщине 0,43—0,55 мм. У молодых экземпляров диаметр сколекса составляет всего только 0,1—0,5 мм. Округлые мощные присоски 0,23—0,30 мм в поперечнике направлены вперед и несколько в сторону. Шейка очень короткая или отсутствует.

Стробила желтоватого цвета, включает до 260—300 сегментов краспедотного типа, сильно вытянутых в поперечном направлении. Средняя длина гермафродитных члеников 0,3—0,8 мм, максимальная 2,0 мм; зрелые достигают 3 мм длины и 3,0—3,5 мм ширины. Мускулатура стробилы сильно развита. Продольные волокна образуют анастомозирующие пучки, расположенные в два концентрических слоя. Размер пучков в боковых полях стробилы меньше, чем в пределах среднего поля. Возле сколекса оба слоя сходятся в один. Поперечные волокна пучков не образуют. Вертикальные волокна тесно сближены на границе смежных члеников. Экскреторная система представлена парой дорзальных и парой вентральных главных боковых стволов, последние в задней части каждого сегмента образуют поперечный анастомоз. Кроме того, в развитых сегментах имеются добавочные продольные сосуды, а главные вентральные стволы образуют анастомозирующие ответвления. В молодых члениках главные сосуды тянутся обособленно. В сколексе, впереди перекреста диагональных мышц присосок, сначала дорзальные, а затем и вентральные сосуды соединяются между собой; вслед за этим дорзальный сосуд сливается с вентральным. От места слияния отходит кпереди слепой отросток.

Половой аппарат парный. Половые отверстия открываются возле задних углов членика. У развитых сегментов в этом месте образуются половые сосочки, на вершине которых из клоаки высовывается массивный циррус. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Многочисленные округлые семенники 0,129 мм в диаметре распределяются по всему среднему полю членика, располагаясь более тесно

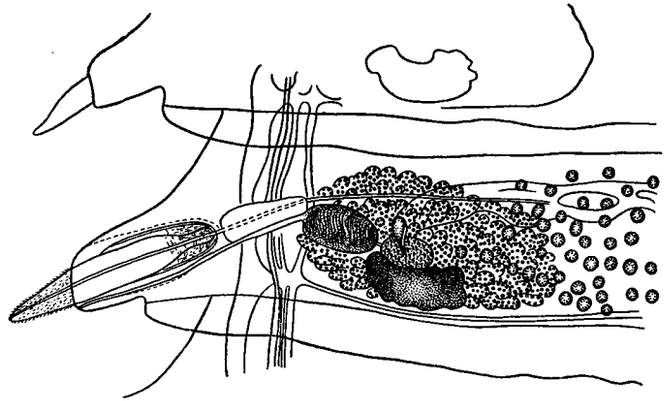


198. Cittotaenia denticulata (Rud., 1804)

1 — часть гермафродитного членика; *2* — зрелый членик; *3* — эмбриофора (грушевидный аппарат), вышедшая из оболочек яйца; *4* — онкосфера, выходящая из эмбриофоры
(по Стайлсу, 1897)

(в 5 —6 слоев) возле медиального края каждого яичника, нежели в середине членика. Впереди яичника они доходят до латеральной границы среднего поля, но вдоль задней границы членика не распространяются в стороны за середину желточника. В отличие от *C. pectinata*, у данного вида семенники занимают среднее поле почти во всю его длину. Арнольд (1938) утверждает, что подлинное число семенников исчисляется в 225—250, а Бэр (1927) и Шпрен (1932) ошибочно указывают лишь половинное число (100 штук). Бурса цирруса очень крупная и толстая, занимает бо́ль-

шую часть сильно выступающего полового сосочка. Проксимальным концом, направленным косо вперед и медиально, она проникает в зону мозговой паренхимы. Бурса имеет 0,75—1,12 мм длины и 0,26—0,32 мм толщины. Она снабжена сильным мускулом-ретрактором, уходящим в дорзальную мышечную стенку членика. Стенка бурсы состоит из наружного продольного и внутреннего циркулярного мышечных слоев, из которых внутренний развит сильнее. Вокруг бурсы располагается четко ограниченная зона крупных паренхиматозных клеток, отделенная от остальной паренхимы тонким слоем мышечных волокон. Прямой, очень толстый



199. Cittotaenia denticulata (Rud., 1804)

Участок гермафролитного членика
(по Джону, 1926)

циррус (обычно выступает) густо усажен острыми кутикулярными шипиками 0,008 мм длины. Ширина просвета канала цирруса варьирует, в зависимости от наполнения спермой, от 0,025 до 0,060 мм. Семепровод тянется над яичником, а затем впереди семеприемника, постепенно увеличиваясь в диаметре. Перед вхождением в бурсу цирруса он окружен толстым слоем простатических клеток. В этом участке семепровод описывает тесно расположенные дорзо-вентральные петли, причем простатическая ткань смежных петель сливается, образуя сплошное продолговатое тело, четко отграниченное от окружающей паренхимы. Семепровод в этом отрезке наполнен спермой, и диаметр его колеблется в пределах 0,040—0,080 мм.

Женские половые железы располагаются в боковых частях среднего поля, в непосредственной близости к экскреторным сосудам. Многолопастный яичник, 1,4 мм ширины, занимает в этом месте почти всю зону мозговой паренхимы как в продольном, так и в вертикальном направлении. Он состоит из очень большого количества дубинкообразных долек, достигающих 0,65—0,75 мм длины и 0,10 мм толщины. Дольки от вентрального резервуара, сдвинутого кзади, отходят во все стороны, кроме вентральной. Отдельные дольки могут углубляться в вентральную мышечную стенку членика. Бобовидный желточник 0,5 мм ширины располагается дорзально в задней части яичника, лопасти которого охватывают желточник со всех сторон, оставляя свободной его бугристую задне-дорзальную поверхность. Переднюю вогнутость желточника занимает крупное тельце Мелиса, несколько сдвинутое к поральному краю желточника. Вульва располагается позади отверстия бурсы цирруса. В пределах полового сосочка вагина следует позади и вентрально от бурсы цирруса. Копулятивная

часть вагины имеет вид прямой трубки, просвет которой, следуя в медиальном направлении, постепенно расширяется от 0,015 до 0,040 мм, а перед началом семеприемника резко сокращается. Овальный семеприемник располагается дорзально от латеральной половины яичника. Размеры семеприемника составляют 0,2—0,4 × 0,15—0,20 мм. От резервуара яичника отходит овидукт, с просветом 0,012 мм. Пройдя расстояние 0,2 мм, он принимает проток семеприемника. Возникший канал оплодотворения проникает снизу в тельце Мелиса. От передне-дорзальной поверхности желточника в дорзальном направлении следует его проток, впадающий в расширение яйцевода, лежащее внутри тельца Мелиса. От упомянутого расширения отходит извивающийся маточный проток с просветом в 0,01 мм. Проток направляется медио-вентрально между долями яичника и впадает в матку. Молодая матка в виде несложной сети с небольшим количеством ячей тянется поперек среднего поля, на равном расстоянии от верхней и нижней стенок членика. Островки паренхимы в петлях матки вскоре вытесняются, и она становится мешковидной и лопастной. Половые железы при этом исчезают полностью. Яйца 0,54—0,70 мм в диаметре. Бульбус грушевидного аппарата 0,025 мм ширины, рожки переходят в тонкие филаменты.

Развитие полового аппарата, по Арнольду (1938), совершается в следующем порядке. Зачатки женских желез проявляются в 10—15-м сегментах, зачатки семенников — в 35—60-м, яичник исчезает в 135—175-м.

Литература: Arnold, 1938; Baer, 1927a; Baird, 1853; Baylis, 1939; Blanchard, 1891; Cameron et Parnell, 1933; Douthitt, 1915; Evans, 1940; Galli-Valerio, 1910, 1930; John, 1926; Joyeux et Baer, 1936; Lopez-Neyra, 1944; Neumann, 1888; Railliet, 1893; Rees, 1933; Riehm, 1881, 1881a; Rudolphi, 1804, 1810; Stiles, 1893; Stiles et Hassall, 1896; Stunkard, 1932, 1934, 1939a, 1941.

Род V. *Diandrya* Darrah, 1930

Диагноз (по Дарра, 1930, с нашим дополнением). *Monieziinae*, средних размеров. Сегменты более вытянуты в поперечном направлении, чем в продольном. Имеются межпроглоттидные железы, расположенные по заднему краю члеников. Половые органы двойные. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Многочисленные семенники распределяются на всю ширину среднего поля члеников. Около дна бурсы цирруса, как у рода *Andrya*, имеется стебельчатая простатическая железа. Наружный семенной пузырек отсутствует.

Парные женские половые железы располагаются в боковых частях среднего поля, у заднего края членика. Вагина образует объемистый семеприемник. Матка сетчатая, может пересекать экскреторные сосуды с вентральной стороны. При созревании она становится мешковидной. Яйца с хорошо развитым грушевидным аппаратом, без колпачка. Взрослые у грызунов Северной Америки.

Типичный вид: *Diandrya composita* Darrah, 1930.

Род *Diandrya* вызывает особый интерес, поскольку его единственный представитель *D. composita* Darrah, 1930, совмещает в себе черты строения *Andrya*, с одной стороны, и *Moniezia* — с другой. Сетчатая матка, парный половой аппарат и, особенно, наличие межпроглоттидных желез — это типичные признаки рода *Moniezia*. Однако наличие простатической железы, снабженной самостоятельным выводным протоком, говорит о несомненной близости к роду *Andrya*, которая, равным образом, имеет сетчатую матку.

1. *Diandrya composita* Darrah, 1930

(рис. 200)

Хозяин: сурок — *Marmota flaviventris nosofora* Howell.

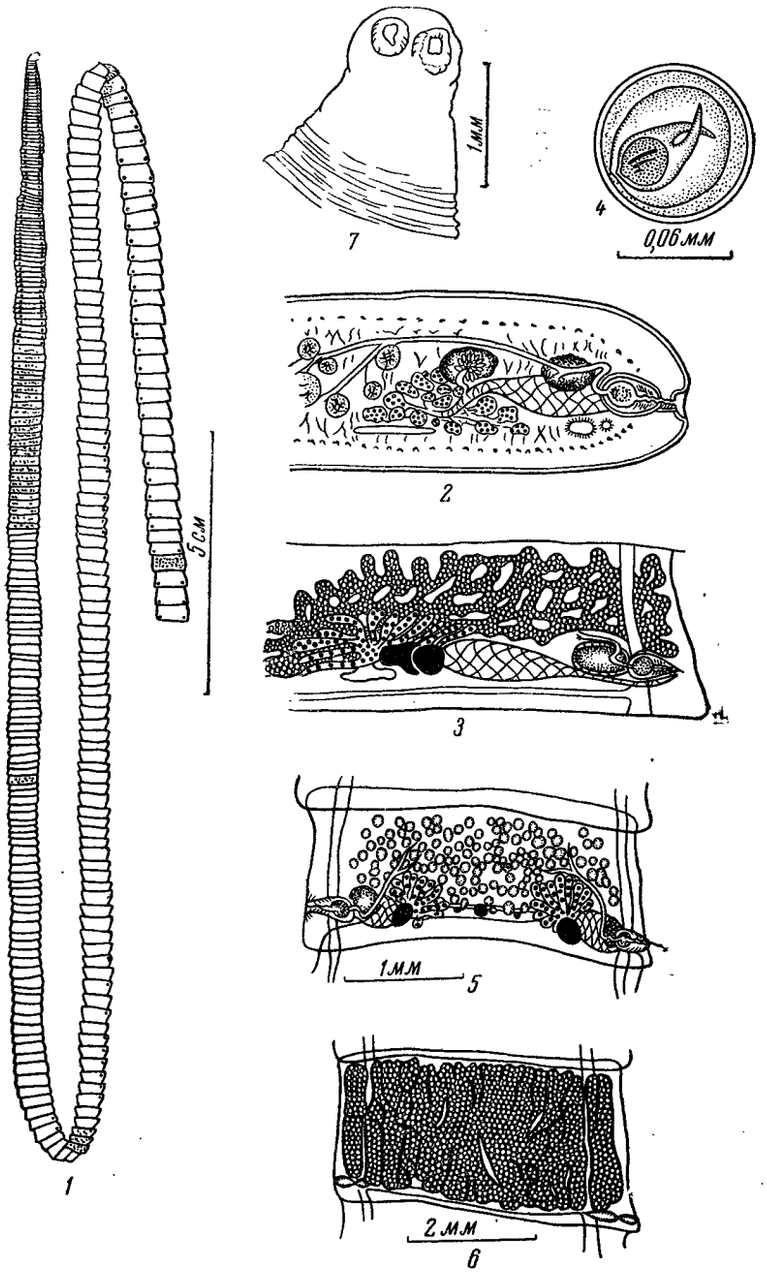
Место обнаружения: шт. Вайоминг (США).

Описание (по Дарра, 1930, стр. 252—256). Паразит имеет внушительные размеры. Он достигает 750 мм в длину и 8 мм в ширину. Почти округлый сколекс 0,8—1,0 мм в диаметре, несет четыре хорошо развитые присоски шириною 0,33—0,39 мм. Шейка отсутствует. Сегментация начинается непосредственно позади сколекса. Ширина проглоттид значительно превосходит их длину. Отношение ширины к длине у гермарфродитных члеников составляет 6 : 1. У зрелых оно выравнивается до 2 : 1. Средняя длина гермафродитных сегментов, при ширине в 4—6 мм, составляет 0,4—0,7 мм. На заднем крае члеников, в пространстве между яичниками, располагаются межпроглоттидные железы, варьирующие по количеству и по размерам. Они имеют вид округлых фолликулов 0,020—0,075 мм в диаметре. В некоторых случаях несколько члеников подряд могут не иметь межпроглоттидных желез, но существуют экземпляры, у которых имеется по 4—5 хорошо развитых групп желез в каждом членике с дорзальной и вентральной стороны.

Половой аппарат парный. Зачатки половых желез появляются на расстоянии 15 мм от сколекса. Половые железы развиваются очень быстро, и на расстоянии 50 мм от сколекса уже можно видеть матку, которая на протяжении последующих 15—20 проглоттид заполняется яйцами. При этом яичник исчезает. Все последующие членики заполнены маткой с развивающимися яйцами. В каждом членике имеется от 100 до 200 семенников, занимающих все среднее поле. Они располагаются в один слой от передней границы членика до задней. Латеральные семенники распространяются до медиального края яичников в задней половине членика и до экскреторных сосудов — в передней. Размеры зрелых семенников весьма вариабильны. Одни из них имеют 0,020 мм в диаметре, диаметр других составляет 0,085 мм; средний размер семенников 0,065 мм. Семепровод в каждой половине членика от места своего возникновения следует по диагонали назад и в сторону, огибает простату и проникает в бурсу цирруса. Он почти не изгибается, но имеет крупную простатическую железу 0,12—0,14 мм в диаметре. От простаты отходит короткий проток, вливающийся в петлю семепровода перед его впадением в бурсу цирруса. Наружный семенной пузырек отсутствует. Овальная бурса цирруса 0,16—0,22 мм длины и 0,10—0,15 мм толщины. Она содержит сферический семенной пузырек и циррус, вооруженный шипиками. Парный вееровидный яичник располагается в боковых частях среднего поля у заднего края членика. Почковидный компактный желточник лежит позади и дорзально от яичника.

Автор вида описывает совершенно невероятную картину взаиморасположения женских половых протоков: проток желточника будто бы направляется вниз к телу яичника, прободая тельце Мелиса, сливается с каналом семеприемника, подходит к яичнику и разделяется на многочисленные мелкие трубочки, ведущие в каждую пальцевидную лопасть яичника; овидукт отсутствует, и яйца-де поступают «прямо» в матку при распадении яичника. Вагина проходит вентрально и позади бурсы цирруса; она образует крупный семеприемник, средние размеры которого составляют 0,26 × 0,19 мм.

Матка появляется в виде сети трубок, лежащих вентрально от половых желез и от экскреторных каналов. Границы распространения каждой



200. Diandrya composita Darrah, 1930

1 — общий вид; *2* — поперечный разрез бокового участка гермафродитного членика; *3* — правая половина членика с развитой сетевидной маткой; *4* — яйцо; *5* — гермафродитный членик; *6* — зрелый членик; *7* — передняя часть тела со сколексом
(по Дарра, 1830)

молодой матки имеют форму треугольника; вершина треугольника обращена к средней линии, а основание — латерально. Позднее ветви матки распространяются во всю длину и ширину членика. При наполнении яйцами петли матки разрушаются и она принимает вид сплошного мешка, заполняющего членик. Момент слияния обеих маток данного сегмента автор не определяет. Одетые тонкой оболочкой округлые яйца 0,06—0,10 мм (в среднем 0,075—0,085 мм) в диаметре. Яйца снабжены грушевидным аппаратом, обладающим двумя рожками.

Дарра указывает, что грушевидный аппарат существует двух типов: 1) с одним рогом, как у *Andrya*, и 2) с двумя, как у *Cittotaenia*. Далее, он отмечает, что первая форма является, «несомненно», стадией развития второй.

По этому поводу мы обязаны заметить, что 1) у *Andrya* грушевидный аппарат с двумя рожками, 2) грушевидный аппарат аноплоцефалид в своем развитии нормально не проходит такой стадии, когда эмбриофора имеет вполне развитый один рог, 3) при рассмотрении на срезе очень часто можно видеть грушевидный аппарат с одним рогом, так как второй бывает срезан бритвой микротома.

Литература: Darrah, 1930.

Род VI. Fuhrmannella Baer, 1925

Род *Fuhrmannella* отличается от прочих членов семейства *Anoplocephalidae* весьма своеобразным строением матки (рис. 201). Бэйлис (Baylis, 1935) объединяет этот род с родом *Moniezia*, которая, равным образом, имеет парный половой аппарат и сетчатую матку. Свои выводы он подкрепляет тем, что у *Fuhrmannella*, подобно *Moniezia*, вагина с одной стороны проходит дорзально, а с другой — вентрально от бурсы цирруса.

Считая оба рода филогенетически близкими, мы предпочитаем сохранить самостоятельность рода *Fuhrmannella*, матка которой образует вокруг половых желез нечто вроде корзины. У *Moniezia* матка имеет иную структуру. Кроме того, филогенетическое развитие *Moniezia* совершалось в пределах четко ограниченной группы хозяев отряда парнокопытных, тогда как хозяином *Fuhrmannella* служат грызуны рода *Thryonomys*.

Диагноз рода (по Бэру, 1927а, с нашим дополнением). *Monieziinae* средних размеров. Присоски способны погружаться в ткань сколекса. Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов; более широкие вентральные сосуды соединяются поперечным каналом в задней части каждого членика. Половой аппарат парный. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Межпроглоттидные железы отсутствуют. Вагина проходит позади бурсы цирруса и открывается на правой стороне стробилы позади и вентрально от бурсы цирруса, а на левой — позади и вентрально или позади и дорзально от нее. Семенники весьма многочисленны, располагаются в едином поле, ограниченном экскреторными сосудами. Обособленные семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы локализуются в боковых частях членика, кнутри от экскреторных сосудов. Вагина образует объемистый семеприемник. Матка одинарная, сетчатая, слагается из дугообразных трубок, обращенных выпуклой стороной кпереди. Дуги располагаются в сагиттальной плоскости и соединяются между собой анастомозирующими каналами. Ветви дуг проходят вентрально и дорзально от половых желез, расположенных как бы внутри положенного на бок тонеля. При наполнении яйцами образуются выросты матки, проникающие

в кортикальную паренхиму и также внутрь «тоннеля». Яйца содержат хорошо развитый грушевидный аппарат.

Взрослые — у грызунов.

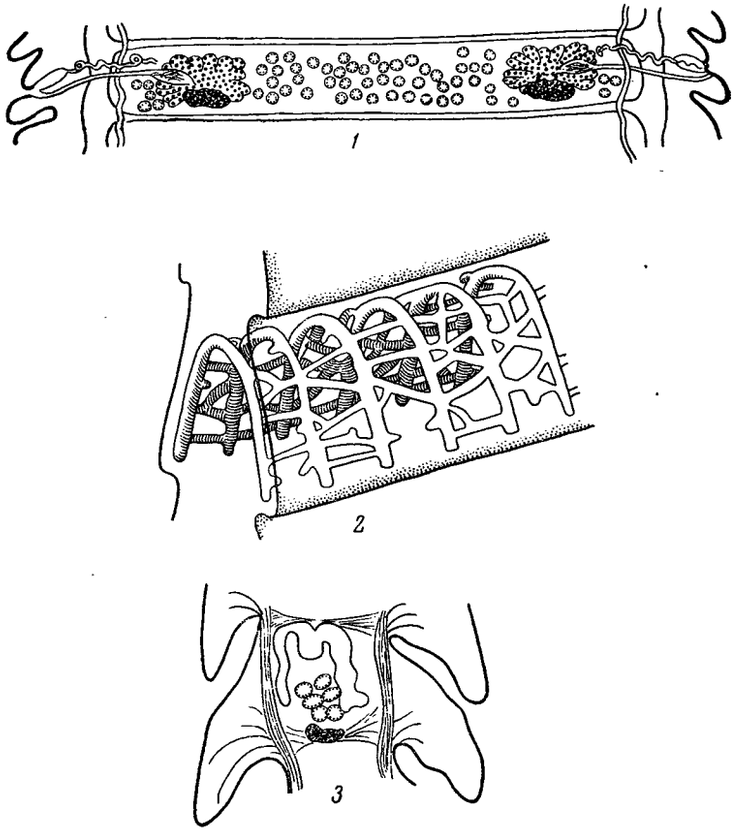
Типичный и единственный вид: *Fuhrmannella transvaalensis* Baer, 1925.

1. *Fuhrmannella transvaalensis* Baer, 1925

(рис. 201)

Синоним: *Moniezia* (*Fuhrmannella*) *transvaalensis* (Baer, 1925) Baylis, 1935.

Хозяева: грызуны — *Thryonomys swinderenianus* Temm., *Thryonomys* sp.



201. Fuhrmannella transvaalensis Baer, 1925

1 — гермафродитный членик; *2* — схема строения матки (по Фурману, 1932); *3* — сагиттальный разрез членика с половыми железами и маткой (по Бэру, 1927)

Географическое распространение: Южная Африка.

Историческая справка. Один фрагмент стробилы этого интересного вида гельминтов без сколекса был впервые описан Бэром (1925) от грызунов Трансвааля (Южная Африка). В 1935 г. Бэйлис опубликовал дополнительные сведения о строении *F. transvaalensis*, полученные на основании изучения целых экземпляров от *Thryonomus* sp. (вероятно, *Th. swinderenianus* Temm.) из Уганды и на основании сведений, взятых из писем Бэра, адресованных Бэйлису.

Содержание поправок учтено в тексте описания вида.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 61—62, 1935, стр. 673—675). Длина целых экземпляров, по данным Бэйлиса, составляет 130 мм, максимальная ширина 13 мм. Сколекс типичной для аноплоцефалид формы, 0,8—0,9 мм ширины. Присоски 0,27—0,29 мм в диаметре, погружены в ткань сколекса. Продольная мускулатура образует два слоя пучков. Пучки наружного слоя содержат по 5—9 волокон; пучки внутреннего крупнее, по 22—25 волокон каждый. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура также хорошо развита. По всей паренхиме разбросаны многочисленные известковые тельца. Экскреторная система представлена четырьмя продольными стволами, из которых более широкие вентральные имеют поперечные анастомозы в задней части каждого членика. Дорзальные сосуды располагаются кнутри от вентральных.

Половой аппарат парный. Половые отверстия локализуются в средней трети боковых краев членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Семенников 200 и более. Они располагаются в два-три слоя и занимают все пространство между женскими половыми железами. Небольшое количество семенников находится латерально от яичников. Многочисленные извилины семепровода заменяют наружный семенной пузырек. Бурса цирруса маленькая, овальная, не достигает линии экскреторных сосудов. Она имеет 0,23—0,30 мм длины и 0,08 мм толщины, содержит невооруженный циррус. Женские половые железы находятся в боковых частях среднего поля. Поперечно вытянутый желточник залегает позади вееровидного яичника, имеющего 1 мм ширины. Вагина открывается на правой стороне стробилы, позади и вентрально от бурсы цирруса, а на левой стороне временами позади и вентрально, временами — позади и дорзально от бурсы. В первоописании Бэр указывал, что вагина с обеих сторон открывается вентрально от бурсы цирруса. Вагина образует крупный семеприемник. Матка весьма характерного строения образует сложную сеть, расположенную в периферических участках мозговой паренхимы и дающую выросты, проникающие в кортикальную паренхиму между пучками мускулатуры. Яйца 0,05—0,08 мм в диаметре, содержат грушевидный аппарат, бульбус которого имеет 0,018—0,022 мм в поперечнике.

Литература: Baer, 1925, 1927a; Fuhrmann, 1931, 1932; Baylis, 1935.

Род VII. *Monoecocestus* Beddard, 1914

Синонимы: *Schizotaenia* Janicki, 1904; *Schizotaenia* (Janicki, 1906) Arnold, 1938.

Историческая справка. Данный род впервые учрежден Яницким (Janicki, 1904) под именем *Schizotaenia* для цестод американских грызунов и пекари. В состав рода он включил три вида:

1) *Schizotaenia decrescens* (Diesing, 1856) Janicki, 1904, от пекари Бразилии;

2) *Schizotaenia hagmanni* Janicki, 1904 — от водосвинки Бразилии;

3) *Schizotaenia americana* (Stiles, 1896) Janicki, 1904, от древесных дикобразов Северной Америки и *Schizotaenia americana leporis* (Stiles, 1896) Janicki, 1904, от зайца Северной Америки.

Типом рода был избран вид *Sch. decrescens*. Бэддар (Beddard, 1914) описал новый вид цестод североамериканских дикобразов и установил для него отдельный род *Monoecocestus* Beddard, 1914, с типи ным видом *M. erethizontis* Beddard, 1914. Бэр (1925) относит этот вид к роду *Schizotaenia* и сводит родовое имя *Monoecocestus* в синонимы. Кроме того, он установил, что материал Бэддара содержит не один, но два самостоятельных вида, которые были описаны под другими именами: *Schizotaenia americana* (Stiles, 1895) и *Sch. variabilis* Douthitt, 1915. При этом Бэр одного из них — *Sch. variabilis* Douthitt, 1915,— списывает в синонимы *Sch. erethizontis* Beddard, 1914. Чендлер (Chandler, 1936) на основании анализа работы Бэддара приходит к выводу, что последний под именем *Monoecocestus erethizontis* описал только экземпляры, идентичные *Sch. americana* (Stilles, 1895), а представители *Sch. variabilis* хотя имелись в материале Бэддара, но остались незамеченными. Тем самым *Monoecocestus erethizontis* Beddard, 1914, является синонимом *Schizotaenia americana* (Stiles, 1895), но не *Schizotaenia variabilis* Douthitt, 1915, как это утверждает Бэр. В связи с этим, вид гельминтов, фигурирующий у Бэра под именем «*Schizotaenia erethizontis*», должен называться «*Schizotaenia variabilis* Douthitt, 1915».

Фурман (1932) установил, что родовое имя *Schizotaenia* уже было использовано ранее для наименования рода членистоногих (Myriopoda) и должно быть отброшено на основании гомономии. В связи с этим родовое имя *Monoecocestus* Beddard, 1914, восстанавливается. Однако типом рода остается *Monoecocestus decrescens* (Diesing, 1856) Fuhrmann, 1932 (синоним — *Taenia decrescens* Diesing, 1856).

Яницкий (1904) в первоописании *Schizotaenia* дает более или менее удовлетворительный диагноз рода, но Даутит (Douthitt, 1915), включает в его состав цестод носорога, причисляемых теперь к роду *Anoplocephala*. Тем самым Даутит сильно расширил и ухудшил его диагноз. Видя несоответствие между строением типичного вида и строением цестод носорога, он выделяет последних в группу «magna», а цестод американских грызунов и пекари объединяет в группу «hagmanni». Меггит (1924), следуя системе Даутита (1915), еще раз изменяет диагноз рода *Schizotaenia* (=*Monoecocestus*), усугубляя создавшуюся путаницу. Станкэрд (Stunkard, 1926) выделяет цестод носорога из состава рода *Schizotaenia*, восстанавливая род *Plagiotaenia* Peters, 1871, который Бэр (1927) вновь списывает в синонимы рода *Anoplocephala* E. Blanchard, 1848. Бэр (1927) еще раз изменяет диагноз рода *Schizotaenia* и по существу восстанавливает его первоначальные начертания.

Диагноз (по Яницкому, 1904, с нашим дополнением). *Moniezziinae* средних размеров. Стробила довольно плотная, широкая. Членики вытянуты поперечно. Имеется две пары продольных экскреторных стволов; вентральные сосуды соединены поперечными каналами, которые могут давать анастомозирующие ветви. Половые отверстия чередуются (чаще правильно). Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Семенники многочисленны, располагаются в задней половине среднего поля членика, справа и слева от женских половых желез, лежащих по средней линии или несколько порально. Вагина открывается всегда впереди отверстия бурсы цирруса. Семенные пузырьки (наружный и внутренний) и семеприемник имеются. Матка вначале сетевидная, затем становится мешковидной. Яйца с грушевидным аппаратом.

Взрослые — у грызунов и парнокопытных (пекари).

Типичный вид: *Monoecocestus decrescens* (Diesing, 1856) Fuhrmann, 1932. В составе рода: *Monoecocestus* мы различаем шесть видов.

1. *Monoecocestus decrescens* (Diesing, 1856) Fuhrmann, 1932

Синоним: *Taenia decrescens* Diesing, 1856.

Хозяева: пекари — *Dicotyles tajacu* (?) L., *D. albirostris* (?) Illig.

Локализация: тонкие кишки.

Распространение: Бразилия.

Историческая справка. Этот вид впервые весьма поверхностно описан Дизингом (Diesing, 1856) от пекари как *Taenia decrescens*. Люэ (Lühe, 1895) дал более подробное, но все же недостаточное описание этих экземпляров. Впоследствии Яницкий (Janicki, 1904) избрал его типом рода *Schizotaenia*. Бэр (1927a) присоединяет к этому виду цестод водосвинки, именуемых *Schizotaenia hagmanni* Janicki, 1904. С нашей точки зрения Бэр не имел достаточных оснований объединять эти виды. В нашу пользу говорят следующие соображения.

1. *Monoecocestus decrescens* паразитирует у парнокопытных (пекари), тогда как *M. hagmanni* обитает в кишечнике грызунов (род *Hydrochoerus*).

2. Семенники *M. decrescens* не подсчитаны, у *M. hagmanni* 120—140 семенников. При столь значительном различии круга хозяев и при столь высокой специфичности цестод подсем. *Anoplocephalinae* в отношении дефинитивных хозяев не следует объединять виды цепней без предварительного всестороннего их изучения, а в данном случае оба вида даже в морфологическом отношении очень слабо исследованы.

3. Люэ (1895) для *M. decrescens* установил наличие хорошо выраженного колпачка на рожках грушевидного аппарата. Яницкий (1904) у *M. hagmanni* описал грушевидный аппарат, обладающий двумя рожками, переходящими в филаменты. Существуют также различия меньшего таксономического значения.

На этом основании мы выделяем *M. hagmanni* из состава *M. decrescens*.

Описание (по Люэ, 1895, стр. 205—206). Длина стробилы, включающей 280 члеников, составляет 145—296 мм. Ширина 5,8—6,5 мм. Сколекс 1,1—1,8 мм ширины. Четыре эллиптические присоски сидят на небольших возвышениях, разделенных бороздками. Диаметр присосок 0,75 × 0,55 мм. Сегменты вытянуты в поперечном направлении. Они имеют следующие размеры: 50-й сегмент = 0,5 × 3,6 мм, 100-й = 0,9 × ×4,9, 150-й = 1,2 × 5,5 мм, 200-й = 1,6 × 6,5 мм и 250-й = 2,0 ×5,0 мм.

Экскреторная система представлена двумя парами стволов, образующими в сколексе кольцевой анастомоз.

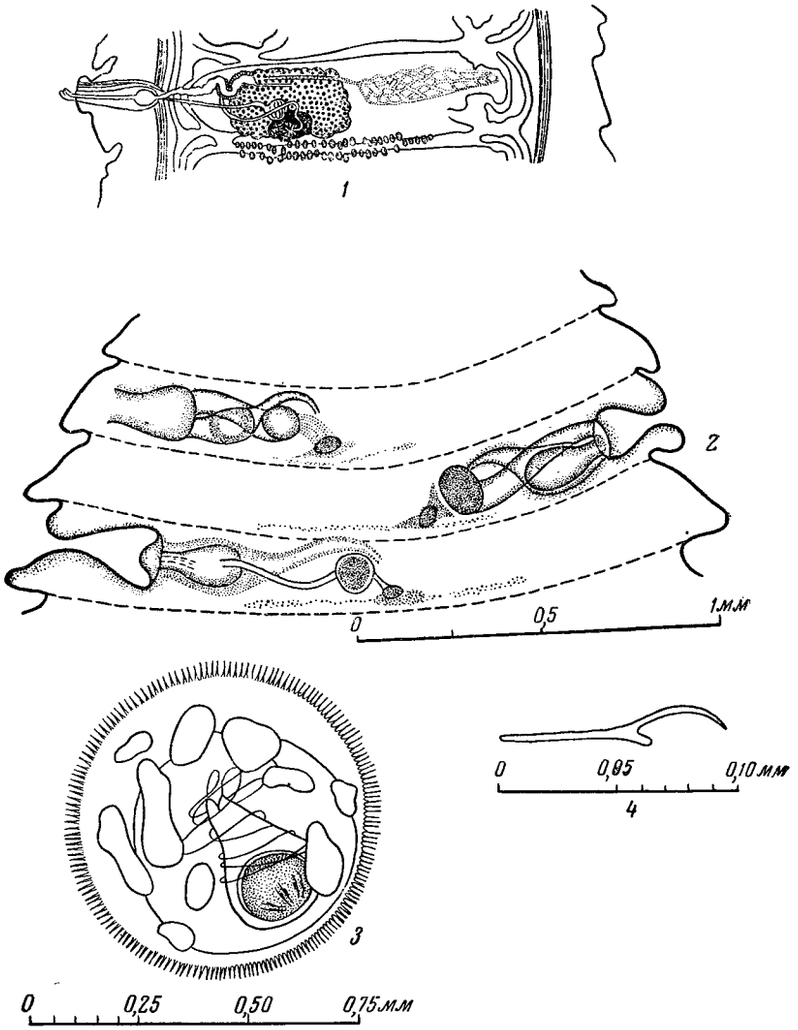
Половые отверстия неправильно чередуются, локализуясь в задней половине латерального края члеников. Многочисленные семенники располагаются у заднего края члеников во всю ширину среднего поля. Бурса цирруса 0,75 × 0,33 мм, имеет толстую мышечную стенку, состоящую из наружных продольных и внутренних кольцевых мышечных волокон. Семепровод до вхождения в бурсу образует серию петель. По данным Бэра (1927a), бурса содержит семенной пузырек и длинный циррус, усаженный шипиками. Женские половые железы лежат слегка порально от средней линии. Лопастный яичник находится впереди желточника. Матка вначале сетчатая, при наполнении яйцами становится мешковидной и занимает всю область мозговой паренхимы. Зародыш окружен тройной оболочкой. Наружная двухконтурная 0,070 мм в диаметре, средняя тонкая — 0,033 мм в поперечнике, внутренняя почти округлая, 0,015 мм в диаметре, снабжена грушевидным аппаратом с полукруглым колпачком 0,006 мм ширины на узком конце.

Литература: Baer, 1927a; Baylis, 1928; Diesing, 1856; Janicki, 1904; Lühe, 1895.

2. *Monoecocestus americana* (Stiles, 1895) n. comb.

(рис. 202, 203)

Синонимы: *Andrya americana* Stiles, 1895; *Andrya americana leporis* Stiles, 1895; *Bertia americana* (Stiles, 1895) Stiles, 1896; *Bertia americana leporis* (Stiles, 1895) Stiles, 1896; *Bertiella americana* (Stiles, 1895) Stiles et Hassall, 1902; *Schizotaenia americana* (Stiles, 1895) Janicki, 1904; *Monoecocestus erethizontis* Beddard, 1914, nec Baer, 1927; *Schizotaenia americana leporis* (Stiles, 1895) Meggitt, 1924



202. Monoecocestus americana (Stiles, 1895) n. comb.

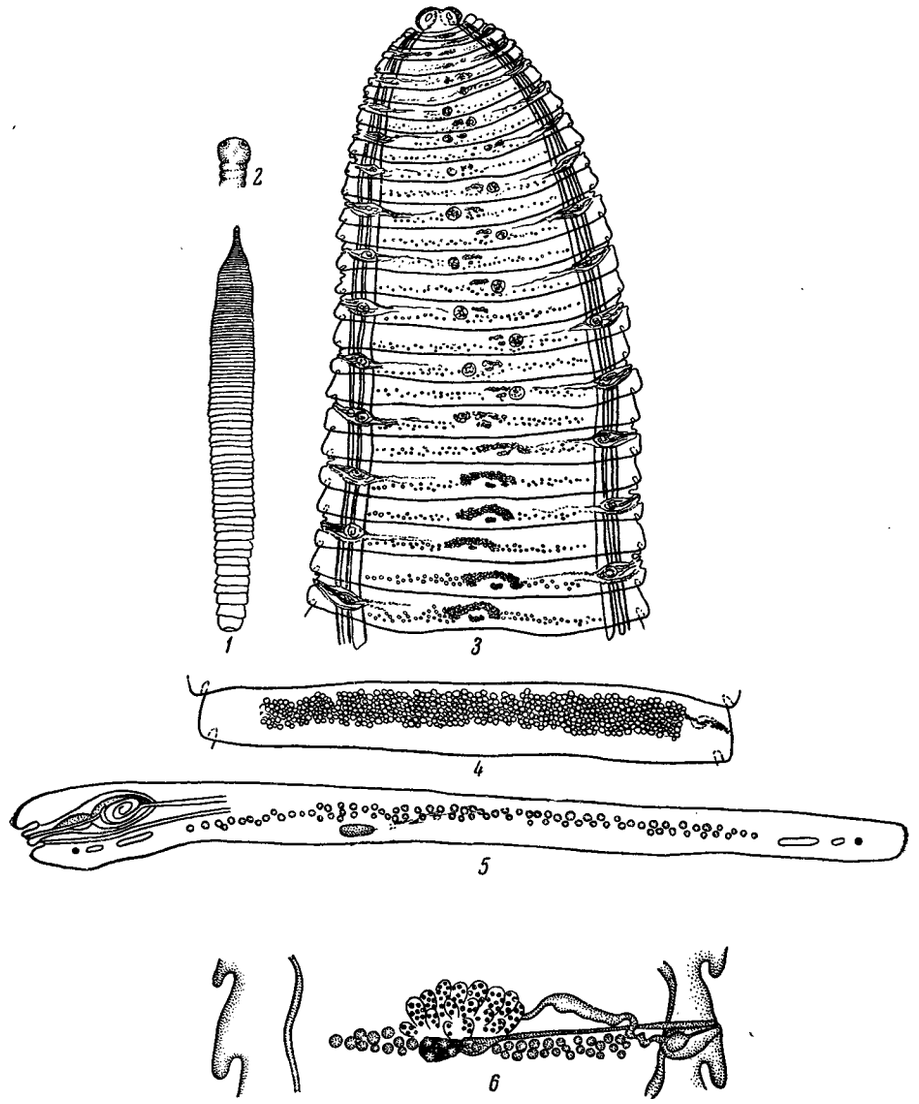
1 — гермафродитный членик (по Фурману, 1932); *2* — незрелый участок стробилы; *3* — яйцо; *4* — эмбриональный крючок (по Фримэну, 1949)

Хозяева дефинитивные: древесные дикобразы — *Erethizon dorsatum* L., *Erethizon epixanthum* Brandt, ондатра — *Ondatra zibethica* L.

Хозяева промежуточные: почвенные клещи надсем. *Oribatoidea*.

Распространение: Северная Америка.

Историческая справка. *Monoecocestus americana* (Stiles, 1895) n. comb. был описан вначале как представитель рода *Andrya* Railliet, 1893. В 1896 г. автор вида Стайлс (Stiles, 1896) переносит его



203. Monoecocestus americana (Stiles, 1895) n. comb.

1 — общий вид тела; *2* — сколекс; *3* — передняя часть тела со сколексом; *4* — зрелый членик; *5* — поперечный разрез гермафродитного членика (по Стайлсу, 1895); *6* — гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

в род *Bertia*. В 1902 г. Стайлс и Гэссэл, в связи с переименованием рода *Bertia*, называют интересующий нас вид как *Bertiella americana* (Stiles, 1895), но Меггит (Meggitt, 1924), а затем и Бэр (1925) рассматривает его в составе рода *Schizotaenia* Janicki, 1904. Позднее Чендлер (1936) в числе

синонимов этого вида включает *Monoecocestus erethizontis* Beddard, 1914, которого Бэддар относит к сем. *Acoleidae*, а Бэр (1925, 1927a) считает синонимом другого вида — *Schizotaenia variabilis* Douthitt, 1915.

Кон (Cohn, 1906) считает синонимом этого вида также *Taenia laticephala* Leydi, 1855, которую, как nomen nudum, мы оставляем в стороне.

Описание (по Бэру, 1927a, стр. 114—115). Длина тела около 33, ширина 6 мм. Экземпляры от *Erethizon dorsatum* крупнее паразитов ондатры. У ондатры Олсен (Olsen, 1939) обнаружил сразу 355 экземпляров червей этого вида в компании с 80 экземплярами *M. variabilis*. В связи с этим размеры червей из мускусной крысы были значительно мельче (22 мм), чем из кишечника дикобразов. Возможно, на размерах цестод отразилось обитание в кишечнике необычайного хозяина, каковым является ондатра.

Сколекс 6 мм ширины, способен глубоко втягиваться. Сферические присоски 0,18 мм в диаметре. Экскреторная система образует многочисленные анастомозы между вентральными сосудами и их поперечными комиссурами.

Половые отверстия правильно чередуются, локализуясь в середине бокового края проглоттид. Около 70 семенников лежат в задней половине среднего поля члеников, располагаясь непрерывной поперечной полосой шириною в 2—3 семенника позади женских половых желез. Диаметр семенников 0,065—0,080 мм. Грушевидная бурса цирруса 0,50—0,63 мм длины и 0,2 мм толщины достигает линии поральных экскреторных сосудов. Она содержит крупный семенной пузырек и циррус, усаженный шипиками. Наружный семенной пузырек имеется.

Женские половые железы располагаются почти по средней линии, слегка порально. Яичник 1,3 мм ширины, состоит из многочисленных долек, но не разделен на два крыла. Небольшой желточник находится позади и дорзально от яичника. По отношению к центру желточника яичник несколько сдвинут в поральную сторону. Вагина открывается впереди бурсы цирруса. Она имеет толстые стенки и у проксимального конца образует семеприемник. Матка сетчатая, находится в пределах среднего поля, при наполнении яйцами становится мешковидной. Яйца 0,055—0,060 мм в диаметре, снабжены грушевидным аппаратом 0,015—0,016 мм в поперечнике, онкосферы 0,016 мм. Наружная оболочка яйца покрыта мелкими шипиками.

Стайлс (Stiles, 1895) у зайцев Северной Америки обнаружил цестод, которые описал под именем *Andrya americana leporis*. Арнольд (1938) заново изучил котипы *Andrya americana leporis* Stiles и убедился, что морфологически они мало отличаются от типичного подвида *Monoecocestus americana*. Таким образом, в составе *M. americana* в настоящее время подвидов не различают.

Литература: Arnold, 1938; Baer, 1925, 1927a; Beddard, 1914; Chandler, 1935; Cohn, 1906; Douthitt, 1915; Freeman, 1949, 1949a; Janicki, 1904; Meggitt, 1924; Olsen, 1939; Stiles, 1895, 1896; Stiles et Hassall, 1902.

3. *Monoecocestus anoplocephaloides* (Douthitt, 1915) Harkema, 1936

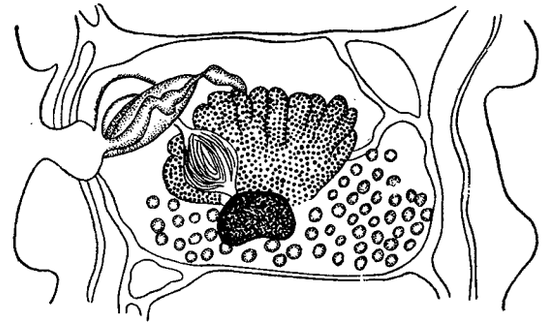
(рис. 204)

Синоним: *Schizotaenia anoplocephaloides* Douthitt, 1915.

Хозяин: мешетчатая крыса — *Geomys berviceps* Baird.

Географическое распространение: Северная Америка.

Описание (по Бэру, 1927a, стр. 115—116). Длина тела 30—33 мм, количество сегментов 55—80. Наибольшая ширина (2 мм) приходится на середину стробилы. Членики более вытянуты в ширину, чем в длину. Диаметр сколекса около 0,4 мм, ширина присосок 0,1 мм. Половые отверстия правильно чередуются. Семенников 70—110; они располагаются в две группы, соединенные между собой одним рядом семенников, расположенным дорзально от желточника. Этот ряд семенников позади желточника может отсутствовать, и тогда латеральные группы семенников остаются разобщенными. В антипоральной группе насчитывается больше



204. Monoecocestus anoplocephaloides (Douthitt, 1915)
Гермафродитный членик
(по Бэру, 1927)

семенников, чем в поральной. Диаметр семенников 0,035 мм. Бурса цирруса грушевидная, пересекает экскреторные сосуды поральной стороны. Она имеет 0,28—0,37 мм в длину и 0,12—0,24 мм в диаметре. Циррус вооружен многочисленными мелкими шипиками. Наружный и внутренний семенные пузырьки хорошо развиты. Вагина пересекает бурсу цирруса с вентральной поверхности и открывается впереди от нее. В проксимальной части вагина образует крупный семеприемник. Многолопастный яичник, имеющий форму веера, располагается несколько порально. Маленький компактный желточник лежит позади и дорзально от яичника. Матка вначале сетчатая, затем становится мешковидной. Диаметр яиц 0,030—0,040 мм. Диаметр онкосфер 0,010—0,017 мм. Грушевидный аппарат имеется.

Литература: Baer, 1927; Douthitt, 1915; Harkema, 1936.

4. *Monoecocestus hagmanni* (Janicki, 1904) n. comb.

(рис. 205, 206)

Синоним: *Schizotaenia hagmanni* Janicki, 1904.

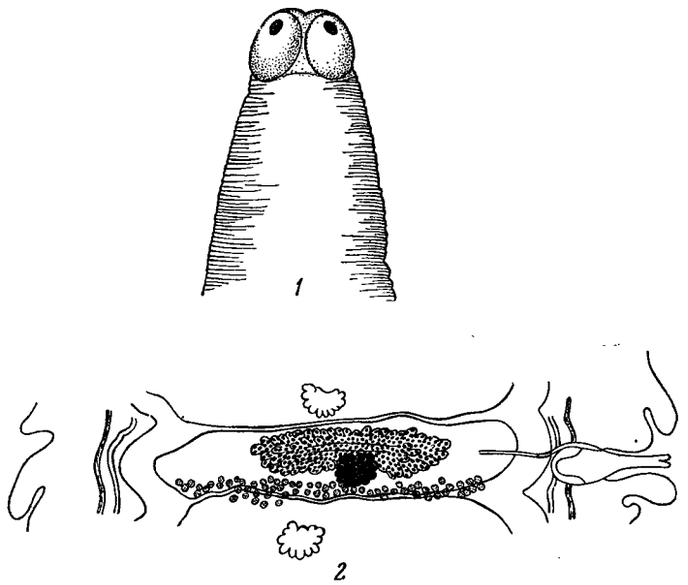
Хозяин: водосвинка — *Hydrochoerus capybara* Erxl.

Место обнаружения: Южная Америка.

Историческая справка. Вид *M. hagmanni* был описан Яницким (1904) от водосвинки под именем *Schizotaenia hagmanni* Janicki, 1904.

Бэр (1927a) его списал в синонимы *Schizotaenia decrescens* (Diesing, 1856). Мы считаем доводы Бэра слабо обоснованными, восстанавливаем самостоятельность вида и помещаем его в род *Monoecocestus* Beddard, 1914, признавая недостаточность литературных данных.

Описание (по Яницкому, 1904, стр. 780—781). Длина тела 145 мм, ширина 5,8 мм, число члеников стробилы около 280. Невооруженный сколекс 1,19 мм в диаметре. Членики вытянуты в поперечном направлении. В конце первой четверти длины стробилы ширина сегментов в 11 раз превосходит их длину, ширина последних члеников в 3 раза больше длины. Известковые тельца многочисленны. Имеется две пары продольных выделительных сосудов. Объемистые вентральные каналы обладают в каждом членике поперечным анастомозом. Узкие дорзальные сосуды залегают непосредственно кнаружи от первых.



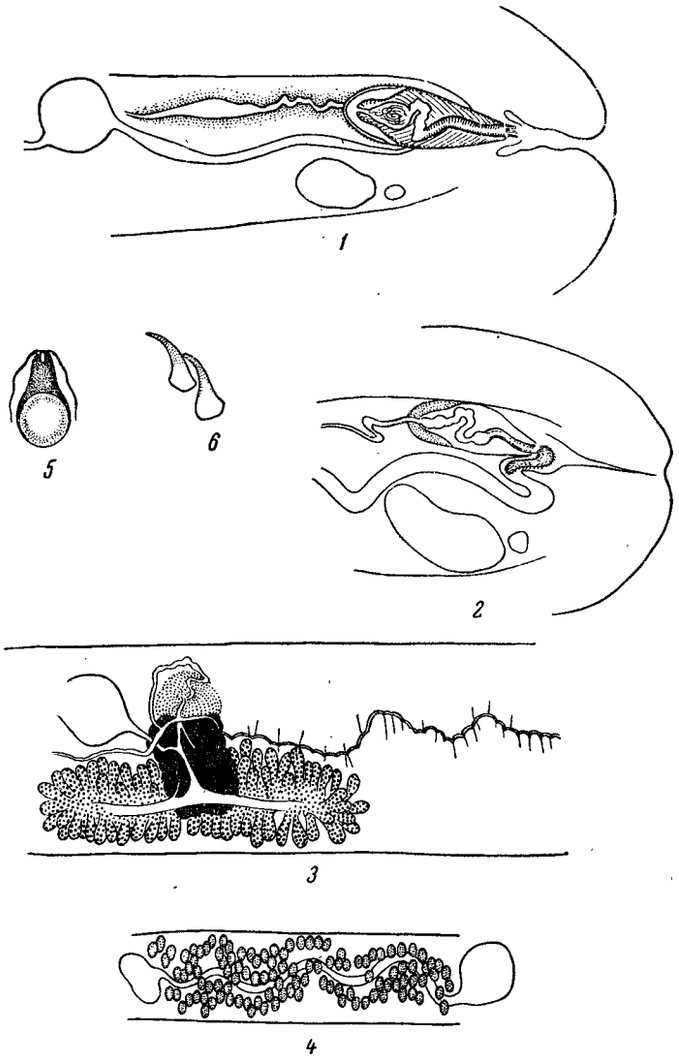
205. Monoecocestus hagmanni (Janicki, 1904).

1 — передний конец тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик (по Яницкому, 1906)

Половые отверстия чередуются преимущественно правильно, располагаясь в задней половине бокового края члеников. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. 120—140 семенников залегают в пределах среднего поля у самого заднего края проглоттид, позади женских половых желез. Мускулистая бурса цирруса находится дорзально и позади вагины. До вхождения в бурсу семепровод слегка извивается.

Женские половые железы незначительно сдвинуты в поральную сторону. Массивные вертикально направленные лопасти яичника не подразделяются на два крыла. Позади яичника лежит желточник, а над ним тельце Мелиса. Матка закладывается очень рано. Она имеет вид сложной сети, простирающейся на бо́льшую часть мозговой паренхимы. Петли матки, по мере редукции половых желез, распространяются в дорзальном направлении. В конечном итоге матка занимает всю область мозгового вещества. Яйца округлые, с тремя оболочками. Наружная оболочка 0,057 мм в диаметре. Внутренняя образует хорошо развитый грушевидный аппарат с двумя длинными рожками.

Литература: Baer, 1927a; Janicki, 1904; Rudin, 1906.



206. Monoecocestus hagmanni (Janicki, 1904)

1 — поперечный разрез членика через копулятивный аппарат при втянутом циррусе; *2* — то же в момент самооплодотворения; *3* — схема расположения женских половых желез и их протоков на поперечном разрезе; *4* — поперечный разрез гермафродитного членика на уровне расположения поперечного выделительного канала; *5* — грушевидный аппарат; *6* — шипики цирруса (по Яницкому, 1906)

5. *Monoecocestus hydrochoeri* (Baylis, 1928) n. comb.

Синоним: *Schizotaenia hydrochoeri* Baylis, 1928.

Хозяин: водосвинка — *Hydrochoerus capybara* Erxleb.

Географическое распространение: Парагвай.

Данный вид был описан Бэйлисом от водосвинки в 1928 г. и отнесен к роду *Schizotaenia*. В связи с переименованием последнего мы принимаем родовое название *Monoecocestus* и для данного вида.

Описание (по Бэйлису, 1928, стр. 601—605). Длина целого экземпляра, фиксированного формалином, около 65 мм. Стробила постепенно расширяется. Максимальный ее диаметр 16 мм приходится на область начала задней половины тела, после чего ширина стробилы вновь убывает. Членики короткие, широкие. Сколекс относительно небольшой, 0,6 мм ширины. Округлые присоски 0,25 мм в диаметре. Сегментация начинается почти непосредственно позади сколекса. Мускулатура стробилы мощно развита. Имеется тонкий слой субкутикулярных мышечных волокон. Многочисленные пучки продольной паренхимной мускулатуры занимают $^3/_4$ толщины слоя кортикальной паренхимы. Дорзальные экскреторные сосуды пролегают кнаружи от более широких вентральных Последние в каждом членике соединяются поперечным анастомозом, с которым связана система анастомозирующих вторичных канальцев.

Половые отверстия чередуются правильно. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и открываются в мускулистую половую клоаку 0,5—0,8 мм глубины, отверстие которой несколько сдвинуто дорзально. В отличие от *M. erethizontis*, у данного вида вся половая система, исключая матку, сосредоточена в поральной половине членика. Семенников 170—190. Они располагаются целиком в поральной половине среднего поля, не выходя апорально за среднюю линию стробилы. Очень мускулистая грушевидная бурса цирруса 0,50—0,75 мм длины и 0,20—0,32 мм толщины. Она содержит крупный семенной пузырек и циррус, вооруженный шипиками. Перед проникновением в бурсу семепровод образует расширение, окруженное слоем железистых клеток.

Яичник лежит у вентральной стенки. Он вытянут в поперечном направлении, отдавая пальцевидные отрости в дорзальном направлении. Желточник более компактного строения, но временами кажется поделенным на две части. Дистальная часть вагины имеется только в совершенно молодых члениках, на расстоянии 10 мм от сколекса. Она открывается в клоаку впереди бурсы цирруса, а в проксимальной части образует округлый крупных размеров семеприемник. С появлением матки, еще до полного созревания семенников и прочих органов мужской половой системы, исчезают всякие следы вагины. Вероятно, женские половые органы развиваются ранее мужских, и молодые членики оплодотворяются более старыми. Матка закладывается в виде неправильной сети, затем становится мешковидной и распространяется во всю ширину медуллярной паренхимы. Наружная оболочка яйца 0,075 мм в диаметре. Грушевидный аппарат имеет два заостренных отростка, но филаменты, описанные Яницким для *Schizotaenia hagmanni* (= *Sch. desrescens*), здесь отсутствуют. Диаметр грушевидного аппарата без отростков 0,022 мм, диаметр самой онкосферы 0,017 мм.

Литература: Baylis, 1928.

6. *Monoecocestus sigmodontis* (Chandler et Suttles, 1922) n. comb.

Синоним: *Schizotaenia sigmodontis* Chandler et Suttles, 1922.

Хозяин: грызун — *Sigmodon hispidus*.

Место обнаружения: Техас.

Этот вид представлен в литературе под названием *Schizotaenia sigmodontis* Chandler et Suttles, 1922. Мы заменили родовое название на *Monoecocestus*.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 118). Длина изменчива. Она колеблется в пределах 22—65 мм, средняя длина 30—50 мм, наибольшая ширина 3,5 мм. Диаметр сколекса 0,36—0,45 мм, диаметр присосок 0,16 мм.

Половые отверстия правильно чередуются и располагаются в середине латерального края сегмента. Около 70 семенников располагаются дорзально в одном поле, ограниченном экскреторными сосудами, причем они более многочисленны с антипоральной стороны. Каждый семенник имеет 0,060—0,085 мм в диаметре. Грушевидная мускулистая бурса цирруса довольно крупная; она имеет 0,6 мм в длину и 0,2 мм в ширину и далеко переходит за линию поральных экскреторных сосудов. Циррус очень длинный. Он вооружен тонкими шипиками, опадающими после копуляции. Семепровод образует продолговатый наружный семенной пузырек. Внутри бурсы он образует также внутренний семенной пузырек. Вагина открывается впереди бурсы цирруса, на дне глубокой половой клоаки. Следуя до женских половых желез, она пересекает с вентральной стороны бурсу цирруса и образует удлиненный семеприемник. Яичник и желточник имеют то же расположение, как и у очень близкого вида — *M. anoplocephaloides*.

По мнению авторов вида, матка не имеет сетчатой структуры. Однако Бэр считает, что сетчатая стадия существует, но она весьма кратковременна и поэтому не была замечена американскими исследователями. Во всяком случае, мы не можем считать этот вопрос окончательно решенным.

Яйца 0,047—0,053 мм; зародыши — 0,016—0,018 мм в диаметре. Грушевидный аппарат имеется.

Литература: Baer, 1927a; Chandler et Suttles, 1922.

7. *Monoecocestus variabilis* (Douthitt, 1915) Freeman, 1949

Синонимы: *Schizotaenia variabilis* Douthitt, 1915; *Schizotaenia erethizonti* Baer, 1927 a, nec *Sch. erethizontis* Beddard, 1914.

Хозяева дефинитивные: древесный дикобраз — *Erethizon dorsatum* L., *E. epixanthum* Brandt.

Хозяева промежуточные: панцырные клещи надсем. *Oribatoidea*.

Географическое распространение: Северная Америка.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 117). Длина 20 мм, максимальная ширина 8,5 мм. Сколекс 0,88 мм в диаметре. Присоски 0,16—0,24 мм в диаметре. Стробила включает до 164 члеников. Половые отверстия чередуются, чаще регулярно. Экскреторная система может иметь анастомозы. В каждом членике имеется 50—198 семенников Они лежат в последней трети сегмента — в три ряда с поральной стороны и не более как в один ряд с антипоральной. Однако количество и расположение семенников у этого вида чрезвычайно изменчиво: то

их находят непосредственно дорзально от яичника, то спереди от него, но положение, указанное первоначально, встречается наиболее часто. Диаметр семенников 0,04—0,08 мм. Сумка цирруса 0,5—0,85 мм в длину и 0,14—0,25 мм в толщину, достигает линии экскреторных сосудов своей стороны и содержит внутренний семенной пузырек. Семепровод окружен железистыми клетками и образует наружный семенной пузырек. Вагина функционирует в 15—20-м членике. Она открывается впереди от бурсы цирруса, а в проксимальной части образует семеприемник. Женские половые железы располагаются с поральной стороны от средней линии, целиком помещаясь в поральной половине сегмента. Дольчатый яичник располагается более или менее симметрично относительно центра желточника, он имеет 0,7—1,85 мм ширины. Желточник лежит дорзально. Сетчатая матка сходна с таковой *M. americana*. Зрелые яйца — как и у *M. americana*. Наружная оболочка яйца покрыта мелкими шипиками длиной 0,003 мм. Внутренняя оболочка образует грушевидный аппарат длиной 0,020 мм и шириной 0,017 мм. Рожки довольно короткие. От их вершины отходит по одному тонкому филаменту. Между грушевидным аппаратом и наружной шиповатой оболочкой имеется средняя оболочка. Диаметр онкосфер (без оболочки) 0,012—0,016 мм; длина эмбриональных крючьев 0,010 мм (от 0,008 до 0,012 мм).

Литература: Baer, 1927a; Beddard, 1914; Chandler, 1936; Douthitt, 1915; Freeman, 1949, 1949a.

СЕМЕЙСТВО *AVITELLINIDAE* SPASSKY, 1950

Синонимы: *Stilesiidae* Skrjabin, 1926; *Thysanosomidae* Mola, 1929; *Thysanosomatidae* Skrjabin et Schulz, 1937.

Историческая справка. Семейство *Avitellinidae* обосновал акад. К. И. Скрябин еще в 1926 г., но представил его под другим названием — *Stilesiidae* Skrjabin, 1926. Основными характерными признаками семейства он отметил: невооруженный сколекс, отсутствие желточника и тельца Мелиса и наличие парутеринного органа. В состав семейства он включил три рода: *Stilesia* Railliet, 1893. *Avitellina* Gough, 1911, и *Hexastichorchis* Blei, 1922 (последний впоследствии был сведен в синонимы рода *Avitellina* Gough (1911).

Зарубежные гельминтологи (Бэр, Саутвел, Шпрен и др.) продолжали придерживаться старой системы Фурмана (1907), втискивая цестод, обладающих парутеринным органом, в сем. *Anoplocephalidae*. Однако Мола (Mola, 1929) через три года после выхода в свет работы К. И. Скрябина приходит к такому же выводу о несовместимости отмеченной группы цестод с *Anoplocephalidae* и выделяет их в особое семейство *Thysanosomidae* Mola, 1929. В состав этого семейства Мола включает только два рода — *Thysanosoma* Diesingi, 1834, и *Stilesia* Railliet, 1893. Род *Avitellina* Gough, 1911, выпал из поля внимания этого автора.

В 1933 г. акад. К. И. Скрябин внутри семейства *Stilesiidae* Skrjabin, 1926, различал два подсемейства: 1) *Thysanosomatinae* Fuhrmann, 1907, с двумя родами — *Thysanosoma* и *Ascotaenia*; 2) *Stilesiinae* Skrjabin, 1933, с тремя родами — *Stilesia*, *Avitellina* и *Thysaniezia* (последнее название подсемейства является синонимом *Avitellininae* Gough, 1911). Это усовершенствование не было воспринято школой Фурмана, представители которой не видят существенного различия между *Thysanosomatidae* и *Anoplocephalidae*. Однако работники советской гельминтологической школы продолжали отстаивать систему Скрябина.

В 1937 г. Скрябин и Шульц, подробно осветив историю изучения авителлинид, дают анализ взаимоотношений составных частей семейства, которому присваивают название *Thysanosomatidae* Skrjabin et Schulz, 1937. В пределах сем. *Thysanosomatidae* они выделяют уже три подсемейства, различающихся по количеству околоматочных органов и расположению половых желез:

1) подсем. *Thysanosomatinae* (Fuhrmann, 1907) Skrjabin, 1933;
2) подсем. *Thysanieziinae* Skrjabin et Schulz, 1937;
3) подсем. *Avitellininae* Gough, 1911.

В 1940 г. акад. К. И. Скрябин, произведя анализ филогенетических взаимоотношений семейств и подсемейств подотряда *Anoplocephalata*, дает более глубокое обоснование необходимости выделения цестод

парнокопытных с парутеринным органом в отдельное семейство. Свои теоретические выводы и систематические построения акад. Скрябин вновь излагает в книге «Строительство советской гельминтологии» (1946).

В современной литературе принят следующий диагноз семейства: «*Anoplocephalata* с чередующимися половыми отверстиями, редко с двойными в каждой проглоттиде. Семенники чаще в боковых частях члеников, реже в их средней части. Имеются околоматочные органы либо в числе 1—2, либо в большом количестве в каждом членике. Паразиты жвачных».

С нашей точки зрения, число комплектов полового аппарата у аноплоцефалят не может считаться признаком семейства. Положение семенников в среднем поле или в боковых полях стробилы также не определяет принадлежности цестод к данному семейству, так как *Thysanosomatinae* имеет семенники в среднем поле, *Thysanieziinae* — в боковых полях, а у рода *Avitellina* они располагаются по одну или по обе стороны от вентрального канала. На этом основании два первых пункта мы исключаем из диагноза семейства, сохраняя их для определения систематических групп низшего порядка — подсемейств и родов. Сопоставляя признаки известных представителей авителлинид, можно видеть следующие общие черты строения.

1) Размеры тела в имагинальной стадии крупные, более 100 мм.

2) Округлый невооруженный сколекс несет четыре присоски без придатков.

3) Стробила аполизическая, слагается из большого количества члеников, вытянутых в поперечном направлении (зрелые могут быть квадратны).

4) В основе строения экскреторной системы лежат две пары продольных латеральных стволов, причем дорзальные сосуды могут атрофироваться.

5) Семепровод образует извилины как внутри, так и за пределами сумки цирруса. Обособленные семенные пузырьки отсутствуют.

6) Существует тенденция к редукции желточника и тельца Мелиса: у *Thysaniezia* желточник имеется, у *Avitellina* и *Stilesia* полностью отсутствует.

7) Подобно аноплоцефалидам, матка закладывается очень рано в виде сплошного клеточного тяжа, внутри которого образуется полость; тогда орган принимает форму пузыря или поперечной трубки.

8) На передней стенке матки образуется один или несколько парутеринных органов.

Однако не все перечисленные признаки имеют существенное таксономическое значение. Наиболее надежен из них признак наличия парутеринного органа, который и принят акад. К. И. Скрябиным в основу при определении данного семейства.

Мы предлагаем следующий диагноз сем. *Avitellinidae*:

Anoplocephaloidea крупных размеров. Аполизическая стробила слагается из многочисленных поперечно вытянутых члеников. В типичных случаях имеется две пары продольных сосудов выделительной системы; дорзальные сосуды могут атрофироваться. За пределами бурсы цирруса семепровод образует многочисленные извилины. Оформленный наружный семенной пузырек отсутствует. Матка закладывается очень рано, задолго до созревания женских половых желез, в виде сплошного клеточного тела, внутри которого развивается полость. Парутеринные органы имеются.

В имагинальной стадии паразитируют у парнокопытных (*Artiodactyla*).

Типичное подсемейство: *Avitellininae* Gough, 1911.

В состав семейства входят еще два подсемейства: *Thysanosomatinae* (Fuhrmann, 1907) Skrjabin, 1933, и *Thysanieziinae* Skrjabin et Schulz, 1937.

Подсем. *Avitellininae* Gough, 1911, мы признаем типичным на следующем основании. Это подсемейство является типичным фактически с момента установления сем. *Avitellinidae* (= *Stilesiidae* Skrjabin, 1926, = *Thysanosomidae* Mola, 1929, = *Thysanosomatidae* Skrjabin et Schulz, 1937), поскольку к этому подсемейству относится род *Stilesia* Railliet, 1893, принятый Скрябиным, 1926, в качестве типичного рода сем. *Stilesiidae*. Однако типичным родом подсемейства был принят еще в 1911 г. род *Avitellina* Gough, 1911, и все вышестоящие таксономические единицы должны именоваться исходя из родового названия первоначально избранного типичного рода (*Avitellina*), который, согласно правилам зоологической номенклатуры, не может быть переизбран.

Определительная таблица подсемейств семейства *Avitellinidae*

1 (2). Число околоматочных органов в членике весьма ограничено (1—2 шт.). Семенники располагаются в две разобщенные боковые группы. Желточник и тельце Мелиса полностью отсутствуют . . . . . подсем. *Avitellininae* Gough, 1911 . . . . . стр. 439

2 (1). Число околоматочных органов в каждом членике более двух.

3 (4). Семенники располагаются в среднем поле членика. Желточник отсутствует. . подсем. *Thysanosomatinae* (Fuhrmann, 1907) Skrjabin, 1933 . . . . . стр. 473

4 (3). Семенники располагаются в боковых полях членика. Желточник довольно хорошо развит . . . . . *Thysanieziinae* Skrjabin et Schulz, 1937 . . . . . стр. 476

ПОДСЕМЕЙСТВО 1. *AVITELLININAE* GOUGH, 1911

Синоним: *Stilesiinae* Skrjabin, 1933.

Историческая справка. Подсем. *Avitellininae* установил Гаф (Gough, 1911) для двух родов цепней жвачных — *Avitellina* Gough, 1911, и *Stilesia* Railliet, 1893. В таком составе подсемейство фигурирует и в данной работе. Взгляды Гафа разделяют Меггит (1924) и Вудлэнд (1927), однако Бэр (1927а) упраздняет подсем. *Avitellininae*, сливая его с подсем. *Thysanosominae* Fuhrmann, 1907 [=*Thysanosomatinae* (Fuhrmann, 1907) Skrjabin, 1933]. Систему Бэра принимают Саутвел (1930) и Фурман (1932), но Скрябин (1933) выделяет роды *Avitellina* и *Stilesia* из подсем. *Thysanosomatinae* в новое подсем. *Stilesiinae* Skrjabin, 1933, и помещает последнее в сем. *Stilesiidae* Skrjabin, 1926.

В 1947 г. Скрябин и Шульц, уточняя систематику аноплоцефалят, совершенно справедливо восстановили название *Avitellininae* Gough, 1911. В связи с этим название семейства мы произвели также из рода *Avitellina* — *Avitellinidae* Spassky, 1950.

Диагноз подсем. *Avitellininae* (по Скрябину и Шульцу, 1937, с нашим дополнением). *Avitellinidae*, стробила которых узкая, длинная, с короткими члениками. Имеется две пары латеральных сосудов выделительной системы; дорзальная пара нередко подвержена редукции.

Семенники располагаются в две латеральные группы по одну или по обе стороны от каждого вентрального канала выделительной системы. Женские половые органы представлены округлой смешанной железой (гермо-вителляриум), расположенной в поральной половине среднего поля членика, вентрально от семенников. Матка закладывается очень рано в виде сплошного поперечного скопления клеток, внутри которого впоследствии образуется полость. Парутеринные органы немногочисленны.

Яйца внутри парутеринного органа могут быть заключены в фиброзные капсулы.

Взрослые в кишечнике и желчных протоках жвачных млекопитающих (*Pecora*).

Типичный род: *Avitellina* Gough, 1911.

Определительная таблица родов подсемейства *Avitellininae*

1 (2). В каждом членике развивается по одному околоматочному органу, расположенному по средней линии или поблизости от последней. Молодая матка имеет вид поперечно вытянутого овального мешочка, расположенного почти или строго по средней линии. Стробила по средней линии толще, чем в боковых участках . . . . . род *Avitellina* Gough, 1911 . . . . . .стр. 440

2 (1). В каждом членике формируется по два околоматочных органа, залегающих в боковых частях среднего поля. Стробила по средней линии значительно тоньше, чем в боковых ее отделах . . . . . род *Stilesia* Railliet, 1893 . . . . . .стр. 462

Род I. *Avitellina* Gough, 1911

Синонимы: *Hexastichorchis* Blei, 1922; *Ascotaenia* Baer, 1927; *Anootypus* Woodland, 1928.

а) Ревизия рода *Avitellina*

Род *Avitellina* установил Гаф (Gough, 1911) для одного вида цестод домашних парнокопытных — *Taenia centripunctata* Rivolta, 1874, который ранее (Railliet, 1893, Gough, 1909) причисляли к роду *Stilesia* Railliet, 1893.

Блей (Blei, 1922) от овец Украины описал еще два вида — *Avitellina laciniosa* и *Hexastichorchis pintneri*. Оба вида были сведены Бэром (1927а) в синонимы *A. centripunctata* (Rivolta).

В 1927 г. Вудлэнд (Woodland, 1927) для овец и коз Индии и Африки установил еще четыре вида авителлин: *A. chalmersi*, *A. goughi*, *A. lahorea* и *A. sudanea*, из числа которых только *A. chalmersi* можно считать правомочным. Два вида: *A. lahorea* и *A. sudanea* мы переводим в синонимы *A. centripunctata*.

а) *Avitellina sudanea* была описана по фрагментам стробилы. Диагностическим признаком вида считалось, по Вудлэнду, построение наружной колонны семенников в один продольный ряд, а также форма и расположение парутеринного органа. Признак расположения семенников в данном случае не может быть принят во внимание ввиду значительной изменчивости этого признака у смежных видов. По наблюдениям Балерао (Bhalerao, 1936), расположение семенников *A. sudanea* на протяжении одной стробилы изменяется следующим образом: в молодых члениках в каждом поперечном ряду внутренней колонны насчитывается по 10 семенников, но с возрастом число их убывает до 3—4. Семенники наружной колонны местами могут удваиваться. Нагати (Nagaty, 1929) также указывает, что семенники наружной колонны могут располагаться то в один, то в два ряда. Изучая границы изменчивости морфологических признаков *A. centripunctata* по экземплярам от овец Кавказа и Средней Азии, мы установили, что даже в пределах ограниченного участка стробилы число семенников в наружной колонне может меняться от одного до 4—5, причем на одной стороне колонна местами может быть узкой, на другой — широкой. Соотношения многократно меняются. Чем сильнее сократилась стробила, тем шире колонны семенников; чем старше членики, тем семенников в поперечном ряду меньше. Парутеринный орган *A. sudanea*, по мнению Вудленда, отличается от *A. centripunctata* тем, что у последней он грушевидный, а у первой — почковидный. По нашим наблюдениям, у *A. centripunctata* парутеринный орган может быть и почковидным, и грушевидным, и шаровидным, в зависимости от степени зрелости и состояния мускулатуры стробилы. Равным образом, так называемый «улиткообразный» парутеринный орган представляет одну из стадий его развития, когда матка еще сохраняется, а парутеринный орган не достиг окончательного развития. Далее, характерным для *A. sudanea*, по Вудлэнду, является отсутствие чередования парутеринных органов в горизонтальной плоскости. Этот признак, повидимому, не имеет систематического значения, поскольку в одной стробиле *A. centripunctata* мы наблюдали расположение органов цепочкой в одну линию (в растянутых участках) или два ряда (где стробила слабо сокращена). В сильно сжатых участках парутеринные органы лежат в три и даже четыре ряда. *A. sudanea* мы не можем представить и как географическую разновидность, поскольку Вудлэнд и Нагати ее находили в Африке, а Балерао — в Индии. Равным образом, нельзя ее считать «биологическим» видом, так как Вудлэнд впервые описал ее от *Ovis laticauda*, а последующие авторы обнаружили у *Ovis aries* L., которая служит основным хозяином *A. centripunctata*.

б) Второй вид Вудлэнда — *A. lahorea*, обнаружен в Индии. Два разрозненных фрагмента стробилы были извлечены из кишечника собаки. Полагают, что истинным хозяином гельминта послужила коза — *Capra hircus* L.

Диагностическими признаками вида, по Вудлэнду (1927), служат ширина наружной колонны семенников, расположенных по одному, и улиткообразная форма парутеринных органов, чередующихся как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскости.

Балерао (1936) к описанию Вудлэнда добавляет, что зачастую семенники наружной колонны *A. lahorea* могут лежать в два ряда или только на одной, или на обеих сторонах стробилы. Следовательно, этот признак не имеет диагностического значения. В отношении парутеринного органа мы можем констатировать, что все сказанное Вудлэндом в отношении *A. lahorea* типично (является нормой) для *A. centripunctata*, парутеринный орган которой на определенной стадии онтогенеза может принимать улиткообразную форму. Существенным недостатком работы Вудлэнда (1927) является то, что он описывал новые виды по обрывкам стробилы, не изучив предварительно границы изменчивости типичного вида (*A. centripunctata*). Синонимами последнего должны считаться *A. sudanea*, *A. lahorea* и, может быть, *A. goughi* (см. стр. 456).

В следующем, 1928, году Вудлэнд устанавливает новый род тизанозоматид — *Anootypus* Woodland, 1928, с двумя видами — *A. edifontaineus* Woodland, 1928, от антилопы (канна) и *A. ricardi* Woodland, 1928, от водяного козла *Kobus* sp. Восточной Африки.

Диагностический родовой признак наличия одного слоя продольной мускулатуры Саутвел (Southwell, 1929) признал неудовлетворительным и перевел оба вида Вудлэнда в род *Avitellina*. Однако Фурман (1933) восстановил род *Anootypus*, прибавив еще один вид — *Anootypus monardi* (Fuhrmann, 1932) Fuhrmann, 1933. Дополнительно Фурман указывает, что для *Anootypus* характерно также отсутствие дорзальных экскреторных сосудов, равная длина вагины и бурсы цирруса и положение вагины вентрально от бурсы цирруса на обеих сторонах стробилы.

Все четыре признака мы считаем недостаточными.

1. Один слой продольной мускулатуры отмечен у некоторых видов *Avitellina* с развитыми дорзальными сосудами, например у *A. aegyptica*.

У типичного вида рода *Avitellina* — *A. centripunctata* (Rivolta) наружный слой продольной мускулатуры представлен всего лишь редкими одиночными волокнами, которые мы могли видеть на некоторых сериях срезов развитых члеников, но зачастую не находили на срезах молодых участков той же стробилы.

2. Дорзальные экскреторные сосуды у *Avitellina* обычно подвержены редукции и заметны лишь в передних отделах стробилы.

3. У некоторых видов *Avitellina* с четырьмя продольными сосудами, например *A. arctica* Kolmakov, 1938, копулятивная часть вагины почти равна по длине бурсе цирруса. У *Anootypus monardi* (по рисунку Фурмана) копулятивная часть несколько короче бурсы. Этот признак, в лучшем случае, может иметь видовое значение для *Avitellina*.

4. Положение вагины в отношении бурсы цирруса весьма изменчиво. В пределах рода *Avitellina* можно видеть формы с постоянным и переменным положением вагины.

На этом основании мы помещаем родовое имя *Anootypus* Woodland, 1928, в синонимы *Avitellina* Gough, 1911, как это делает Невё-Лемер (Neveu-Lemaire, 1936), в результате чего род *Avitellina* пополняется тремя видами паразитов африканских антилоп.

Нагати 1929 г. установил еще два новых вида: *Ativellina aegyptica* от антилопы и *A. southwelli* от домашней овцы африканского континента. Первую из них мы временно оставляем в качестве самостоятельного вида, а вторую переводим в синонимы *A. centripunctata* (Rivolta, 1874) Gough, 1911. *A. southwelli*, по Нагати, имеет три отличительных особенности: 1) наружная колонна шириною от четырех до восьми семенников, причем внешний ряд семенников находится кнаружи от главного латерального нерва; 2) бурса цирруса и вагина залегают в одной дорзо-вентральной плоскости; 3) матки распределяются в два ряда не только в молодых, но и в зрелых члениках. По этому поводу мы можем заметить следующее.

1. Извилистый путь экскреторных сосудов на рисунках Нагати (1929, стр. 376—377, рис. 22—25) доказывает, что стробила изученного экземпляра была сильно сокращена. В подобных случаях семенники наружной колонны *A. centripunctata* обычно располагаются в 4—5 рядов точно так, как это изображает Нагати. Далее, шестую колонну семенников кнаружи от нерва мы наблюдали у *A. centripunctata* от овец СССР. Она то появляется, то исчезает на протяжении одной и той же стробилы. Равным образом, Блей в описании *Hexastichorchis pintneri* Blei, 1922, заявляет (по Lopez, 1930), что семенники могут лежать в четыре и в шесть колонн. Следовательно, этот признак вариабилен.

2. Расположение вагины в одной вертикальной плоскости с бурсой цирруса зависит от зрелости участка стробилы и от степени сокращения мускулатуры. Вагина и бурса цирруса могут оставаться в одной горизонтальной плоскости при сокращении стробилы у цестод, длина члеников которых значительно превосходит толщину половых органов, но у *Avitellina southwelli*, что видно на рисунках, предложенных Нагати, членики настолько укорочены, что длина их равна или даже менее толщины бурсы цирруса.

3. Указание Нагати, что матки *A. southwelli*, в отличие от *A. centripunctata*, располагаются в два ряда не только в молодой, но и в зрелой части стробилы, говорит против его вывода о самостоятельности вида *A. southwelli*, так как именно у *A. centripunctata* зрелые матки и парутеринные органы обычно расположены в два ряда. Это мы видим на многих препаратах в коллекции Центрального гельминтологического музея (Москва). Вудлэнд, 1927, также изображает *A. centripunctata* с чередованием парутеринных органов.

Вудлэнд (1935) от лошадиной антилопы *Hippotragus equinus* (Африка) описал еще один вид — *Avitellina sandgroundi* Woodland, 1935, которая морфологически сходна с *A. centripunctata*. Мы временно воздерживаемся от объединения этих видов в один по соображениям чисто экологического порядка.

Балерао (1936) от домашних коз Индии описал два новых вида цестод: *Avitellina tatia* и *A. woodlandi*.

Диагноз последней полностью укладывается в описание *A. centripunctata*, составленное нами при изучении оригинальных препаратов. Наиболее существенным признаком *A. woodlandi* Балерао считает превосходство в размерах бурсы цирруса над копулятивной частью вагины в $1\ ^1/_4$—2 раза. Именно такие пропорции мы отмечаем у половины экземпляров *A. centripunctata* от домашних копытных Кавказа и Средней Азии. В изученном нами материале, собранном в различное время из разных пунктов Закавказья и Средней Азии, выявляются две формы, отличающиеся различными относительными размерами копулятивного аппарата. Одна из них — morpha centripunctata отвечает описанию вида и может считаться типичной. Она имеет короткую, грушевидную бурсу цирруса, длина которой в 2—3 раза меньше длины копулятивной части вагины. Вторая форма — morpha woodlandi имеет обратные пропорции: бурса цирруса в два раза длиннее копулятивной части вагины. Подобное соотношение размеров описано Балерао (1936) у *A. woodlandi* и у *A. tatia*.

Диагностическим признаком *A. woodlandi*, отличающим ее от *A. centripunctata*, по Балерао, является бóльшая длина бурсы, которая у *A. centripunctata*, по мнению иностранных авторов (Baer, 1927, Woodland, 1927, Nagaty, 1929, и Bhalerao, 1936), вдвое короче железистого отдела вагины, а у *A. woodlandi* (по Балерао) — вдвое длиннее.

Поскольку *A. woodlandi* встречается лишь в области распространения *A. centripunctata* и сходна с нею во всех прочих признаках строения, эти виды мы считаем идентичными и рассматриваем *A. woodlandi* всего лишь как морфу. Диморфизм подобного рода до сего времени был известен лишь в ботанике под названием гетеростилия; его возникновение связано с необходимостью обеспечить перекрестное оплодотворение.

В нашем примере соотношение размеров мужского и женского копулятивного аппарата таково: длина бурсы morpha centripunctata равна длине копулятивной части вагины представителей morpha woodlandi и, наоборот, копулятивная часть вагины типичной морфы равна по длине сумке цирруса morpha woodlandi. В пользу нашего представления говорит также факт обратного расположения мужского и женского половых отверстий на правой и левой сторонах стробилы. На одной стороне стробилы *A. centripunctata* вагина открывается вентрально от мужского отверстия, а на другой — дорзально, причем такое реципрокное положение наиболее отчетливо выражено в члениках, где половые железы еще функционируют, и почти исчезает в зрелой части стробилы.

Это явление впервые подмечено Вудлэндом (1927). Нагати и Балерао сомневаются в его наличии. Мы на нескольких сериях срезов наблюдали описанную Вудлэндом особенность *A. centripunctata*.

Вудлэнд (1927) описывает явление выхождения яиц и капсул с яйцами через разрыв стенки в просвет широких вентральных сосудов и через них — во внешнюю среду. Последующие авторы не подтвердили

наблюдений Вудлэнда. На некоторых тотальных препаратах мы также наблюдали поступление в полость сосудов изрядного количества яиц, а также целых и разорванных капсул, причем снаружи участки стробилы оставались совершенно целыми. Во всех этих случаях членики не были окончательно созревшими. На некоторых препаратах наблюдалось выхождение незрелых яиц, еще не имеющих оформленных оболочек, или же выхождение более или менее сформированных яиц из парутеринных органов, еще не достигших полного развития. У наших объектов, как и на препаратах Вудлэнда, кожно-мышечный мешок стробилы не имел повреждений. Отсюда можно сделать заключение, что выхождение яиц явилось следствием нарушения тканей в процессе обработки, так как в естественвых условиях выхождение недозрелых яиц в просвет сосудов, повидимому, не должно иметь места. Явление выхождения яиц в просвет сосудов Вудлэнд считает видовым признаком *A. centripunctata*. Мы предлагаем изъять этот пункт из видового диагноза.

Вполне возможно, что *A. tatia* Bhalerao, 1936, отличающаяся длинной бурсой цирруса и коротким влагалищем, идентична morpha woodlandi или представляет собой какой-либо другой диморфный вид, типичная форма которого обладает длинным влагалищем и короткой сумкой цирруса. Решение этого вопроса, за неимением необходимого ассортимента натуральных объектов, для нас в настоящее время оказывается невозможным.

Последним в списке видов в хронологическом порядке их описания следует отметить *Avitellina arctica* Kolmakowi, 1938, из кишечника северных оленей Полярного Урала. Несмотря на ошибочность описания (автор не отличает парутеринный орган от семеприемника), находка Колмакова вызывает особый интерес, поскольку это единственный случай нахождения авителлин в полярной зоне. В морфологическом отношении *A. arctica* почти тождественна *A. centripunctata*. К вопросу о видовой самостоятельности *Avitellina arctica* мы еще вернемся в связи с ревизией рода *Ascotaenia*.

б) Ревизия рода *Ascotaenia* Baer, 1927

Род *Ascotaenia* Baer, 1927, был установлен Бэром для одного вида цестод (*Thysanosoma pygargi* Cholodkowsky, 1902) сибирской косули *Capreolus pygargus* Pall, который был описан Холодковским полвека тому назад по двум плохо сохранившимся экземплярам, когда систематика цепней была еще очень слабо разработана. Процессы мацерации, которым подверглись типичные экземпляры, должны были сильно изменить внутреннее строение органов, а отсутствие в то время подробных сведений о строении других представителей данного семейства (*Avitellinidae*) сильно затрудняло воссоздание естественной картины строения *A. pygargi*. В результате литература до сего времени не располагает надежным описанием *T. pygargi*. Тем не менее Ж. Бэр, 1927, счел возможным установить для этого гельминта особый род — *Ascotaenia* со следующим диагнозом:

«Тизанозомины большого размера. Сегментация слабо заметна. Половые поры неправильно чередуются. Половые протоки проходят с дорзальной стороны от экскреторных сосудов. Семенники располагаются с каждой стороны от женских половых желез, ограничены латерально экскреторными сосудами. Женские половые железы располагаются в поральной половине сегмента. Желточник слабо развит. Матка в форме поперечной трубки, становящаяся мешковидной. Имеется 8—12 парутеринных органов, содержащих по нескольку яиц.

Взрослые — у жвачных.

Типичный вид: *Ascotaenia pygargi* (Cholodkowksy, 1902)» (стр. 129).

С момента описания типичного вида этого рода прошло около пятидесяти лет, однако повторных находок авителлинид с признаками рода *Ascotaenia* Baer, 1927, не было. Мы предполагаем, что «повторных» находок и не будет. Внимательно рассмотрев оригинальные литературные материалы Холодковского, мы приходим к убеждению, что *Thysanosoma pygargi* Cholodkowsky, 1902, должна быть отнесена к роду *Avitellina* Gough, 1911.

В самом деле: 1) строение сколекса и внешняя морфология стробилы; 2) строение и топография половых желез, которые хорошо отражены Холодковским на рисунках, изготовленных по горизонтальным и плоскостным срезам различных участков стробилы, вполне соответствуют строению типичных представителей рода *Avitellina*. Рисунок парутеринного органа (рис. 210, *2*) отчетливо показывает, что *T. pygargi* имеет один парутеринный орган, заполненный продольно вытянутыми капсулами с яйцами. Подобную картину мы неоднократно наблюдали в зрелых члениках *Avitellina centripunctata*; ее также изображает Гаф, 1911, при описании *A. centripunctata*, которую Вудлэнд (1927) без достаточных оснований выделяет в особый вид *Avitellina goughi* Woodland, 1927. Сходную картину изображает Бэр (1927а) на рис. 32 (стр. 133), отображающем зрелые членики *Avitellina centripunctata*.

Возможно, что вследствие мацерации типичных экземпляров *T. pygargi* отдельные капсулы с яйцами несколько разошлись друг от друга и были приняты Холодковским за отдельные околоматочные органы. Случаи выхождения капсул с яйцами из парутеринного органа авителлин отмечает Вудлэнд, 1927.

Расположение семенников кнутри от выделительных сосудов также не препятствует причислению *T. pygargi* к роду *Avitellina*, так как у *Avitellina ricardi* (Woodland, 1928) Southwell, 1929, и у *Avitellina monardi* Fuhrmann, 1932, от африканских антилоп наружные колонны семенников отсутствуют полностью.

Диагнозу рода *Ascotaenia* более или менее соответствуют лишь схемы реконструкции члеников, составленные Холодковским на основании изучения срезов, но они не вытекают из строения самих срезов, зарисованных Холодковским с большой точностью, которой могут позавидовать многие современные изображения авителлинид.

Вопрос о принадлежности *Thysanosoma pygargi* к роду *Avitellina* у нас не вызывает сомнений. Необходимо решить вопрос о взаимоотношениях *T. pygargi* с *A. centripunctata*, *A. arctica*, *A. ricardi* и *A. monardi*. У диких копытных Средней Азии неоднократно встречалась *A. centripunctata*, у сибирской косули отмечена *A. arctica* (которая морфологически сходна с *A. centripunctata*). От обоих этих видов *T. pygargi* отличается отсутствием наружной колонны семенников. В связи с этим мы помещаем *Thysanosoma pygargi* в род *Avitellina* в качестве самостоятельного вида *Avitellina pygargi* (Cholodkowsky, 1902), n. comb.

В результате проведенной ревизии родов *Avitellina*, *Anootypus* и *Ascotaenia* все три родовые названия мы считаем синонимами, причем по правилу приоритета считаем правомочным наименование *Avitellina* Gough, 1911.

В составе этого рода мы различаем 11 видов цестод домашних и диких жвачных и пять видов переводим в синонимы *Avitellina centripunctata*. Однако пересмотр видового состава авителлин не может считаться законченным. Некоторые виды, за которыми мы временно сохранили их самостоятельность (например, *A. arctica*, *A. goughi* и др.) также, повидимому, являются синонимами известных видов.

Проведенная перестройка системы авителлинин требует изменения диагноза рода *Avitellina*, который мы формулируем следующим образом.

Диагноз рода. *Avitellininae* крупных размеров. Стробила узкая, нежная, с параллельными краями, уплощенная в начале и почти цилиндрическая в конце. Внешняя сегментация в первой половине тела выражена слабо или отсутствует. Членики стробилы очень короткие. Экскреторная система представлена обычно двумя парами латеральных сосудов, из которых вентральные очень хорошо развиты, а дорзальные могут атрофироваться.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Семенники относительно немногочисленны, располагаются в две латеральные группы, каждая из которых по линии прохождения экскреторных сосудов и нерва может в свою очередь подразделяться на две или три колонны. В средней трети ширины стробилы свободное от семенников пространство занято зачатком матки и паруторинного органа. Женские половые железы представлены единственной непарной железой (гермовителляриум), расположенной порально от средней линии, кнутри от поральной группы семенников. Матка вепарная, располагается по средней линии или несколько порально. Первоначально она имеет вид поперечной клеточной полоски, затем принимает форму овального пузыря, на стенке которого развивается паруторинный орган. Последний в развитом состоянии имеет овальную или грушевидную форму. Положение паруторинного органа в пределах среднего поля зависит от степени сокращения мускулатуры стробилы. Внутри паруторинного органа яйца заключены в фиброзные капсулы, по нескольку штук в каждой.

Взрослые — в кишечнике парнокопытных (*Artiodactyla*).

Типичный вид: *Avitellina centripunctata* (Rivolta, 1874) Gough, 1911.

Определительная таблица видов рода *Avitellina*

1 (6). Наружная колонна семенников полностью отсутствует; все семенники располагаются кнутри от вентральных экскреторных каналов.
2 (3). Внутренняя колонна шириною в 4—5 семенников. Бурса цирруса 0,18 мм длины. У африканских антилоп . . . . . *Avitellina ricardi* (Woodland, 1928) Southwell, 1929 . . . . . .стр. 460
3 (2). Внутренняя колонна шириною в 5—7 семенников.
4 (5). Дорзальные экскреторные сосуды редуцированы. Бурса цирруса 0,36 мм длины. У африканских антилоп . . . . . *Avitellina monardi* Fuhrmann, 1932 . . . . . .стр. 457
5 (4). Дорзальные экскреторные сосуды имеются; бурса цирруса меньших размеров. У оленей Палеарктики . . . . . *Avitellina pygargi* (Cholodkowsky, 1902 n. comb. . . . . .стр. 458
6 (1). Наружные колонны семенников имеются. Часть семенников залегает в правом и левом боковых полях членика.
7 (8). Половые поры располагаются на вершине кольцевого гребня, оконтуривающего членик. У овец Африки и Индии . . . . . *Avitellina chalmersi* Woodland, 1927 . . . . . .стр. 453
8 (7). Кольцевой кутикулярный гребень у члеников отсутствует.
9 (12). Имеется лишь одна пара продольных выделительных сосудов; дорзальные сосуды редуцированы.
10 (11). Внутренняя колонна шириною в 7—9 семенников (в молодых члениках). У африканских антилоп . . . . . *Avitellina edifontaineus* (Woodland, 1928) Southwell, 1929 . . . . . .стр. 454
11 (10). Внутренняя колонна шириною в 3—5 семенников. У лошадиной антилопы — *Hippotragus equinus*. Африка. . . . . *Avitellina sandgroundi* Woodland, 1935 . . . . . .стр. 460
12 (9). В передней части стробилы две пары продольных экскреторных сосудов.

13 (14). Дорзальные экскреторные сосуды располагаются кнаружи от вентральных. Хозяин — дуккер *Cephalopus*. Родезия (Африка) . . . . . *Avetellina aegyptica* Nagaty, 1929 . . . . . .стр. 451
14 (13). Дорзальные сосуды ложатся кнутри от более широких вентральных.
15 (16). Внутри паруторинного органа капсулы с яйцами располагаются продольно, напоминая связку бананов. У овец Южной Африки . . . . . *Avitellina goughi* Woodland, 1927 . . . . . .стр. 456
16 (15). Форма капсул иная.
17 (18). Бурса цирруса 0,300—0,400 мм длины; у коз Индии . . . . . *Avitellina latia* Bhalerao, 1936 . . . . . .стр. 461
18 (17). Бурса цирруса 0,100—0,250 мм.
19 (20). Паразиты северного оленя. Полярный Урал . . . . . *Avitellina arctica* Kolmakov, 1938 . . . . . .стр. 451
20 (19). Паразиты домашних и диких жвачных умеренного и жаркого пояса . . . *Avitellina centripunctata* (Rivolta, 1874) Gough, 1911 . . . . . .стр. 477

1. *Avitellina centripunctata* (Rivolta, 1874) Gough, 1911

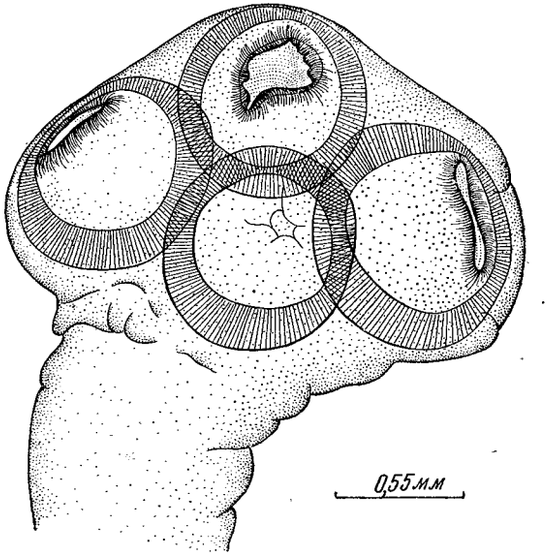
(рис. 37, 207, 208)

Синонимы: *Taenia centripunctata* Rivolta, 1874; *Stilesia centripunctata* (Rivolta, 1874) Railliet, 1893; *Avitellina laciniosa* Blei, 1922; *Hexastichorchis pintneri* Blei, 1922; *Avitellina lahorea* Woodland, 1927; *Avitellina sudanea* Woodland, 1927; *Avitellina southwelli* Nagaty, 1929; *Avitellina woodlandi* Bhalerao, 1936.

Хозяева: крупный рогатый скот — *Bos taurus* L., *Bubalus bufellus* L., козы — *Capra hircus* L., овцы — *Ovis aries* L., верблюды — *Camelus* sp. и дикие жвачные — *Aepiceros melampus* Licht., *Cephalophus grimmia* L., *Hippotragus equinus* E. Geoff., *Oreotragus oreotragus* Zimm., *Pediotragus sharpei* Thomas, *P. horstocki* Jen., *Taurotragus oryx* Pall.

Локализация: тонкий кишечник.

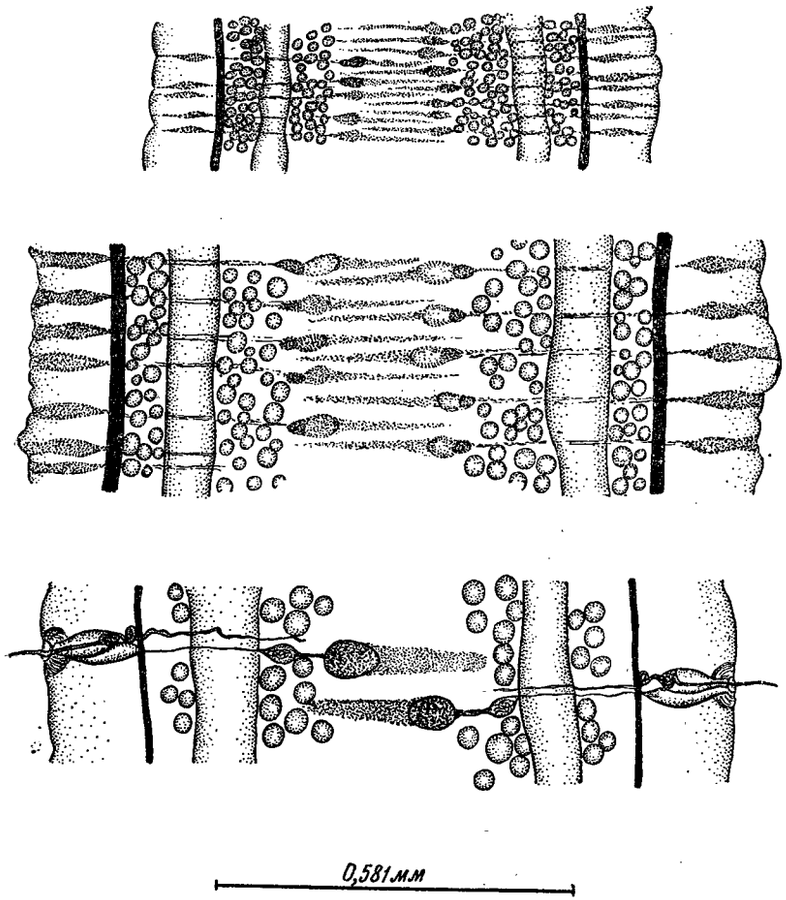
Географическое распространение: Европа, Африка, Азия. В СССР имеет широкое распространение на Кавказе и в Средней Азии, в Казахстане, отмечена на Украине, а также в Челябинской и Воронежской обл. и в южных районах Сибири.



207. Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874)
Сколекс (оригинал)

Описание (по экземплярам от овец Кавказа и Средней Азии с привлечением литературных данных). Стробила длинная узкая, длиною около 1 м, ширина 2,0—3,2 мм. По данным Балерао, длина тела *A. sudanea* достигает 13 футов (374,4 см). Округлый сколекс 1,5—2,2 мм ширины, несет четыре мощные округлые присоски 0,5—1,0 мм в диаметре. Толщина их мышечной стенки достигает 0,180 мм. Позади сколекса располагается довольно длинная шейка от 5 мм до нескольких сантиметров длины, которая незаметно переходит в стробилу. Наружная сегментация в первых

отделах стробилы отсутствует. Внутренняя сегментация также вначале выражена неотчетливо. Даже в отделах с развитыми половыми железами число сегментов можно определить лишь по числу сумок цирруса, по числу маток и пр. Длина молодых сегментов 0,023 мм, ширина 1,8 мм. Развитые гермафродитные членики 0,047 × 2,5 мм. При созревании членики постепенно удлиняются; они могут быть почти квадратными при рассмотрении с поверхности и почти округлыми на срезе. Зрелые членики около 1 мм ширины, зна-



208. Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874)
Гермафродитные участки стробилы разной степени зрелости (оригинал)

чительно уже молодых и гермафродитных. В участках стробилы с выраженной наружной членистостью сегменты с более выступающим задним краем, но почти без паруса. Тело покрыто тонкой кутикулой. Продольная паренхимная мускулатура на границе с медуллярной паренхимой образует тонкий, почти непрерывный слой мелких разнокалиберных пучков волокон. Толщина этого слоя в средней части стробилы составляет всего лишь 0,009—0,010 мм. Кнаружи от него на небольшом расстоянии от кутикулы можно видеть второй слой, состоящий из очень редких, расположенных

в одну линию отдельных продольных волокон. Этот слой виден лишь на некоторых сериях срезов проглоттид с довольно развитым паруторинным органом и почти не различим в передней половине стробилы. Кроме того, непосредственно под кутикулой располагаются продольные волокна субкутикулярной мускулатуры.

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов. Вентральные сосуды хорошо развиты на протяжении всей стробилы. В области шейки диаметр вентральных стволов составляет 0,042—0,100 мм, кзади они постепенно расширяются до 0,200—0,300 мм. В зрелых члениках вентральные сосуды по бокам от паруторинных органов заполняют почти всю область мозговой паренхимы. Дорзальные сосуды залегают кнутри от вентральных. В области шейки имеют 0,030—0,042 мм в ширину; продвигаясь в каудальном направлении, дорзальные сосуды постепенно убывают в размерах и вскоре совершенно исчезают. В гермафродитных члениках они имеют 0,010 мм в диаметре. Поперечные анастомозы у латеральных стволов отсутствуют. Известковые тельца не обнаружены.

Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Половая клоака 0,045 мм глубины, имеет вид короткого канала с очень нежными стенками. Семенники находятся в боковых частях медуллярной паренхимы. При рассмотрении на тотальном препарате они образуют продольные колонны, расположенные по ту и другую сторону вентральных экскреторных сосудов. Обычно заметны четыре колонны. Кнаружи от сосудов семенники располагаются обычно в колонну по два-три, но в некоторых участках стробилы семенники построены в колонну по одному, а местами по четыре и даже по шести. Ширина колонны зависит от возраста и степени сокращения продольной мускулатуры данного участка стробилы. В ряде случаев на более или менее длительном протяжении стробилы кнаружи от нерва можно видеть прерывающуюся 6-ю колонну, шириною в один семенник. Это доказывает, что описанный Блеем (1922) вид *Hexastichorchis pintneri* Blei, 1922, представляет всего лишь вариацию *A. centripunctata*.

Внутренние колонны в гермафродитных участках шириною в 4—8 семенников. С возрастом членика ширина колонны семенников уменьшается. В члениках с развивающимся паруторинным органом, в связи с редукцией семенников и вытяжением стробилы, семенники наружной колонны почти всегда выстроены в один ряд. Зрелые семенники округлы; их размер составляет 0,040—0,070 мм. Собирательный каналец тянется от апоральной группы семенников вдоль дорзальной мышечной стенки, затем в него вливаются канальцы от поральной группы семенников, образуя семепровод. После пересечения с поральным вентральным сосудом он формирует клубок извилин. Толщина наполненного спермой мужского протока в этом участке составляет 0,006—0,016 мм. После проникновения в полость сумки цирруса он снова образует густую спираль извилин и переходит в длинный узкий канал цирруса. Толщина семепровода внутри бурсы равняется 0,010—0,018 мм. Бурса цирруса имеет вид тонкостенного продолговатого мешочка цилиндрической формы. В развитом состоянии мышечный слой стенки бурсы цирруса составляет 0,001—0,002 мм толщины. Невооруженный циррус 0,016—0,017 мм в диаметре.

Мы обнаружили две формы этого вида цепней, встречающиеся у овец Закавказья и Средней Азии в одних и тех же районах: morpha *centripunctata* и morpha *woodlandi*.

У типичной формы бурса цирруса грушевидная, 0,100—0,130 мм длины и 0,040 мм толщины, копулятивная часть вагины 0,200—0,230 мм длины. Толщина ее приблизительно равна толщине бурсы.

Morpha *woodlandi* отличается большей длиной бурсы цирруса, имеющей 0,210—0,250 мм в длину и 0,038—0,045 мм в толщину, и малой длиной копулятивной части вагины, равной половине длины бурсы цирруса. Положение вагины в отношении бурсы цирруса различно на правой и левой сторонах стробилы, хотя половые поры непарны. С одной стороны вагина располагается позади и вентрально, с другой — позади и дорзально от сумки цирруса. По мере созревания сегмента вагина постепенно сдвигается каудально от бурсы.

Женские половые железы представлены округлым гермо-вителлярием 0,100 мм в диаметре. При рассмотрении тотального препарата женские гонады смежных члеников образуют два продольных ряда, которые следуют по бокам от продольной вереницы маток. Вагина представляет собой очень тонкую поперечную трубку. Ее расширенный дистальный отдел (копулятивная часть) одет железистой оболочкой. Он имеет веретеновидную или грушевидную форму. Длина этого отдела составляет 0,090—0,120 мм (morpha woodlandi) или 0,200—0,230 мм (morpha centripunctata), а толщина (вместе с железистой оболочкой) может превосходить таковую бурсы цирруса. Кнутри от экскреторного сосуда вагина образует продолговатый семеприемник 0,080—0,120 мм длины и 0,060—0,090 мм толщины. Матка закладывается почти одновременно с появлением зачатков гонад в виде поперечной сплошной полоски, также расположенной по средней линии. К моменту созревания половых желез внутри клеточной массы зачатка матки возникает полость и орган принимает вид поперечно вытянутого мешочка 0,400 × ×0,040 мм, стенки которого состоят из мелких делящихся клеток, расположенных в несколько слоев. При сокращении стробилы матки смежных члеников ложатся в два (и даже три) слоя, чередуясь в вертикальной и горизонтальной плоскости. Для развивающихся парутеринных органов чередование в двух плоскостях является правилом и пропадает лишь при сильном вытяжении сегментов. С поступлением яиц внутри полости матки разрастается волокнистая ткань, заполняющая все ее внутреннее пространство. Развивающиеся яйца, еще не имеющие оболочек, оказываются замурованными в толще волокнистой ткани в небольших полостях, которые располагаются по периферии органа, у его задней поверхности. На поперечном и продольном сечении молодой орган имеет удлиненно-почковидную форму с вогнутым переднем краем. При этом продольная ось матки с вросшей в ее полость волокнистой тканью ориентирована поперек оси стробилы. В передней более или менее вогнутой части описанного образования, которая соответствует воротам почки, образуется полукруглое вышячивание — парутеринный орган в тесном смысле слова. Зрелые яйца по нескольку штук облекаются тканью парутеринного органа. Образуется несколько продолговатых капсул, которые в некоторых случаях могут быть ориентированы в направлении продольной оси, как у *Av. goughi*. Однако на последней стадии развития капсулы становятся овальными или округлыми. Форма их обычно нарушается при сокращении стробилы, когда парутеринные органы сдавлены. Зрелый парутеринный орган представляет овальное, округлое или грушевидное тело, состоящее из фиброзной ткани. Можно различить плотную, толстую оболочку органа слоистого строения, более или менее равномерно окружающую внутреннее вещество, в котором содержатся капсулы с яйцами.

Диаметр зрелого парутеринного органа 0,56—1,0 мм, размер капсул 0,126 мм. Зрелые яйца обладают, по меньшей мере, двумя оболочками. Наружная оболочка с коническими или шиповидными придатками на полюсах, что придает ей форму вздутого веретена. Длина яиц без придатков 0,023—0,035 мм, ширина 0,019—0,022 мм. Длина придатков достигает 0,010—0,016 мм. Все пространство внутри тонкой внутренней оболочки занято крупной онкосферой. К передней поверхности парутеринного органа плотно примыкает фиброзная прокладка, которая может принимать вид полукруглой шапочки.

Литература: Брандт, 1890; Ганбов, 1949; Гамцемлидзе, 1941; Малахов, 1938; Савина, 1942; Скрябин, 1926, 1929, 1931; Скрябин и Шульц, 1937а; Соколова и Бондарева, 1948; Baer, 1923; Balozet, 1922; Bhalerao, 1936; Baylis, 1928; Bevan et Lawrence, 1930; Blei, 1922; Buckley, 1933; Cameron, 1933, Fuhrmann, 1931; Gambles, 1939; Gough, 1909; Joyeux et Baer, 1935; Leiper, 1912; Lopez, 1930; Marotel, 1903; Meggitt, 1926; Moniez, 1891; Mudaliar, 1942; Nagaty, 1929; Neveu-Lemaire, 1936; Pande, 1942; Perroncito, 1882; Railliet, 1893; Rivolta, 1874, Solomon, 1933; Southwell, 1922, 1930; Stiles et Baer, 1935; Subramanian, 1941; Tempere, 1906; Woodland, 1927.

2. *Avitellina aegyptica* Nagaty, 1929

Хозяин: дуккер — *Cephalophus* sp.

Место обнаружения: сев.-вост. Родезия (Африка).

Этот вид отличается от прочих представителей рода положением дорзальных сосудов кнаружи от вентральных.

Описание (по Нагати, 1929, стр. 366—368). Изученные фрагменты длиною 20—100 мм имеют 1,0—1,8 мм ширины. Внешняя сегментация отсутствует. Членики очень короткие. Продольные волокна паренхимной мускулатуры равномерно располагаются в один слой 0,022 мм толщины, не образуя оформленных пучков. Имеется слой субкутикулярной мускулатуры.

Дорзальные экскреторные сосуды в молодых участках стробилы 0,036 мм ширины, лежат кнаружи от вентральных, имеющих в этом отделе 0,072 мм ширины. В гермафродитной области они расширяются до 0,130 мм.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Семенники располагаются в четыре колонны. Наружная колонна шириною в 2—3 семенника залегает между наружным — дорзальным и внутренним — вентральным экскреторными сосудами. Внутренняя колонна шириною в 4—5 семенников. Семенники овальной формы 0,090 × ×0,054 мм. Грушевидная бурса цирруса располагается всегда дорзально от вагины. Размер бурсы 0,083 × 0,024 мм. Семепровод до вхождения в бурсу образует рыхлый клубок извилин. Гермо-вителлярий 0,054 мм в диаметре лежит вентрально, возле порального края матки; он содержит яйцеклетки величиной 0,016 мм. Копулятивный участок вагины 0,108 мм длины. Овальный семеприемник 0,090 × 0,024 мм. Зрелые парутеринные органы 0,245 × 0,100 мм, располагаются в два ряда. Впереди каждого парутеринного органа находится фиброзная прокладка.

Литература: Nagaty, 1929.

3. *Avitellina arctica* Kolmakov, 1938

(рис. 41, 209)

Синоним: *Avetellina arctica* Kolmakov, 1938.

Хозяин: дикий северный олень — *Rangifer tarandus uralensis*, *Capreolus pygargus* Pall.

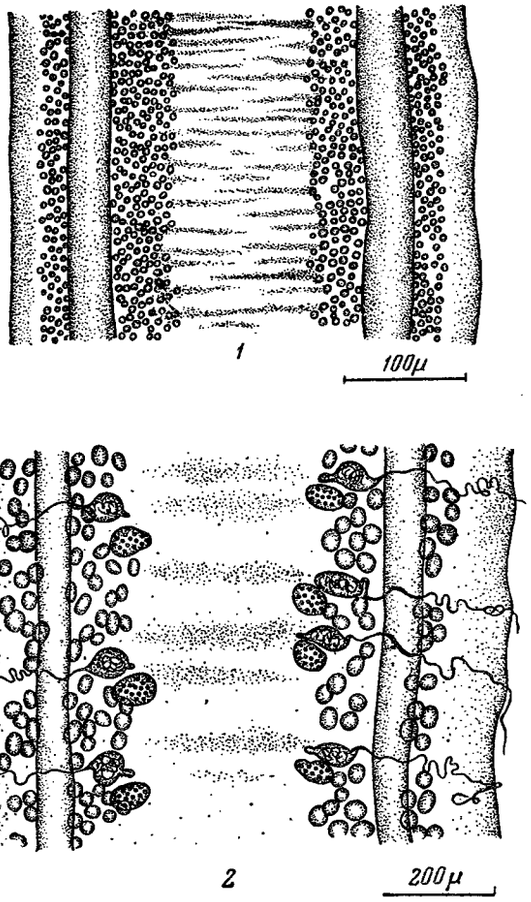
Локализация: тонкие кишки.

Место обнаружения: СССР (Зап. Сибирь, до 67° с. ш.).

Историческая справка. В 1938 г. Колмаков опубликовал описание авителлиниды — *Avitellina arctica* Kolmakov, 1938, которая им была обнаружена вначале у северного оленя — *Rangifer tarandus ura-*

lensis в районе полярного Урала, в долине реки Хабирей-Яга (приток Оби, Ямало-Ненецкий округ), а затем у сибирской косули *Capreolus pygargus* Pall.

В морфологическом отношении *Avitellina arctica*, судя по описанию, почти тождественна *Avitellina centripunctata*, однако мы не считаем возможным без дополнительного изучения объединить эти виды в силу следующих обстоятельств.



209. Avitellina arctica Kolmakov, 1938

1 — молодой участок стробилы; *2* — участок стробилы с развитыми гермафродитными члениками (по Колмакову, 1938)

1. Основным, облигатным хозяином *Avitellina centripunctata* служит рогатый скот, в частности — овцы.

2. *Avitellina centripunctata* в СССР широко распространена на Кавказе и в Средней Азии. К северу ее ареал поднимается до Украины и Южного Урала. В более северных районах у рогатого скота *A. centripunctata* не встречается, несмотря на то, что ареал ее хозяев не прерывается ни в Зап. Сибири, ни в европейской части Союза.

3. В Сибири овцеводческие хозяйства размещаются и в районах распространения косули, однако овцы в этих местах не заражаются авителлинозом.

4. Факт нахождения *A. arctica* у косули и северного оленя говорит о том, что она является паразитом представителей сем. оленей (*Cervidae*).

Далее необходим решить вопрос о взаимоотношении между *A. arctica* (экземпляры от сибирской косули) и *Thysanosoma, pygargi* Cholodkowsky, 1902, син.: *Ascotaenai pygargi* (Cholodkowsky, 1902) Baer, 1927, которая была описана Холодковским от того же хозяина — *Capreolus pygargus*.

Принадлежность *Th. pygargi* к роду *Avitellina* нам кажется очевидной.

Описание *A. arctica* (по Колмакову, 1938, стр. 148—151). Стробила нежная, узкая. Червь распался на фрагменты еще в кишечнике хозяина.

Ширина в начальной части стробилы 0,275 мм, в области развитых гермафродитных члеников — 0,687 мм. Максимальная ширина 1,209 мм. В передней половине стробила уплощена, в зрелых участках становится цилиндрической. Внешняя сегментация заметна лишь в области зрелых члеников. Молодые проглоттиды очень короткие; зрелые вытягиваются и становятся почти квадратными.

Экскреторная система представлена двумя парами латеральных стволов, из которых узкие дорзальные лежат кнутри от широких вентральных.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. На стр. 148 Колмаков пишет: «Половые протоки между экскреторными сосудами и нервами, слегка позади и медиально от околоматочного органа у поральной стороны». Эта фраза бессмысленна и не поддается расшифровке. Как мы установили из дальнейшего описания, снабженного хорошими иллюстрациями, под именем «околоматочный орган» автор подразумевает семеприемник. Но между сосудами и нервами медиально от семеприемника половых протоков нет и быть не может. Далее, на стр. 149 сказано, что вагина проходит дорзально от экскреторных сосудов. Это замечание соответствует истине. В отношении мышечной системы Колмаков пишет следующее: «Имеется два слоя продольных мышц. Наружный, более толстый, имеет толщину 0,030 мм, внутренний слой мышц сравнительно тоньше наружного, толщина его равна 0,015 мм» (стр. 149). Следует заметить, что ни у одного представителя этого рода нет такого соотношения в развитии мускулатуры. По всей вероятности, под словом «наружный» имеется в виду слой продольных мышц паренхимы, под которым находится более слабый поперечный слой, именуемый Колмаковым как «внутренний слой».

Семенники располагаются в четыре колонны. Наружные колонны в гермафродитных члениках, судя по рисунку, шириною в 3—4 семенника, внутренние — в 5—10 семенников. Бурса цирруса достигает 0,122 мм длины и 0,076 мм толщины. Кнутри от вентрального сосуда вагина образует довольно крупный семеприемник. Матка в молодом возрасте имеет вид продолговатого мешочка 0,153×0,030 мм, занимающего среднюю часть членика, затем она становится овальной. Параллельно формированию околоматочного органа впереди него в паренхиме образуется фиброзная прокладка, разделяющая парутеринные органы. Форма парутеринного органа на последовательных стадиях развития изображена на прилагаемых рисунках.

Литература: Колмаков, 1938.

4. *Avitellina chalmersi* Woodland, 1927

Хозяин: овцы — *Ovis aries* L.

Географическое распространение: Северная Африка, Индия.

Историческая справка. *A. chalmersi* установлена Вудлэндом от овец бассейна Белого Нила по наличию кутикулярного гребня, опоясывающего членик; на вершине гребня располагается половое отверстие.

Балерао (Bhalerao, 1936) обнаружил эту цестоду у овец Индии.

В распоряжении Балерао находилось два целых экземпляра и фрагменты, тогда как Вудлэнд дает описание по фрагментам стробилы без склекса. Поэтому мы здесь сообщаем данные Балерао, 1936, стр. 151—155.

Описание. Длина тела около 15 футов (4572 мм). Наибольшая ширина, 3 мм, приходится на заднюю часть шейки, наименьшая, 1,72 мм,

падает ва самую зрелую часть стробилы. Округлый сколекс 2,08—2,42 мм в диаметре.

Округлые присоски 0,95—1,02 мм в диаметре. В начальных отделах стробилы заметна лишь внутренняя сегментация; внешняя членистость проявляется на расстоянии 300 мм от сколекса. Мускулатура стробилы хорошо развита. Мозговую паренхиму ограничивает прослойка поперечных волокон, кнаружи от которой залегает мощный слой продольной мускулатуры. На близком расстоянии от кутикулы отмечен второй тонкий слой волокон.

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, из которых узкие дорзальные проходят кнутри от вентральных. В шейке ширина сосудов составляет 0,065—0,070 мм. Вентральные сосуды кзади постепенно расширяются, достигая 0,19—0,26 мм в зрелых отделах, а дорзальные утончаются и на расстоянии 40 мм от сколекса полностью исчезают.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия, неправильно чередуясь, располагаются в передней части членика, на вершине кольцевого гребня с кутикулярной насечкой. В образовании гребня участвует также и субкутикула. Семенники располагаются в четыре колонны. Ширина каждой колонны 3—4 семенника. Бурса цирруса 0,063—0,072 мм длины и 0,014—0,022 мм толщины, значительно меньше копулятивной части вагины.

По утверждению Вудлэнда (1927), бурса цирруса на правой стороне стробилы всегда открывается дорзально, а на левой — вентрально от вагины. По Балерао, у индийской формы на той и другой стороне стробилы она может лежать и дорзально и вентрально от вагины. Семенники появляются на расстоянии 50 мм от сколекса и сохраняются долго. Признаки дегенерации семенников проявляются на расстоянии 33 см от сколекса уже после исчезновения яичника.

Топография половых органов не показывает существенных отклонений от типичного вида, равно как и развитие женской половой системы.

Развивающиеся парутеринные органы грушевидной формы, тесно примыкают друг к другу и чередуются в своем расположении. Зрелые парутеринные органы почти овальны, 0,425 мм ширины и 0,200 мм длины, в продольном направлении занимают более чем одну проглоттиду. Они содержат 5—6 капсул с яйцами. Яйца 0,021—0,024 мм в диаметре.

Литература: Bhalerao, 1936; Neveu-Lemaire, 1936; Woodland, 1927.

5. *Avitellina edifontaineus* (Woodland, 1928) Southwell, 1929

Синоним: *Anootypus edifontaineus* Woodland, 1928.

Хозяин: антилопа канна — *Taurotragus oryx* Pall.

Место обнаружения: Танганайка (Вост. Африка).

Историческая справка. Вид описан Вудлэндом (1928) под именем *Anootypus edifontaineus* в качестве типа рода *Anootypus*. Саутвел (Southwell, 1929) перевел его в род *Avitellina*, но Фурман (1933) вновь водворяет в род *Anootypus*. Отрицая правомочность последнего, мы вторично перемещаем *A. edifontaineus* в род *Avitellina*.

Автор имел в своем распоряжении фрагменты различных частей стробилы, длина которой должна быть значительна. Сколекс не описан.

Описание (по Вудлэнду, 1928, стр. 56—60). Шейка более 6 мм длины и 0,68 мм ширины. Сегментация слабо выражена. Даже в гермафродитном участке тела заметна только внутренняя сегментация. Гермафродитные членики 0,2 мм длины, 2,2 мм ширины и 0,5 мм толщины. Продольные мышечные волокна паренхимной мускулатуры образуют один слой; временами они сходятся, составляя небольшие рыхлые пучки.

Экскреторная система имеет одну пару латеральных сосудов. Ширина их в шейке 0,011 мм. В гермафродитном отделе диаметр сосудов увеличивается до 0,120 мм и в зрелом — до 0,24 мм.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия, неправильно чередуясь, локализуются в средней трети бокового края члеников. Половые протоки лежат дорзально от экскреторного сосуда и нерва. Имеется четыре колонны семенников. Наружные колонны шириной в один семенник, внутренние — шириной в 7—9 семенников и толщиной в два слоя. Развитые семенники 0,08 мм в диаметре. Бурса цирруса очень узкая, 0,25—0,27 мм длины и 0,018 мм толщины, достигает линии расположения нерва и проходит 0,8 расстояния от латерального края до экскреторного сосуда. Она содержит несколько извилин семепровода и тонкий циррус, способный выставляться на расстоянии 0,2 мм. Стенка бурсы тонкая. Вагина открывается в половую клоаку всегда вентрально и несколько позади бурсы цирруса. В молодых участках стробилы видна общая закладка маток в виде сплошного продольного тяжа, протянутого по средней оси стробилы. Этот тяж вначале без перерыва переходит из членика в членик. В более зрелых отделах стробилы она разбивается на короткие поперечно вытянутые полоски, не проявляющие признаков чередования. Каждая полоска соответствует матке данного членика. Порально от зачатка матки у вентральной стенки членика залегает округлое тело. Это гермо-вителлярium, от которого отходит короткий яйцевод, сливающийся со спермодуктом, отходящим от семеприемника. От места слияния следует проток матки. В дальнейшем у каждого зачатка матки появляется полость и закладка парутеринного органа; при этом матка принимает форму узкого поперечного мешочка. Вскоре они становятся грушевидными и начинают чередоваться, направляясь узким концом то вправо, то влево. В паренхиме впереди каждой матки развивается плотная фиброзная разделительная пластинка. Матки чередуются не только в горизонтальной плоскости, но также и в сагиттальной. В члениках, половые отверстия которых открываются справа, они лежат ближе к вентральной поверхности; матки левосторонних сегментов располагаются дорзально. Подобный порядок чередования свойственен также развивающимся парутеринным органам. В связи с указанным порядком чередования на сагиттальном разрезе, проведенном в боковом участке среднего поля, справа от средней линии будут видны лишь матки и парутеринные органы правосторонних члеников. На горизонтальном (плоскостном) сечении, проведенном у дорзальной стенки членика, будут видны лишь органы левосторонних члеников. На срезе, прошедшем близ вентральной стенки, встретятся органы только правосторонних члеников. В связи с этим каждый парутеринный орган в периферических участках мозгового вещества отделен от смежного двумя прослойками фиброзной ткани (хотя и в каждом членике развивается только один разделительный слой), поскольку данный орган в этом месте примыкает к органу, принадлежащему не смежному сегменту, но лежащему через один членик вперед или назад. Вполне зрелые парутеринные органы округляются и располагаются по средней линии, теряя чередование как в горизонтальной, так и в сагиттальной плоскости. При этом членики становятся у́же, чем в молодых отделах стробилы, но значительно длиннее и толще. Они имеют 0,34 мм длины, 0,66 мм ширины и 0,53 мм толщины. Зрелый парутеринный орган отделен от впереди лежащего уже только

одной фиброзной пластинкой, протянутой поперек всего среднего поля. Внутри парутеринного органа яйца находятся в 4—6 капсулах.

Литература: Woodland, 1928.

6. *Avitellina goughi* Woodland, 1927

(рис. 68).

Синонимы: *Avitellina centripunctata* (Rivolta, 1874), Gough, 1911, частично; *Stilesia centripunctata* (Rivolta, 1874) Gough, 1909; *Avitellina centripunctata* (Rivolta), Baer, 1927, частично.

Хозяева: крупный рогатый скот — *Bos taurus* L., овцы — *Ovis aries* L., козы — *Capra hircus* L.

Место обнаружения: Южная Африка, Индия.

Историческая справка. Вид первоначально описал Гаф (Gough, 1911) под именем *A. centripunctata*. Вудлэнд (1927) считает, что описанные этим автором экземпляры принадлежат особому виду — *A. goughi* Woodland, 1927, который отличается расположением внутри парутеринного органа капсул с яйцами, напоминающих связку бананов.

В изученном нами материале у *A. centripunctata* мы находим участки стробилы, где в недозрелом парутеринном органе 6—8 продолговатых капсул располагались в продольном направлении, как и у *A. goughi*. Однако при созревании парутеринного органа картина меняется. К этому следует добавить, что капсулы и сам парутеринный орган представляют весьма эластичные образования, которые в отсутствие одностороннего давления стремятся (и принимают) форму шара или эллипсоида.

На этом основании мы считаем, что *Avitellina goughi* Woodland, 1927, в качестве самостоятельного вида не существует в природе и название должно быть сведено в синонимы *A. centripunctata* (Rivolta, 1874) Gough, 1911.

Не имея возможности лично пересмотреть материал Гафа, мы временно оставляем систематическое положение *A. goughit* без изменений.

Описание (по Скрябину и Шульцу, 1937, стр. 289—290). Длина стробилы достигает 202—285 см. Максимальная ширина, 1—3 мм, падает на передний конец стробилы. Круглый сколекс 1,5—2,8 мм ширины. Короткие членики с развитием парутеринного органа увеличиваются в толщину. Продольная мускулатура паренхимы (по Гафу, 1911) имеет один слой анастомозирующих пучков, кнаружи от которых встречаются одиночные мышечные волокна. Поперечные и вертикальные волокна немногочисленны. Имеется две пары продольных экскреторных сосудов, из которых дорзальные находятся кнутри от более широких вентральных. В сколексе диаметр вентральных сосудов составляет 0,07 мм. На расстоянии 70 см от склекса их размер увеличивается до 0,160×0,240 мм, а диаметр дорзальных каналов постепенно уменьшается и на удалении 40 см от сколекса они полностью исчезают.

Половые отверстия располагаются в средней трети бокового края члеников. Первые зачатки половых органов появляются на расстоянии 10 мм от головки. Полного развития мужской половой аппарат достигает на дистанции 70 см от сколекса. В это же время начинает оформляться матка. Семенники располагаются в четыре группы несколько позади от поперечной оси членика. Ширина наружной колонны 2—3 семенника, ширина внутренней колонны 3—7 семенников.

Семепровод проходит у дорзальной стенки членика, поверх половых желез, экскреторных сосудов и нерва. Бурса цирруса открывается в узкую половую клоаку. Циррус около 0,003 мм толщины. Положение вагины в отношении бурсы цирруса непостоянно. Она может лежать впереди, вентрально или дорзально от бурсы. Развитый околоматочный орган 0,32 мм ширины и 0,23 мм длины, содержит несколько пакетов с яйцами, которые располагаются во всю длину полости органа, напоминая связку бананов. Форма парутеринного органа (по рисунку) овальна. Яйца 0,040 мм в диаметре, имеют две сферические оболочки. Внутренняя оболочка 0,023 мм в диаметре, онкосферы 0,019 мм.

Литература: Скрябин и Шульц, 1937; Gough, 1911; Mönnig, 1911; Neveu-Lemaire, 1936; Southwell, 1930.

7. *Avitellina monardi* Fuhrmann, 1932

Синоним: *Anootypus monardi* (Fuhrmann, 1932) Fuhrmann, 1933.

Хозяин: антилопа — канна — *Taurotragus oryx* Pall.

Место обнаружения: Ангола (Западная Африка).

Историческая справка. *A. monardi* по отсутствию наружных колонн семенников сходна с *A. ricardi*. Оба вида Фурман (1933) переводит из рода *Avitellina* в род *Anootypus*, считая отсутствие дорзального канала и однослойное расположение продольной мускулатуры родовыми признаками. Мы считаем *Anootypus* синонимом рода *Avitellina* и восстанавливаем первоначальное положение вида, сохраняя название «*Avitellina monardi* Fuhrmann, 1932», предложенное Фурманом при первоописании.

Описание (по Фурману, 1933, стр. 102—106). Длина тела не измерена. Сколекс не изучен. Ширина стробилы достигает 2,3 мм. Наружная сегментация не выражена. Нерегулярные складки на поверхности тела не соответствуют внутренней сегментации. Членики очень короткие. В области развитых половых желез они имеют 0,017 мм длины в апоральной половине и 0,035 мм в поральной половине. Длина зрелых члеников 0,045 мм. Тело покрыто толстой кутикулой 0,012 мм толщины. Мускулатура стробилы хорошо развита. Имеется один слой продольных волокон, образующих нежные пучки 0,043—0,069 мм толщины. Вертикальные волокна располагаются более тесно на границе члеников. В зрелых сегментах имеются многочисленные известковые тельца. Существует лишь одна пара очень широких экскреторных сосудов без поперечных аностомозов. Диаметр сосудов достигает 0,16—0,21 мм.

Половой аппарат одинарный, половые отверстия чередуются почти правильно. Половые протоки проходят дорзально от экскреторного сосуда и нерва. Все половые железы сильно сжаты в продольном направлении (что свидетельствует о сокращенном состоянии стробилы.— *А. С.*). Семенники располагаются кнутри от экскреторных сосудов в две колонны, шириною в 5—7 семенников каждая. На поперечном срезе они лежат в два слоя. Наружные колонны семенников отсутствуют. Поперечный диаметр семенников составляет 0,05—0,07 мм, продольный—0,033— 0,043 мм, вертикальный — 0,080—0,100 мм. (В связи с тем, что диаметр семенников может превосходить длину члеников, легко предположить, что в действительности семенники располагаются в один слой, а на поперечном срезе могли оказаться семенники двух смежных сегментов, чередующиеся в вертикальной плоскости.— *А. С.*). Семенники деградируют очень медленно; их остатки видны в созревающих члениках. Грушевидная бурса цирруса 0,36 мм длины и 0,06 мм толщины. Циррус длинный, невооруженный, может при самооплодотворении проникать в вагину смежных члеников. Семепровод извивается за пределами и внутри бурсы цирруса, которая лежит дорзально от вагины с обеих сторон стробилы. Яичник содержит небольшое число развитых яйцеклеток (около 16—19 в одном срезе). Размер яйцеклеток составляет 0,014 мм.

Дистальная часть вагины, расположенная под бурсой цирруса, образует покрытое железистыми клетками расширение, длина которого равна длине бурсы. Толщина копулятивной части вместе с железистой оболочкой достигает 0,07 мм (измерение на поперечном срезе). Проводящий отдел вагины в виде тонкой трубки проходит над экскреторным сосудом и над семенниками поральной группы. В проксимальной части вагины находится небольшой веретеновидный семеприемник. Короткий спермодукт от семеприемника направляется книзу и вливается в яйцевод. Последний отходит от женской гонады в дорзальном направлении. От места слияния спермодукта с яйцеводом в апоральном направлении следует проток матки, открывающийся в небольшую пузыревидную маточную полость. Матка в виде поперечно вытянутого мешочка 0,04 мм ширины располагается непосредственно над гонадой, лежащей у вентральной стенки членика. Развитый паруторинный орган 0,17—0,20 мм длины, при длине члеников в 0,04 мм. Таким образом, каждый паруторинный орган занимает по длине сразу 4 проглоттиды (что, повидимому, вызвано сокращением стробилы), что становится возможным при вертикальном и горизонтальном чередовании органов. Поэтому в одном поперечном срезе видно сразу 3—4 паруторинных органа, налегающих один на другой. Между ними залегают прослойки плотной фиброзной ткани. Внутри органов яйца по нескольку штук облекаются волокнистой тканью, образующей капсулы. Паруторинные органы занимают $^2/_3$ ширины среднего поля. Онкосферы 0,018—0,020 мм, окружены плотной оболочкой 0,025 мм в диаметре. О наличии второй оболочки яйца автор не упоминает.

Литература: Fuhrmnn, 1933.

8. *Avitellina pygargi* (Cholodkowsky, 1902) nov. comb.

(рис. 210)

Синонимы: *Thysanosoma pygargi* Cholodkowsky, 1902; *Ascotaenia pygargi* (Cholodkowsky, 1902) Baer, 1927.

Хозяин: сибирская косуля — *Capreolus pygargus* Pall.

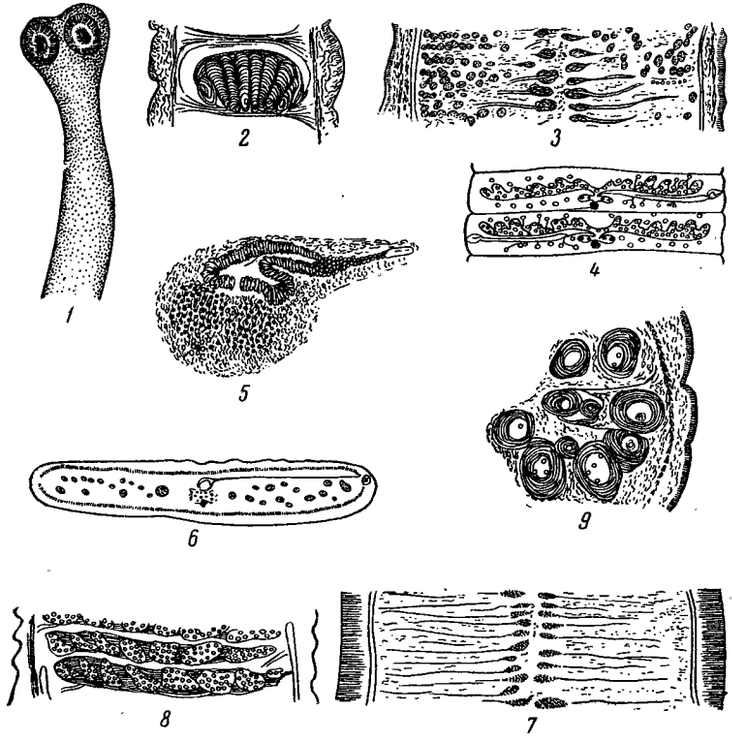
Место обнаружения: Алтай (СССР).

Историческая справка. Данный вид цепней был первоначально описан Холодковским под именем *Thysanosoma pygargi* Chol., 1902. Бэр, 1927а, выделил его из рода *Thysanosoma* и учредил для этого гельминта особый род *Ascotaenia*. Как уже было отмечено, *Th. pygargi* действительно заслуживает выведения из пределов рода *Thysanosoma*; она должна быть перенесена в род *Avitellina*, который был описан на 9 лет позднее выхода в свет работы Холодковского. Обоснование необходимости включения *A. pygargi* в состав рода *Avitellina* даем в специальном разделе, посвященном ревизии рода *Ascotaenia* Baer, 1927.

Описание (по Холодковскому, 1902, стр. 145—148, и Беру, 1927а, стр. 129—131). Длина стробилы достигает 1,5 м; наибольшая ширина 4 мм. Почти округлый сколекс 0,5 мм ширины, снабжен присосками 0,16 мм в диаметре. За сколексом следует довольно длинная, узкая шейка. Короткие членики постепенно увеличиваются в ширину, достигая максимума 4 мм в середине стробилы. Последние проглоттиды 1 мм длины и 3 мм в поперечнике. Сегментация выражена неотчетливо, за исключением заднего конца стробилы.

Продольная мускулатура (по Бэру, 1927а) образует несколько слоев. Экстреторная система представлена четырьмя продольными каналами.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Зачатки женских половых органов появляются приблизительно на расстоянии 70 мм от сколекса в виде чередующихся клеточных скоплений, расположенных возле средней линии, с поральной стороны. Крупные семенники 0,08 мм в диаметре располагаются в 1—2 слоя по сторонам от



210. Avitellina pygargi (Cholodkowsky, 1902) n. comb.

1 — сколекс с шейкой; *2* — зрелый членик; *3* — гермафродитный участок стробилы (горизонтальный срез); *4* — схематическое изображение гермафродитных члеников в представлении Холодковского; *5* — гистологический срез зачатка женских половых органов; *6* — поперечный срез гермафродитного членика; *7* — горизонтальный срез молодого участка стробилы на уровне зачатков яичника; *8* — горизонтальный разрез зрелого участка стробилы; *9* — срез зрелого участка стробилы (по Холодковскому, 1902)

женских половых желез, не переходя линии экскреторных сосудов. В каждом членике содержится около 20 семенников. Маленькая грушевидно-овальная бурса цирруса не достигает поральных сосудов. Семенные пузырьки отсутствуют. Семепровод образует систему извилин.

Женские половые железы несколько смещены в поральную сторону. Вагина располагается позади бурсы цирруса. В каждом членике образуется несколько (около 8—12) капсул, стенка которых имеет слоистое строение. Каждая капсула включает значительное количество сферических мелких яиц 0,016 мм в диаметре.

Литература: Cholodkowsky, 1902; Скрябин, 1933; Скрябин и Шульц, 1937; Baer, 1927a.

9. *Avitellina ricardi* (Woodland, 1928) Southwell, 1929

Синоним: *Anootypus ricardi* Woodland, 1928.

Хозяин: водяной козел — *Kobus* sp.

Локализация: тонкие кишки.

Место обнаружения: Зеландия (Вост. Африка).

Историческая справка. Вид установлен Вудлэндом (1928) по многочисленным разрозненным фрагментам стробилы без сколекса и отнесен к роду *Anootypus* Woodland, 1928.

Саутвел (Southwell, 1929) перевел его в род *Avitellina*, но Фурман, 1933, вновь воскрешает род *Anootypus* и включает в его состав *An. ricardi*. Эту цестоду мы оставляем в пределах рода *Avitellina*, признавая родовые отличия *Anootypus* недостаточными.

Отличительной особенностью вида является расположение яиц внутри парутеринного органа в единой фиброзной капсуле.

Описание (по Вудлэнду, 1928, стр. 60—63). Сколекс не изучен. Ширина шейки 0,59—0,71 мм. В районе созревания семенников внешняя сегментация отсутствует. Членики в этом участке стробилы имеют 0,3—0,4 мм длины и 1,14—1,62 мм ширины. Описан один толстый слой продольных волокон паренхимной мускулатуры, собранных в неправильные разнокалиберные пучки. Имеется одна (?— *А. С.*) пара узких продольных экскреторных сосудов 0,022—0,142 мм в диаметре.

Половые отверстия находятся в середине бокового края членика. Вдоль стробилы тянутся только две колонны семенников, расположенные кнутри от экскреторных сосудов. Наружные колонны полностью отсутствуют. Внутренние колонны шириною до 5 семенников, занимают пространство между экскреторным сосудом и вереницей женских половых желез данной стороны. Размер овальных семенников 0,044—0,050×0,018 — 0,033 мм. Узкая бурса цирруса 0,18 мм длины и 0,032 мм толщины покрывает $^2/_3$ расстояния от края членика до экскреторного порального сосуда и доходит до нерва.

Гермо-вителляриум лежит вентрально у медиальной границы колонны семенников. Вагина имеет вид прямой поперечной трубки, дистальная (копулятивная) часть которой равна по длине бурсе цирруса. К моменту формирования грушевидно-овальной матки становится заметен семеприемник размером 0,120×0,062 мм, но женская железа и семенники дегенерируют. Яйца внутри парутеринного органа заключены в одну фиброзную капсулу. Молодые и не вполне зрелые парутеринные органы чередуются, сдвигаясь то вправо, то влево; зрелые располагаются в одну линию, но чередование сохраняется в сагиттальной плоскости. Зрелые парутеринные органы 0,43—0,49 мм ширины, 0,43 мм толщины и 0,21—0,24 мм длины. Яйца сферические. Тонкая наружная оболочка 0,022 мм в диаметре. Диаметр онкосферы 0,011 мм.

Литература: Southwell, 1929; Woodland, 1928.

10. *Avitellina sandgroundi* Woodland, 1935.

Хозяин: лошадиная антилопа — *Hippotragus equinus* Geoff.

Место обнаружения: Северная Катанга (Африка).

Гельминт описан по фрагменту стробилы 400 мм длины, находящемуся в состоянии сильного сокращения.

Описание (по Вудлэнду, 1935, стр. 186—189). Максимальная ширина 3,42 мм в области гермафродитных члеников. Членики очень короткие. Даже в наименее сократившихся отделах длина едва составляет 0,036 мм при ширине 3,0 мм. В связи с тем, что стробила пребывала в состоянии очень сильного сокращения, органы половой системы сильно скучены, экскреторные сосуды следуют извилистым курсом, а длина члеников относится к ширине как 1 : 100 и более. На одном поперечном срезе можно видеть до шести парутеринных органов, принадлежащих разным членикам. Молодые матки располагаются в 2—3 этажа. Сколекс 2,06 мм ширины, расстояние от переднего конца до заднего края присосок 1,29 мм. По форме и размерам он напоминает сколекс *Av. centripunctata*. Сферические присоски 0,88 мм в диаметре. Обнаружена лишь одна пара экскреторных сосудов. Продольная мускулатура стробилы образует один слой.

Половые протоки проходят дорзально от экскреторного сосуда и нерва. Бурса цирруса располагается на правой стороне стробилы в большинстве случаев дорзально от вагины и вентрально — на левой. Семенники построены в четыре колонны. Ширина наружной колонны в молодых члениках составляет 2—4 семенника, а в более зрелых суживается до 1—2. Внутренние колонны шириною в 3—5 семенников. На поперечном срезе семенники внутренней колонны располагаются в 3—4 этажа, причем в один срез попадают семенники различных члеников, так как длина семенника вдвое превосходит длину членика. Поперечный диаметр семенников 0,087 мм, продольный — 0,066 мм. Бурса цирруса 0,117 мм длины и 0,073 мм толщины. Циррус тонкий, невооруженный. Семенные пузырьки отсутствуют. Гермовителляриум 0,076×0,047 мм, заметно мельче семенников. Копулятивная часть вагины вдвое длиннее бурсы цирруса. Она достигает 0,219 мм длины и 0,022 мм толщины, при измерении с железистой оболочкой. Проводящий отдел вагины очень тонкий. У медиального края порального сосуда он переходит в семеприемник 0,164 мм длины и 0,054 мм толщины. Соотношение женских половых путей между собою такое же, как у *A. centripunctata*. Парутеринный орган типа *A. centripunctata* содержит несколько капсул с яйцами. Яйца 0,018—0,020 мм в диаметре. Зародыши 0,010—0,011 мм. Длина эмбриональных крючьев 0,005 мм. Оболочку онкосферы автор не обнаружил.

Литература: Woodland, 1935.

11. *Avitellina tatia* Bhalerao, 1936

Хозяин — коза *Capra hircus* L.

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Объединенная провинция Индии.

Avitellina tatia характеризуется крупной бурсой цирруса, превосходящей в 3—4 раза длину копуллятивной части вагины. Весьма вероятно, что *A. tatia* оказываются всего лишь формой или вариацией *A. centripunctata*, которая является обычным паразитом мелкого и крупного скота в Индии.

Описание (по Балерао, 1936, стр. 148—151, составлено по фрагментам, не имеющим сколекса). Наибольшая ширина тела приходится на область стробилы с недозрелыми парутеринными органами. Она равна 2,47 мм; ширина зрелых члеников 2,16 мм. В гермафродитной части цепочки сегментация выражена вполне отчетливо. Диаметр вентрального экскреторного канала в гермафродитных сегментах 0,055 мм, в зрелых — 0,200 мм. Главный нерв пролегает на равном удалении от края стробилы и от вентрального сосуда. Дорзальный сосуд атрофируется в начальных отделах стробилы.

Половые отверстия неправильно чередуются, половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Семенники располагаются в 4 колонны. Наружная колонна шириною в 3—4 семенника, внутренняя— в 5—8 семенников. Продолговатая бурса цирруса 0,300—0,393 мм длины и 0,042—0,050 мм толщины, в 3—4 раза длиннее копулятивной части вагины. Бурса во всех члениках находится впереди и дорзально от вагины как на правой, так и на левой стороне стробилы. Кнутри от колонны семенников располагается парный продольный ряд округлых женских гонад. Размер гермо-вителляриума 0,1 мм. Он лежит у вентральной стенки членика, порально от зачатка матки. Вагина образует овальный семеприемник размером 0,104—0,143 мм×0,049×0,090 мм, залегающий на полпути между маткой и экскреторным каналом. Копулятивная часть вагины представляет собой грушевидное тело 0,093 мм длины и 0,027 мм толщины. Матка и парутеринные органы чередуются. Матка отдельно взятого членика вначале имеет вид поперечной полоски ткани, в которой впоследствии образуется полость. На ее передней стенке развивается парутеринный орган в виде пузыревидного выпячивания. Последний в развитом состоянии имеет грушевидную форму и размеры 0,60×0,34 мм. Чередуясь в горизонтальной плоскости, парутеринные органы занимают все пространство между экскреторными сосудами. Между парутеринными органами располагается фиброзная пластинка, развивающаяся в мозговой паренхиме в передней части каждого членика. Яйца 0,045 мм в диаметре.

Литература: Bhalerao, 1936.

12. *Avitellina* sp. Gamcemlidze, 1941

Хозяин: *Ovis aries* L.

Место обнаружения: Грузия.

Гамцемлидзе обнаружил в кишечнике овец 6 экземпляров авителлин, которые, по его мнению, представляют особую форму, подробное изучение которой было затруднено вследствие недостаточно хорошей окраски препаратов.

Описание (по Гамцемлидзе, 1941). Длина 550—670 мм; наибольшая ширина 0,84 мм. Диаметр сколекса 1,034 мм; длина последнего 0,67 мм. Присоски 0,41 мм в диаметре. Имеется четыре экскреторных сосуда. Парутеринный орган улиткообразной формы.

Мы предполагаем, что Гамцемлидзе имел дело с одной из вариаций *A. centripunctata*.

Литература: Гамцемлидзе, 1941.

Род II. *Stilesia* Railliet, 1893

Историческая справка. Род установлен Райе (Railliet, 1893) с типичным видом *Taenia globipunctata* Rivolta, 1874 (синоним *T. ovipunctata* Rivolta, 1874), представители которого обитают в кишечнике овец и других видов жвачных. К этому же роду был отнесен и второй вид— *Taenia centripunctata* Rivolta, 1874. В 1869 г.он включил в состав рода еще один новый вид — *Stilesia vittata* Railliet, 1896, из кишечника верблюдов. В 1903 г. Вольфхюгель описал *St. hepatica* Wollfhügel, 1903, из желчных ходов овец и коз. Фурман (1909) прибавил к списку видов *St. sjöstedti* Fuhrmann, 1909. Впоследствии Гаф (Gough, 1911) перевел *Taenia centripunctata* в род *Avitellina*, исправил родовой диагноз *Stilesia*, признал

St. sjöstedti Fuhrmann, 1909, синонимом *St. hepatica* Wollfhügel, 1903, и дал подробное описание оставшихся трех видов стилезий, которые признаны законными и в настоящее время. Однако видовая самостоятельность *St. vittata* Railliet, 1896, вызывает сомнение. Еще сам автор вида высказывает предположение, что *S. vittata* может быть всего лишь вариацией *St. globipunctata* (Rivolta, 1874). Единственным отличительным признаком *St. vittata*, по Гафу (1911), является меньшее число извилин семепровода, которые располагаются рыхло, тогда как у *St. globipunctata* они образуют плотный клубок. Сравнение натуральных объектов показало, что у *St. globipunctata* семепровод, действительно, образует плотный клубок извилин, тогда как у *St. vittata* в большинстве члеников извилины семепровода не столь многочисленны и лежат более рыхло. Однако во многих члениках цестод верблюда наблюдается такой же клубок, как и у *St. globipunctata*. С другой стороны, в стробиле у последней зачастую встречаются сегменты с немногочисленными извилинами семепровода. Следует заметить, что у аноплоцефалид и авителлинид этот признак может изменяться в зависимости от степени зрелости проглоттид и от состояния мускулатуры стробилы. Вполне вероятно, что верблюд является факультативным хозяином *St. globipunctata*, в организме которого половые органы этого паразита не могут достигать нормального развития, и *St. vittata* идентична *St. globipunctata*. К этому следует добавить, что у верблюдов нередко встречаются представители рода *Moniezia*, основным хозяином которых является рогатый скот (сем. *Bovidae*). С другой стороны, индийские ученые — Пэнд (Pande, 1942) и Мюдальяр (Mudaliar, 1942 и 1943) отмечают *St. vittata* у овец и коз. Окончательное решение вопроса о видовой самостоятельности *St. vittata* возможно получить экспериментальным путем.

Ляйпер (Leiper, 1935) описал новый вид — *Stilesia okapi* от окапи (сем. *Giraffidae*). Таким образом, на сегодня род *Stilesia* содержит четыре вида, из которых один (*St. vittata*) оказывается под сомнением.

Мы принимаем следующий диагноз рода:

Avitellininae крупных размеров. Стробила узкая, неравномерной толщины, тонкая по средней линии и более толстая в боковых участках. Членики краспедотного типа, вытянуты в поперечном направлении. Экскреторная система представлена двумя парами продольных стволов с поперечными каналами, которые могут ветвиться.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами данной стороны. Матка в виде двух пузырей, соединенных узким поперечным каналом. Парутеринный орган парный.

Взрослые — в кишечнике и желчных протоках жвачных.

Типичный вид: *Stilesia globipunctata* (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.

Определительная таблица видов рода *Stilesia*

1 (2). В каждой латеральной группе по 2—3 семенника. У окапи (сем. *Giraffidae*). Африка . . . . . *Stilesia okapi* Leiper, 1935 . . . . . .стр. 469

2 (1). В каждой латеральной группе содержится по 4—12 семенников.

3 (4). Основная масса семенников располагается медиально или дорзально от вентрального экскреторного канала. В желчных протоках и кишечнике жвачных . . *Stilesia hepatica* Wollfhügel, 1903 . . . . . .стр. 466

4 (3). Семенники располагаются латерально от вентрального экскреторного канала.

5 (6). Перед вхождением в бурсу цирруса семепровод редко образует густой клубок извилин. В кишечнике верблюдов . . . . . *Stilesia vittata* Railliet, 1896 . . . . . .стр. 469

6 (5). Перед вхождением в бурсу цирруса семепровод образует густой клубок извилин
В кишечнике настоящих жвачных (*Pecora*) . . . . . .
Stilesia globipunctata (Rivolta, 1874) Railliet, 1893 . . . . . .стр. 464

1. *Stilesia globipunctata* (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.
(рис. 211)

Синонимы: *Taenia globipunctata* Rivolta, 1874; *Taenia ovipunctate* Rivolta, 1874; *Stilesia ovipunctata* (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.

Хозяева: овцы — *Ovis aries* L., козы — *Capra hircus* L., крупный рогатый скот — *Bos taurus* L., антилопы — *Kobus ellipsiprimnus* Ogilby, *Hippotragus equinus* Geoff., а также верблюды — *Camelus bactrianus* L., *Camelus* sp.

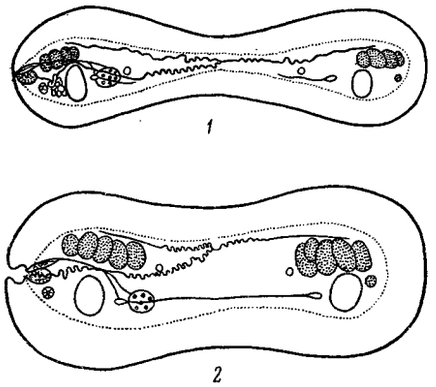
Локализация: тонкие кишки.

Географическое распространение: Западная Европа, Африка, Южная Азия (Индия).

В СССР встречается на Кавказе и в Средней Азии, на Южном Урале.

Историческая справка. Вид описал Риволта (1874) по экземплярам из кишечника овцы и назван *Taenia globipunctata*.

Райе (1893) избрал его типом рода *Stilesia* Railliet, 1893. Первое детальное исследование анатомии гельминта предпринял Гаф (1911, 1912). Ниже мы приводим описание этого вида, основанное на отечественном материале с привлечением литературных данных.



211. Поперечный разрез гермафродитного членика.

1 — *Stilesia globipunctata* (Rivolta, 1874); *2* — *Stilesia hepatica* Wolffhügel, 1903 г. (по Гафу, 1912)

Описание. Длина достигает 600 мм, наибольшая ширина 2,0—2,5 мм. Сколекс маленький, округлый, 0,5—0,8 мм в диаметре, присоски 0,34—0,40 мм. Узкая шейка 3—4 мм длины и 0,36 мм ширины. Членики стробилы краспедотного типа с ничтожно малыми зачатками паруса, вытянуты в поперечном направлении. По средней линии членики истончаются до 0,06 мм; в латеральных участках, где располагаются половые органы, толщина увеличивается до 0,25 мм. Молодые членики 0,025 мм длины и 0,46 мм ширины. В дальнейшем, к моменту образования парутеринного органа, длина и ширина члеников постепенно увеличиваются, после чего края стробилы тянутся параллельно и длина сегментов почти не изменяется. Размеры члеников в задней половине тела составляют 1,5—2,0×0,120—0,250 мм. Тело покрыто очень тонкой кутикулой. Паренхимная мускулатура слабая. Продольные мышцы располагаются в один слой. Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов. Более узкие дорзальные сосуды лежат на значительном расстоянии кнутри от широких вентральных, соединенных поперечными анастомозами. Поперечные каналы вентральных сосудов дают немногочисленные ответвления и перед впадением в продольный сосуд распадаются на несколько канальцев. Ширина дорзального сосуда в гермафродитных члениках 0,010 мм, ширина вентрального 0,030 мм. В передней части членика обычно встречаются известковые тельца размером до 0,009 мм; форма их неправильно-овальная.

Половой аппарат одинарный, половые отверстия, неправильно чередуясь, локализуются в передней половине порального края членика. Половые протоки пролегают между экскреторными сосудами, дорзально от бокового нерва. Половая клоака 0,032 мм глубины. Семенники 0,05 мм в диаметре, располагаются в правом и левом латеральных полях у задней границы членика. Они лежат у дорзальной мышечной стенки, между линией вентрального канала и линией главного нерва. С каждой стороны членика имеется 4—7 (чаще 6) семенников 0,045—0,050 мм в диаметре, расположенных в один слой, в 1—2 поперечных ряда. От каждой группы семенников вдоль дорзальной стенки членика в медиальном направлении тянется собирательный каналец. Правый и левый собирательные канальцы сливаются по средней линии, образуя непарный семепровод, который следует в поральном направлении и в пространстве между вентральным сосудом и нервом, впереди от семенников, формирует клубок извилин.

Овальная бурса цирруса 0,06—0,08×0,04—0,05 мм, содержит извивающийся семепровод толщиною 0,010 мм. Толщина раздутого спермой семепровода за пределами бурсы составляет 0,013 мм. Высунутый циррус 0,009 мм в диаметре. Гермо-вителлярпум сферической формы, располагается в пространстве между поральными экскреторными сосудами. При полном развитии он имеет около 0,040 —0,058 мм в диаметре и содержит ограниченное количество яйцеклеток. Вагина открывается в половую клоаку дорзально и позади бурсы цирруса. Дистальная (копулятивная) часть вагины образует расширение, уступающее по размерам бурсе цирруса.

Матка имеет вид тонкой поперечной трубки, протянутой поперек среднего поля в задней части членика. На каждом конце трубки развивается округлое расширение диаметром 0,035 мм, которое позднее, когда трубчатая часть матки исчезает, разрастается до 0,100—0,135 мм. Поральное расширение располагается позади женской половой железы; второе расширение лежит симметрично на другой стороне стробилы. Трубчатая часть матки, соединяющая латеральные расширения, имеет извилистый ход, местами суживается до 0,005 мм. На передне-медиальной поверхности каждого маточного расширения (пузыря) развивается парутеринный орган в виде цилиндрического придатка, 0,200 мм длины и 0,100 мм толщины, состоящего из слоистой фиброзной ткани. По мере роста парутеринного органа, маточный пузырь отодвигается в задне-латеральный угол среднего поля. Парутеринный орган располагается косо, направляясь вершиной медиально и кпереди. Впереди от него образуется волокнистая пластинка, сидящая на вершине органа в виде колпачка. Ее структура и происхождение отличны от таковых самого органа. После поступления яиц в полость парутеринного органа, он принимает форму шара 0,21 мм в диаметре, на задне-латеральной поверхности которого в виде небольшого придатка можно видеть остаток матки. Яйца имеют вид короткого толстого веретена 0,027××0,014 мм (по Бэру, 1927а, размер яиц составляет 0,056×0,027 мм). Онкосфера 0,010 мм ширины (по Бэру — 0,014 мм).

Литература: Брандт, 1890; Петров и Шаховцева, 1926; Скрябин 1926, 1929; Скрябин и Шульц, 1937а; Balozet, 1922; Baylis, 1928; Bevan et Lawrence, 1930; Enigk, 1933; Gambles, 1939; Clapham, 1945; Gough, 1912; Joyeux et Baer, 1936; Leiper, 1912; Moniez, 1891; Nagaty, 1929; Neveu-Lemaire, 1936; Pande, 1942; Southwell, 1922; Sprehn, 1932.

2. *Stilesia hepatica* Wollfhügel, 1903
(рис. 212, 213, 214)

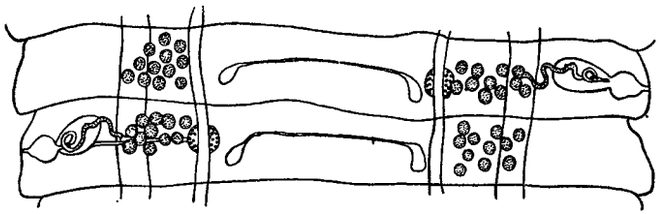
Синоним: *Stilesia sjöstedti* Fuhrmann, 1909

Хозяева: крупный рогатый скот — *Bos taurus* L., козы — *Capra hircus* L.; овцы — *Ovis aries* L.; буйволы — *Bubalus caffer* Sparm., и дикие жвачные — *Aepiceros melampus* Licht., *Cephalophus monticola* Thunb., *Hippotragus equinus* Geoff.? *Tragelaphus scriptus* Pall, *Tetraceros quadricornis*.

Локализация: желчные ходы печени (по Гафу, 1911, сколекс паразита проникает в тонкие периферические протоки).

Степень инвазии у овец Трансвааля по Гафу достигает 100%.

Географическое распространение: Африка, Азия (Индия).



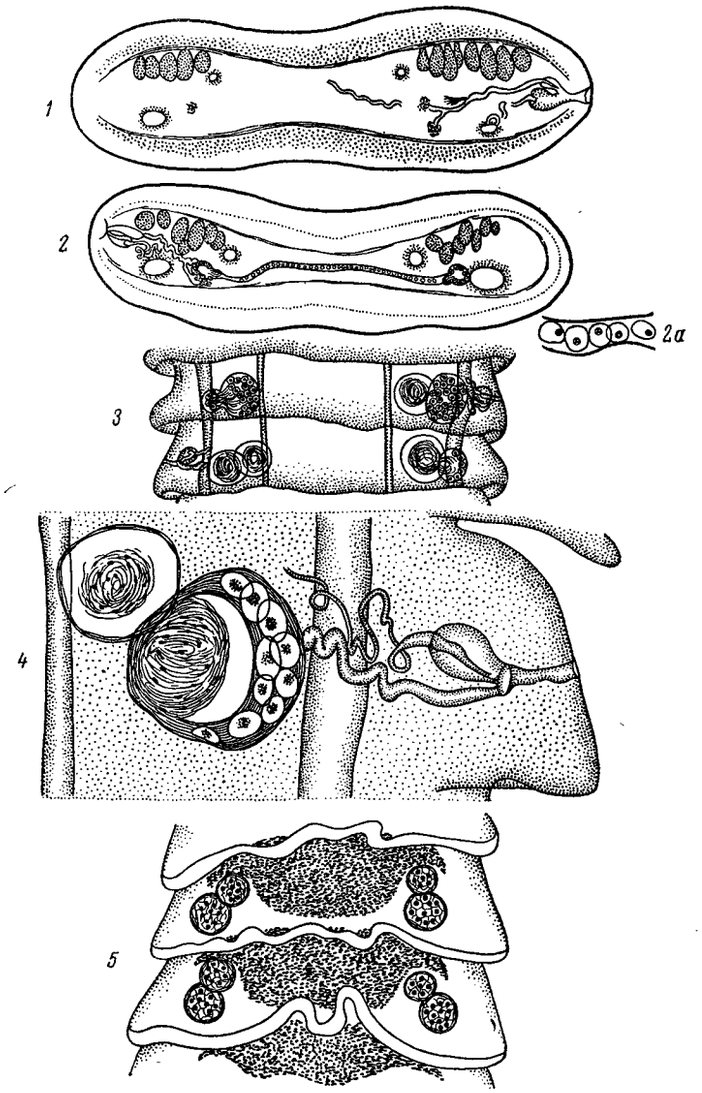
212. Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903
Гермафродитные членики (по Бэру, 1927)

Историческая справка. Вид *S. hepatica* установил Вольфхюгель (Wollfhügel, 1903) для цестод из желчных ходов овец и коз Восточной Африки. В последующие годы паразит был найден в других частях Африки, а также в Индии. В 1909 г. от *Tragelaphus* Фурман описал новый вид стилезии, который Гаф (1911) перевел в синонимы *St. hepatica*.

Гаф (1911) приводит подробное описание *Stilesia hepatica* по экземплярам от домашних и диких копытных различных участков африканского континента, исправляя ошибку Вольфхюгеля, описавшего *St. hepatica*, как цестоду с парным половым аппаратом.

Описание (по литературным данным). Длина, по Саутвелу (1929), достигает 500 мм, ширина до 3 мм. Тело паразита нежное, полупрозрачное. Сколекс насет четыре присоски. Позади сколекса тело часто образует утолщение около 2 мм длины, которое, повидимому, облегчает функцию фиксации. В образовании утолщения участвует не только шейка, но также и передняя часть стробилы. Длинная, узкая стробила очень тонка и прозрачна по средней линии, но утолщена в боковых отделах, где помещаются половые железы и впоследствии паруторинные органы, просвечивающие у живых индивидуумов в виде темных пятен. Членики вытянуты в поперечном направлении, краспедотного типа. Внешняя сегментация отчетливо заметна уже на расстоянии 2,8 мм от сколекса. Края стробилы зубчаты. Задний край взрослых члеников зазубрен. Длина молодых сегментов 0,020 мм, гермафродитных 0,040 мм, зрелых 0,200—0,320 мм. Ширина стробилы 1—3 мм. Поверхность кутикулы покрыта очень мелкими ворсинками. Паренхимная мускулатура стробилы развита не особенно сильно. Продольная мускулатура, по Гафу, 1911, образует два слоя. Пучки внутреннего слоя включают по 12 волокон, пучки внешнего — по 3—4. По Саутвелу (1929) и Нагати (1929), имеется один слой продольной мускулатуры толщиною около 0,090 мм.

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, хорошо выраженных на протяжении всей стробилы. Вентральные

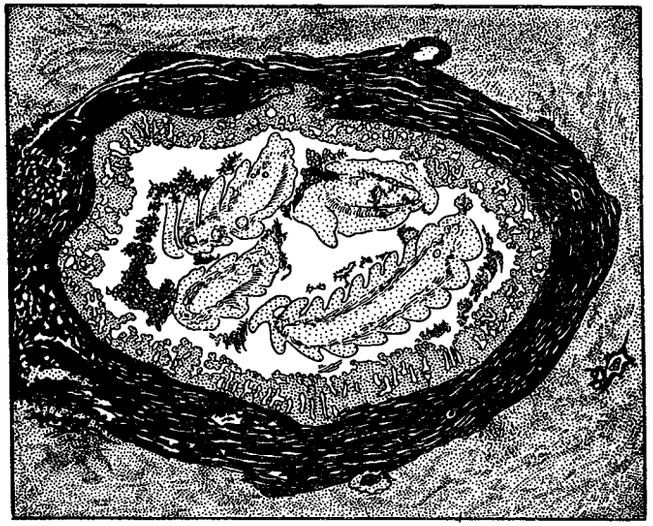


213. Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903

1 — поперечный разрез гермафродитного членика; *2* — поперечный разрез гермафродитного членика с маткой в форме гимнастической гири; *2a* — участок матки с яйцеклетками; *3*, *4*, *5* — членики с паруторинными органами, находящимися на разных стадиях развития (по Саутвелу, 1929)

сосуды в задней части каждого членика соединяются поперечным каналом, который, по данным Гафа, вливается в продольные стволы несколькими устьями, причем 3—4 устья располагаются с медиальной стороны порального канала, и 2—3 рукава огибают продольный ствол и вливаются с наружной стороны последнего. Дорзальный сосуд располагается на

значительном расстоянии — дорзально и кнутри от вентрального. Ширина вентрального канала, 0,050—0,060 мм, ширина дорзального 0,030—0,040 мм. В зависимости от степени сокращения мускулатуры, ход каналов меняется от прямолинейного до спирального. Главные нервные стволы пролегают на равном удалении от вентрального выделительного сосуда и от края стробилы. Известковые тельца 0,010 мм в диаметре обнаружены в сколексе и у заднего края члеников.



214. Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903

Разрез желчного хода с проникшими в его просвет стробилами стилезии
(по Жуайе, 1924)

Половой аппарат одинарный; половые отверстия неправильно чередуются, располагаясь в средней трети бокового края проглоттид. Половые протоки тянутся между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. В гермафродитных члениках с каждой стороны стробилы имеется по 9—12 семенников. Они располагаются латерально от дорзального сосуда, причем латеральные семенники лежат дорзально от вентрального сосуда. Они распределяются в 2—3 ряда. Диаметр семенников 0,050—0,060 мм. Семевыводящие канальцы отходят с дорзальной стороны каждой группы семенников и сливаются в один парный собирательный канал. Правый и левый собирательные каналы следуют над экскреторными сосудами вдоль дорзальной стенки к средней линии стробилы, где соединяются в один семепровод. Последний направляется книзу и порально и проходит под дорзальным сосудом, образуя мелкие извилины как вне, так и внутри бурсы цирруса. Проходя над вентральным сосудом, он образует несколько более крупных петель, заменяющих семенной пузырек. Овальная бурса цирруса 0,083 × 0,050 мм не достигает края вентрального сосуда. Она открывается в глубокую половую клоаку. Женские половые железы представлены округлой железой (гермо-вителляриум) 0,086 мм в диаметре. Она содержит около 50 более крупных яйцеклеток, размером 0,014 мм, и значительное количество мелких абортивных яйцеклеток. Гонада располагается у вентральной стенки, возле внутреннего края вентрального

сосуда, но кнаружи от дорзального. С появлением матки женская железа и ее проток быстро исчезают. Дистальная часть вагины (копулятивная часть) утолщена. На уровне дна бурсы цирруса она резко суживается, превращается в узкую волнообразно изогнутую трубку, которая следует в медиальном направлении и, не дойдя до линии дорзального сосуда, бифурцирует. Одна ветвь, которая соответствует яйцеводу, направляется к женской половой железе, вторая вливается в поральный конец матки. По Саутвелу (1929), семеприемник нацело отсутствует. Молодая матка имеет форму поперечной трубки. На каждом латеральном ее конце развивается округлое расширение, и матка принимает вид гимнастической гири. Маточные пузыри лежат симметрично между вентральным и дорзальным сосудом каждой стороны. Поральный пузырь локализуется дорзально от женской гонады, апоральный находится у медиальной стенки вентрального сосуда. Связующий канал 0,016 мм ширины, строением стенки не отличается от маточных расширений. Этот канал существует на протяжении двенадцати члеников, но исчезает вскоре после проникновения в матку яиц, равномерно распределяющихся между обоими расширениями. В момент прохождения по каналу яйцеклетки располагаются в один ряд. Диаметр маточных пузырей 0,05—0,08 мм. На передне-медиальной стенке каждого маточного пузыря очень рано, почти с момента его образования, начинает формироваться парутеринный орган. Развитый парутеринный орган представляет сферическое тело слоистого строения, таких же размеров, как и матка. Яйца переходят в полость парутеринного органа через узкое отверстие, после чего матка уменьшается в размерах и затем исчезает. В каждом органе заключено около 30 яиц размером 0,026 × 0,016—0,019 мм. Эмбриофора 0,015—0,016 мм, снабжена полярными утолщениями. В зрелых члениках зачастую наблюдается скопление небольших телец, размером от 0,003 до 0,025 мм, сосредоточенных в передней части среднего поля. Оно развито более мощно в среднем участке и утончается латерально, прикрывая спереди парутеринные органы. Тельца хорошо окрашиваются гематоксилином и эозином.

Литература: Скрябин 1929; Скрябин и Шульц, 1937а; Bevan et Lawrence, 1930; Baylis, 1928; Buckley, 1933; Cameron, 1932; Gough, 1911; Joyeux, 1924; La Roux, 1932; Joyeux et Baer, 1936; Mönnig, 1939; Nagaty, 1929; Neveu-Lemaire, 1936; Pande, 1942; Ross et Gordon, 1936; Southwell, 1929; Wollfhügel, 1903.

3. *Stilesia okapi* Leiper, 1935

Хозяин: окапи — *Okapia johnstoni.*

Вид описан по экземплярам от окапи Лондонского зоосада.

Весь видовой диагноз сводится к следующему:

«Два или три семенника в каждом латеральном поле» (Leiper, 1935, стр. 949).

Литература: Leiper, 1935.

4. *Stilesia vittata* Railliet, 1896
(рис. 215, 216, 217)

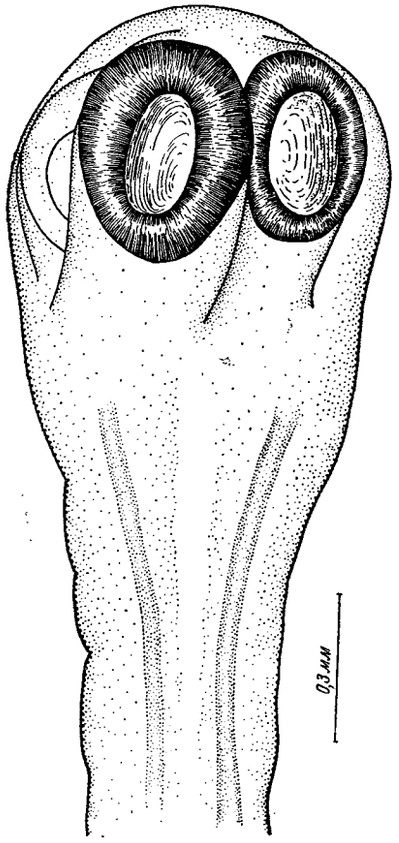
Хозяева: верблюды — *Camelus dromedarius* L. и *C. bactrianus*, овцы — *Ovis aries* L., козы — *Capra hircus* L.

Локализация: тонкий кишечник, в частности — duodenum.

Географическое распространение: в зонах рас-

пространения верблюдов (Африка, Южная Европа, Азия). В СССР обнаружена у верблюдов Туркмении и Казахской ССР.

Stilesia vittata представляет единственного цепня, основным хозяином которого являются мозоленогие. Однако есть подозрение, что у верблюда нет облигатных паразитов из числа цепней — *Cyclophyllidea*, а *St. vittata* идентична *St. globipunctata*. По данным индийских авторов, *St. vittata* встречается также и в кишечнике коз и овец, являющихся облигатными хозяевами *St. globipunctata*.



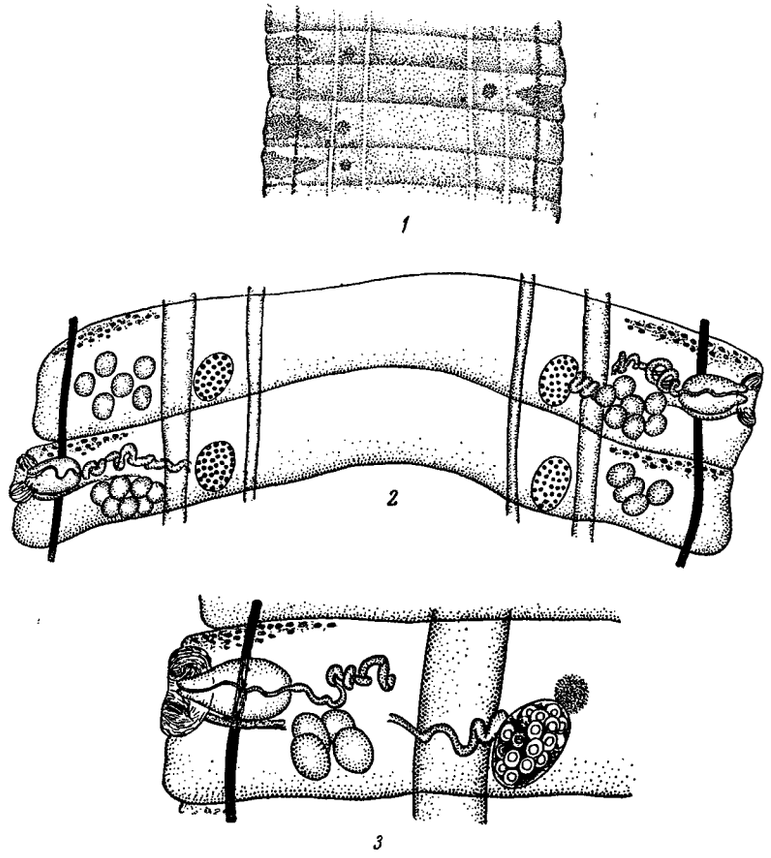
215. Stilesia vittata Railliet, 1896
Сколекс и участок шейки (оригинал)

О п и с а н и е (по экземплярам от верблюдов СССР с привлечением литературных данных). Внешняя морфология тождественна *St. globipunctata*.

Длина тела (по Гафу, 1911) 180—230 мм; наибольшая ширина (по Гафу, 1911) 1,0—1,3 мм, по нашим данным до 1,9 мм. Она приходится на среднюю часть стробилы. Округлый сколекс 0,5—0,8 мм ширины, переходит в узкую шейку 2 мм длины и 0,35 мм ширины. Вначале заметна лишь внутренняя сегментация. Внешняя сегментация проявляется на расстоянии 10—15 мм от сколекса. Молодые членики 0,025 мм длины и 0,500 мм ширины. Гермафродитные сегменты 0,160 × 1,2 мм. Членики, имеющие парутеринный орган, еще не принявший яйца,— 0,188 × × 1,88 мм. Зрелые сегменты несколько у́же, но длиннее. Тело покрыто очень тонкой кутикулой толщиною 0,001—0,002 мм. Мускулатура стробилы слабо развита. Продольные мышцы располагаются не в один слой, как это записано у Нагати (1929), но в два концентрических слоя. Кнаружи от тонкого слоя поперечных волокон располагаются в один ряд мелкие пучки толщиною в 0,005—0,006 мм. На небольшом удалении от них находится второй слой, состоящий из очень тонких одиночных волокон, который Нагати, видимо, не рассмотрел. Выделительная система представлена двумя парами продольных стволов, из которых дорзальные располагаются на расстоянии 0,110 мм кнутри от вентральных (в молодых гермафродитных члениках). В начале стробилы те и другие сосуды имеют 0,023 мм ширины, в задней части тела вентральные сосуды имеют диаметр 0,090—0,160 мм, а по Нагати (1929) — до 0,214 мм. Диаметр дорзальных сосудов, следуя кзади, постепенно уменьшается. Вентральные сосуды, по литературным данным, в задней части каждого членика образуют поперечный анастомоз, снабженный боковыми ветвями. В передней части члеников разбросаны овальные известковые тельца 0,007—0,009 мм длины, более многочисленные в боковых полях.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются, располагаясь в передней половине бокового края проглоттид. Половая клоака, окруженная слабой мускулатурой, имеет 0,030—0,040 мм глубины.

Округлые семенники локализуются в задней части боковых полей, кнаружи от вентрального сосуда, кнутри от нерва. Они располагаются

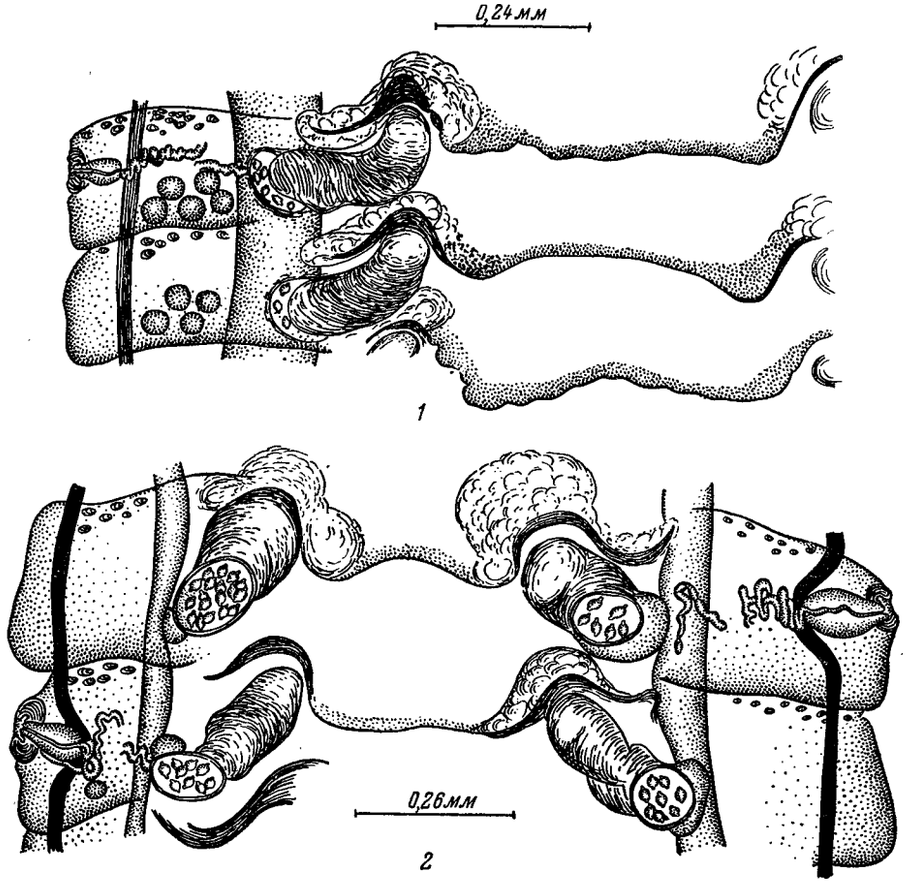


216. Stilesia vittata Railliet, 1896
1 — группа молодых члеников; *2* — гермафродитные членики; *3* — поральная часть гермафродитного членика; у переднего края матки виден зачаток парутеринного органа (оригинал)

в один слой, в 1—2 поперечных ряда. Число семенников в каждой группе 5—9 штук, а по Нагати (1929)— до 10. Размер семенников 0,046—0,066 мм. Семепровод проходит между экскреторными сосудами, дорзально от нерва, и кнаружи от поральных сосудов образует клубок извилин, обычно менее плотный, чем у *S. globipunctata*, но содержащий до десятка извилин. Внутри бурсы цирруса он слегка извивается и переходит в невооруженный циррус. В месте перехода канал суживается от 0,018 до 0,004 мм. Овальная тонкостенная бурса цирруса 0,090—0,112 мм длины и 0,055 мм толщины. Стенка сумки 0,004 мм толщины, состоит из двух слоев мышц: наружного продольного и внутреннего кольцевого. Невооруженный циррус 0,015 мм толщины. Гермо-вителлярпум располагается между поральными сосудами.

Он имеет вид округлого тела 0,100 мм в диаметре. Копулятивная часть вагины уступает в размерах бурсе цирруса. Она имеет вид веретеновидного расширения размером 0,050 × 0,020 мм.

Маточные пузыри достигают 0,130 мм в диаметре. Парутеринный орган до поступления в его полость яиц представляет сплошное цилиндрическое, слабо изогнутое тело, слоистого строения, 0,25 мм длины и 0,085 мм ширины. Его медиальный конец чаще отогнут кпереди и прикрыт фиброзным



217. Stilesia vittata Railliet, 1896

Членики с развивающимися парутеринными органами, еще не содержащими яиц (оригинал)

колпачком, образовавшимся за счет медуллярной паренхимы. Колпачки соединяются между собой узкой фиброзной пластинкой. С поступлением яиц парутеринный орган округляется. Яйца овальны, с двумя коническими острыми придатками на полюсах, переходящими в нить. Размер без придатков 0,010 × 0,014 мм. Длина с придатками 0,025 мм. Онкосфера 0,012 мм, а по Райе — 0,014—0,017 мм в диаметре. Яйца обладают двумя оболочками.

Литература: Баскаков, 1924; Баданин, 1935; Попов, 1933; Раевская и Баданин, 1933; Скрябин, 1926, 1931; Черникова, 1941; Badanin, 1938; Baylis, 1928; Bhalerao, 1935; Joyeux et Baer, 1936; Joyeux et Mathias, 1926; Mudaliar, 1943; Mudaliar et Mudaliar, 1942; Nagaty, 1929; Pande, 1942; Southwell, 1930; Neveu-Lemaire, 1936.

ПОДСЕМЕЙСТВО II. *THYSANOSOMATINAE* (FUHRMANN, 1907) SKRJABIN, 1933

Синоним: *Thysanosominae* Fuhrmann, 1907

Ревизия подсемейства *Thysanosomatinae*.

Это подсемейство под названием *Thysanosominae* установил Фурман (1907) для рода *Thysanosoma* Diesing, 1834, и поместил в сем. *Anoplocephalidae*. Скрябин (1926) цестод с парутеринными органами и в том числе род *Thysanosoma* выделил из сем. *Anoplocephalidae* и обосновал для них особое семейство *Stilesiidae* Skrjabin, 1926 (= *Avitellinidae* Spassky, 1950). Бэр (1927а) в пределах подсемейства различает уже пять родов: 1) *Thysanosoma* Diesing, 1834; 2) *Ascotaenia* Baer, 1927, установленная Бэром для одного вида цепней — *Thysanosoma pygargi* Cholodkowsky, 1902; 3) *Avitellina* Gough, 1911; 4) *Helictometra* Baer, 1927, которая является синонимом рода *Thysaniezia* Skrjabin, 1926; 5) *Stilesia* Railliet, 1893, но оставляет их в семействе аноплоцефалид. Саутвел (1930) и Фурман (1932) целиком принимают систему Бэра со всеми ее недостатками, однако Скрябин (1933) вновь водворяет подсемейство *Thysanosomatinae* в сем. *Stilesiidae*. При этом он исключает из состава этого подсемейства роды *Avitellina*, *Thysaniezia* (= *Helictometra*) и *Stilesia* и помещает их в подсем. *Stilesiinae* Skrjabin, 1933 (= *Avitellininae* Gough, 1911). В результате перестройки в пределах подсем. *Thysanosominae* Fuhrmann, 1907, которое Скрябин (1932) переименовал на *Thysanosomatinae*, сохранилось два рода: *Thysanosoma* и *Ascotaenia*. В таком составе подсемейство представлено в монографии Скрябина и Шульца (1937). Как уже было отмечено, род *Ascotaenia* мы переводим в подсем. *Avitellininae* и помещаем в число синонимов рода *Avitellina*. Диагноз подсем. *Thysanosomatinae*, принятый в работах Бэра (1927а), Фурмана (1932) и Шпрена (Sprehn, 1932) охватывает признаки двух подсемейств — *Thysanosomatinae* и *Avitellininae* и потому не пригоден к употреблению. Скрябин и Шульц (1937) привели диагноз в соответствии с построенной ими системой авителлинид (=тизанозоматид). Изменяя родовой состав подсемейства, мы соответствующим образом меняем и его диагноз.

Диагноз подсемейства *Thysanosomatinae* принимает следующую форму: *Avitellinidae* крупных размеров. Членики стробилы вытянуты в поперечном направлении. Экскреторная система имеет две пары главных продольных сосудов с поперечными анастомозами. Семенники многочисленны, располагаются в пределах среднего поля членика. Желточник и тельце Мелиса отсутствуют. Молодая матка в виде поперечной трубки. Парутеринные органы многочисленны. В имагинальной стадии паразитируют в кишечнике или протоках печени жвачных.

Типичный и единственный род: *Thysanosoma* Diesing, 1834.

Род I. *Thysanosoma* Diesing, 1834

Род установлен Дизингом (Diesing, 1834) для одного вида цестод, обитающих в желчных ходах американских жвачных, *Thysanosoma actinioides* Diesing, 1834. Позднее к этому роду были причислены еще два вида — *Thysanosoma giardi* (Moniez, 1879) Stiles et Hassall, 1893, и *Th. pygargi* Cholodkowsky, 1902. Первая из них теперь является типом отдельного рода — *Thysaniezia* Skrjabin, 1926, а вторая переводится нами в род *Avitellina*.

Таким образом, *Th. actinioides* попрежнему остается единственным представителем рода *Thysanosoma*.

Диагноз рода *Thysanosoma* после некоторых изменений и дополнений выглядит следующим образом: *Thysanosomatinae* средних размеров. Поперечно вытянутые членики имеют бахромчатый задний край паруса. Экскреторная система представлена двумя парами латеральных сосудов, соединенных поперечными каналами, снабженными вторичными ветвями.

Половой аппарат парный. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. Многочисленные семенники располагаются поперечной полосой в задней части членика между женскими половыми железами. Семепровод образует извилины внутри и за пределами бурсы цирруса. Семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы парные, представлены смешанной железой (гермо-вителляриум). Желточник и тельце Мелиса отсутствуют. Матка одиночная, в виде сплошной поперечной трубки, образующей волнообразные извилины. На передней поверхности матки формируются многочисленные мелкие паруретеринные органы, куда поступают из матки яйца. Грушевидный аппарат отсутствует.

Взрослые — в протоках печени и в тонком кишечнике домашних и диких парнокопытных.

Типичный вид: *Thysanosoma actinioides* Diesing, 1834.

1. *Thysanosoma actinioides* Diesing, 1834

(рис. 218)

Синонимы: *Taenia fimbriata* Diesing, 1850; *Moniezia fimbriata* (Diesing, 1850) Moniez, 1891

Хозяева: домашние и дикие жвачные — *Bos taurus* L., *Ovis aries* L., *Alces americana americana* Clinton, *Antilocapra americana* Ord., *Blastocercus paludosus* Desm., *Capreolus capreolus* L., *Mazoma nana* Lund., *M. rufus* Illig., *Oreamnos americanus* (Blainville), *Tauroptragus oryx* Pall.

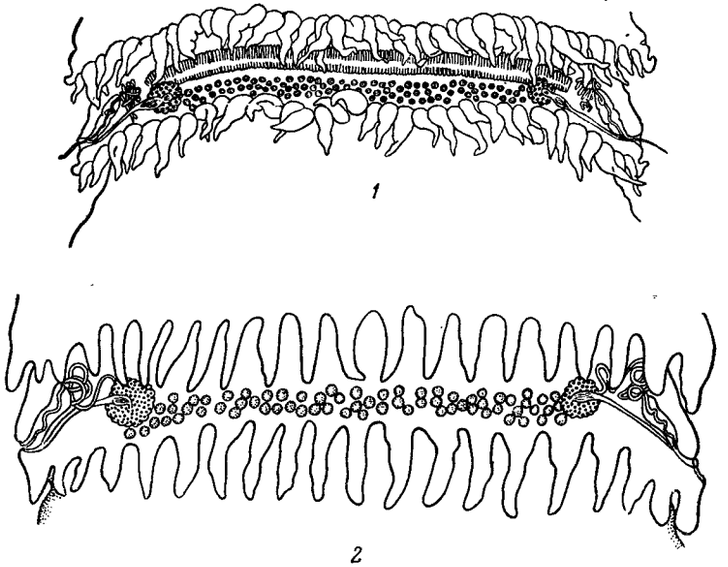
Географическое распространение: Северная Америка, Южная Америка.

Бэр (1927а) в ареал этого вида цестод включает также Африку, а Жуайе и Бэр (1936) указывают, что *T. actinioides* довольно широко распространена по всей территории Франции. Эти данные, приводимые в сводных работах, нуждаются в подтверждении, так как в многочисленных оригинальных документах, опубликованных как до 1936 г., так и в последующие годы, на территории Африки и Западной Европы зарегистрирована *Thysaniezia giardi*, но *Thysanozoma actinioides* не отмечена.

Локализация: протоки печени, тонкий кишечник.

Историческая справка. Этого интересного паразита с бахромчатыми члениками впервые обнаружил Наттерер (Natterer) в 1833 г. в желчных протоках южноамериканского оленя *Blastocercus paludosus* Desm. Материал, состоящий из нескольких члеников, описан первоначально Дизингом под именем *Thysanozoma actinioides* Diesing, 1834. Отдельные членики стробилы Дизинг принял за целый организм и учредил особый отряд *Craspedosomata*, который в зоологической системе он поместил между цестодами и трематодами. Впоследствии (1850) Дизинг получил от Наттерера целый экземпляр *Thysanosoma*, распознал в нем цестоду и переименовал на *Taenia fimbriata* Diesing, 1850. Фавиль (Faville, 1885) обнаружил этого гельминта не только в печени, но также и в кишечнике овец Колорадо и отнес его к виду *Moniezia expansa*. Кёртис

(Curtice, 1889) наблюдал эпизоотию тизанозомоза у овец Колорадо, свирепствующую в 1886—1887 гг., и дал сравнительно подробное описание возбудителя. Стайлс (1893) по закону приоритета восстанавливает видовое название *actinioides* Diesing, 1834, сочетая его с родовым именем *Thysanosoma*. Последующие авторы — Свингль (Swingle, 1914), Бэр (1927), Фурман (1928) — дают более детальное описание и рисунки этого своеобразного цепня. Скрябин и Шульц, 1937, суммируют данные предшествующих авторов и уточняют систематическое положение *Thysanosoma actinioides*.



218. Thysanosoma actinioides Diesing, 1834

Гермафродитный членик
1 — по Фурману, 1932; *2* — по Бэру, 1927

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 127—129). Длина тела 350—375 мм, наибольшая ширина 8 мм. По другим источникам, ширина стробилы может достигать 14 мм. Сколекс 1,0—1,5 мм в диаметре, несет четыре округлые присоски диаметром 0,55 мм. Краспедотные, поперечно вытянутые членики снабжены длинным парусом, рассеченным на многочисленные бахромки, длина которых увеличивается с ростом члеников. Очень сильная продольная мускулатура представлена несколькими слоями крупных пучков, заполняющих кортикальную паренхиму. В периферических слоях пучки слабее развиты; наоборот, по соседству с поперечной мускулатурой располагаются наиболее мощные пучки, включающие по 26—30 крупных волокон. Мышечные волокна прочих направлений довольно многочисленны. Выделительная система состоит из двух пар продольных сосудов, из которых более крупные вентральные располагаются вентрально и кнаружи от дорзальных. Как те, так и другие у задней границы членика соединяются поперечным каналом, от которого в кортикальную паренхиму отходят вторичные канальцы.

Половой аппарат парный. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. Многочисленные семенники тянутся поперечной полосой в 3—4 ряда в задней половине среднего поля, в пространстве между двумя яичниками. На поперечных срезах семенники

лежат в 2—3 слоя, заполняя всю толщину мозговой паренхимы. В каждом сегменте содержится 350—400 семенников 0,052 мм в диаметре. Семепровод до вхождения в сумку цирруса образует клубок извилин. Семенные пузырьки отсутствуют. Удлиненная бурса цирруса 0,38 мм длины и 0,100 мм толщины достигает линии прохождения главного нерва. Она содержит изгибающийся семепровод и длинный, покрытый шипиками циррус. Бурса открывается впереди вульвы в половую клоаку, расположенную в задней трети бокового края члеников. Женские половые железы представлены смешанной железой (гермо-вителляриум). Каждый гермовителляриум имеет лопастное строение и залегает непосредственно кнутри от экскреторных сосудов, причем последние могут отодвигаться железой в латеральную сторону. Каждая гонада имеет 0,3 мм в диаметре и заполняет в дорзо-вентральном направлении всю толщу мозгового вещества. Вагина имеет вид толстостенной трубки, стенка которой в дистальной части изнутри усажена ресничками. В проксимальной части она образует небольшой продолговатый семеприемник, от которого отходит каналец, вливающийся в яйцевод. У места их слияния сразу же начинается маточный проток. Матка представлена длинной, волнообразно изгибающейся трубкой, расположенной поперек среднего поля, между женскими железами, в передней части членика. Непосредственно возле передней стенки матки паренхима уплотняется, становится волокнистой, затем принимает слоистое строение. Участки уплотненной паренхимы впереди отдельных петель матки образуют нечто вроде фиброзных коконов, в которые поступают яйца. Таким образом возникают многочисленные парутеринные органы, которые с помощью узкой шейки соединяются с передней вершиной петель матки. На каждой петле располагается 4—6 парутеринвых органов, содержащих от 1 до 30 яиц (чаще 6—12) каждый. Отдельный орган грушевидной или овальной формы, 0,146—0,268 мм длины и 0,110—0,123 мм ширины. Размер его полости составляет 0,076—0,096 × 0,051—0,061 мм [по Гэсснер и Торп (Gassner et Torp), 1940], а число органов в членике варьирует от 264 до 525. При созревании парутеринные органы отрываются от матки, скопляются в передней части членика, в паренхиме, которая к этому времени разрыхляется; при сокращении мускулатуры они могут выходить из членика через разрыв его стенки, образующийся по средней линии. Гэсснер и Торп находили в фекалиях овцы как целые членики, так и отдельные парутеринные органы с яйцами. Яйца 0,012 мм в диаметре, одеты прозрачной оболочкой. Эмбриональные крючья 0,004 мм длины.

Литература: Скрябин и Шульц, 1937а; Baer, 1927; Chavarria, 1939, 1940; Curtice, 1898; Diesing, 1834; Dikmans, 1939, 1942; Fuhrmann, 1932; Gamilton, 1930, 1932, 1933; Gassner et Torp, 1940; Hall, 1932, 1931, 1934; Hall, Dikmans et Wright, 1938; Hegner, Root et all., 1938; Joyeux et Baer, 1936; Krull, 1946; Miller, 1940; Mönnig, 1934; Neveu-Lemaire, 1936; Newsom, 1938; Olsen et Fenstermacher, 1942; Price, 1928; Rose, 1928; Ross et Gordon, 1936; Shorb, 1940; Swales, 1940; Swingle, 1914.

ПОДСЕМЕЙСТВО III. *THYSANIEZIINAE* SKRJABIN ET SCHULZ, 1937

Подсем. *Thysanieziinae* установили Скрябин и Шульц в 1937 г. с типичным родом *Thysaniezia*. До этого времени род *Thysaniezia* (= *Helictometra*) гельминтологи включали или в подсем. *Thysanosomatinae* или в подсем. *Stilesiinae* (= *Avitellininae*).

Диагноз (по Скрябину и Шульцу, 1937, с нашими изменениями). *Thysanosomatidae* крупных размеров. Членики стробилы краспедотного типа, вытянуты в поперечном направлении. Экскреторная система образована двумя парами продольных сосудов с поперечным анастомозом в задней части каждого сегмента. Многочисленные семенники располагаются только в боковых полях членика. Внутренний семенной пузырек имеется. Женские половые железы лопастного строения. Желточник имеется. Матка закладывается в виде поперечного тяжа, затем превращается в поперечную трубку. Парутеринные органы многочисленны.

Взрослые в кишечнике жвачных.

Личинки типа цистицеркоида в полости тела членистоногих.

Типичный род: *Thysaniezia* Skrjabin, 1926.

Род I. *Thysaniezia* Skrjabin, 1926

Синоним: *Helictometra* Baer, 1927

Историческая справка. Род *Thysaniezia* установил Скрябин еще в 1926 г. и принял в качестве типичного вида *Taenia ovilla* Rivolta, 1878.

В следующем году Бэр (1927) устанавливает род *Helictometra* с типичным видом *Taenia giardi* Moniez, 1879. Но *Taenia ovilla* и *Taenia giardi*— синонимы, следовательно, родовое имя *Helictometra* является синонимом *Thysaniezia* Skrjabin, которое должно быть признано законным.

Диагноз рода. *Thysanieziinae* гигантских размеров. Присоски способны погружаться в ткань сколекса. Длинная плоская стробила слагается из множества краспедотных члеников с коротким парусом. Экскреторная система состоит из двух пар латеральных сосудов, из которых вентральные сильно развиты и соединены поперечным каналом в задней части каждого членика. Половой аппарат одинарный. Половые поры неправильно чередуются. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. Семенники многочисленны, располагаются только в правом и левом латеральных полях, не заходя в среднее поле членика. Семепровод за пределами и внутри бурсы цирруса образует серию извилин. Женские половые железы располагаются в поральной половине среднего поля. Они представлены вееровидным яичником и лопастным желточником.

Канал семеприемника отсутствует. Матка закладывается одновременно с яичником в виде прямого клеточного тяжа, пролегающего поперек среднего поля членика, близ его передней границы, затем принимает форму спирально извитой трубки, образующей длинные петли. Парутеринные органы мелки и весьма многочисленны. Яйца с двумя оболочками.

Взрослые — в кишечнике жвачных.

Типичный вид: *Thysaniezia giardi* (Moniez, 1879).

1. *Thysaniezia giardi* (Moniez, 1879).

(рис. 3, 29, 60, 219, 220, 221)

Синонимы: *Taenia ovilla* Rivolta, 1878; *Taenia giardi* Moniez, 1879; *Taenia aculeata* Perroncito, 1882; *Moniezia ovilla* (Rivolta, 1878) Moniez, 1891; *Moniezia ovilla* var. *macilenta* Moniez, 1891; *Thysanosoma giardi* (Moniez, 1879) Stiles et Hassall, 1893; *Taenia brandti* Cholodkowsky, 1894; *Thysanosoma ovilla* (Rivolta, 1878) Railliet, 1895; *Helictometra giardi* (Moniez, 1879) Baer, 1927; *Thysaniezia ovilla* (Rivolta, 1878) Skrjabin, 1926

Хозяева дефинитивные: крупный рогатый скот — *Bos taurus* L., овцы — *Ovis aries* L., дикие копытные — *Aepiceros melampus* Licht., *Bubalus caama* Cuv., *Taurotragus oryx* Pall., *Tragelaphus scriptus* Pall., ламы — *Lama vicugna* Mol., случайно — свинья — *Sus scrofa*.

Хозяева промежуточные: почвенные клещи сем. *Galumnidae* (*Galumna obvious* Berl.) и *Ceratozetidae* (*Scheloribates laevigatus*). Установлены для территории европейской части СССР.

Локализация в организме окончательного хозяина: тонкие кишки в организме промежуточного хозяина: полость тела.

Географическое распространение: Европа, Азия, Африка, Америка, Австралия. Этот вид встречается несколько реже, чем *M. expansa*. В СССР отмечена по всей территории, за исключением крайнего севера, показывая высокий процент инвазии крупного и мелкого рогатого скота.

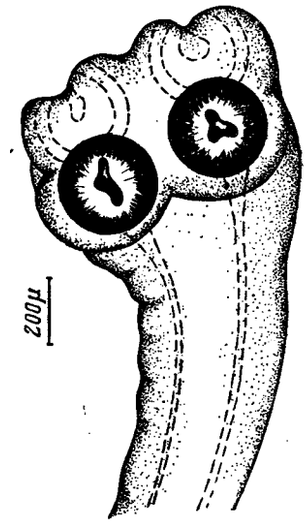
Весьма интересен случай обнаружения *T. giardi* у южно-американских мозоленогих (*Lama vicugna* Mol.). У того же вида хозяев отмечены случаи заражения мониезиозом.

Историческая справка. Вид первоначально описал итальянец Риволта от домашних и диких жвачных и назвал его *Taenia ovilla* Rivolta, 1878. Риволта подметил чередование половых отверстий у паразита, что позволило отличить его от *Taenia expansa* и *Taenia denticulata*, отнесенных позднее к роду *Moniezia*. Монье (Moniez, 1879) описал тот же вид под именем *Taenia giardi*, отметив в диагнозе, что половой аппарат парный. Перрончито (Perroncito, 1882) пытался обосновать новый вид *Taenia aculeata*, которую сам считал очень близкой *Taenia ovilla*; но Райе (Railliet, 1896) доказал идентичность этих двух видов и принял название *Taenia aculeata* Perroncito, 1882, поскольку видовое название «ovilla» уже было ранее использовано Гмелиным (Gmelin, 1790) для обозначения другого вида *Taenia*. Нейман (Neumann, 1891) произвел сравнительное изучение типичных экземпляров всех трех видов — *Taenia giardi*, *T. ovilla*, *T. aculeata* — и установил их полную идентичность. При этом он исправил ошибку Монье, доказав, что *T. giardi* в норме обладает одинарным половым аппаратом. Нейман принял название *Taenia ovilla* Rivolta, 1878. Монье (1891) признает идентичность всех трех видов, но продолжает отстаивать свое мнение о парности полового аппарата и на этом основании переводит их в род *Moniezia* Blanchard, 1891, под именем *Moniezia ovilla*, повторяя ошибку Неймана в выборе видового названия. Стайлс (Stiles, 1892) подверг анализу описанные потиворечия. Он просмотрел препараты Монье и убедился, что эти экземпляры действительно обладали парным половым аппаратом. Удвоение полового аппарата в данном случае следует считать отклонением от нормы, так как у прочих экземпляров *T. ovilla* половой аппарат одинарный. Стайлс и Гэссэл (1893) дали первое более или менее удовлетворительное описание вида и перевели его в род *Thysanosoma* Diesing. Вместе с тем, они восстановили приоритет Монье, доказав, что видовое имя *T. ovilla* как nomen praeoccupatum принято быть не может. Холодковский (1894) впервые обнаружил этого паразита на территории России и описал как новый вид — *Taenia brandti* Cholodkowsky, 1894. Хозяином *T. brandti* оказалась свинья, в кишечнике которой было найдено три целых экземпляра цестод. Тем самым Холодковским впервые зарегистрирован факт обнаружения у свиньи половозрелых цепней. Впоследствии была установлена идентичность *T. brandti* и *T. giardi*, которая с 1893 по 1926 г. пребывала в составе рода *Thysanosoma*, но Скрябин вынес ее в особый род *Thysaniezia* Skrjabin, 1926, именуя как *Thysaniezia ovilla*.

Бэр (1927а) на год позднее выделяет ее в новый род — *Helictometra*. Скрябин (1933), восстановил родовое имя *Thysaniezia* Skrjabin, 1926. Это родовое название принято в советской литературе, однако зарубежные авторы еще продолжают применять родовое имя *Helictometra*

(в работах Roberts, 1934, Mönnig, 1934, и др.), поэтому мы вынуждены еще раз подтвердить приоритет Скрябина, именуя вид как *Thysaniezia giardi* (Moniez, 1879), поскольку видовое название «ovilla», однажды отброшенное как nomen praeoccupatum, уже никогда восстановлено быть не может.

Описание [по экземплярам от домашних животных СССР с привлечением литературных данных (Матевосян, 1938, стр. 73—81)]. Длина 1,5—4,6 м, максимальная ширина 8,0—9,3 мм. Почти округлый сколекс 0,6—1,5 мм в диаметре, снабжен мускулистыми присосками 0,20—0,48 мм ширины, отверстие которых имеет вид продольной щели. У фиксированных экземпляров присоски целиком погружены в ткань сколекса. Шейка обычно несколько у́же головки и достигает 3,3—4,5 мм длины. Многочисленные членики краспедотного типа вытянуты в поперечном направлении. Они снабжены коротким парусом. Тело покрыто довольно толстой кутикулой 0,007—0,010 мм толщины, у которой наружный толстый слой сильно окрашивается гематоксилином, а тонкий внутренний остается прозрачным. Паренхимная мускулатура стробилы состоит из волокон трех направлений. На границе мозговой паренхимы залегает отчетливо выраженный слой поперечных волокон. Продольная мускулатура образует два слоя; внутренний слой развит сильнее. Он состоит из анастомозирующих пучков 0,010—0,015 мм толщины. Пучки внешнего слоя, сравнительно с первым, тоньше и рыхлее.



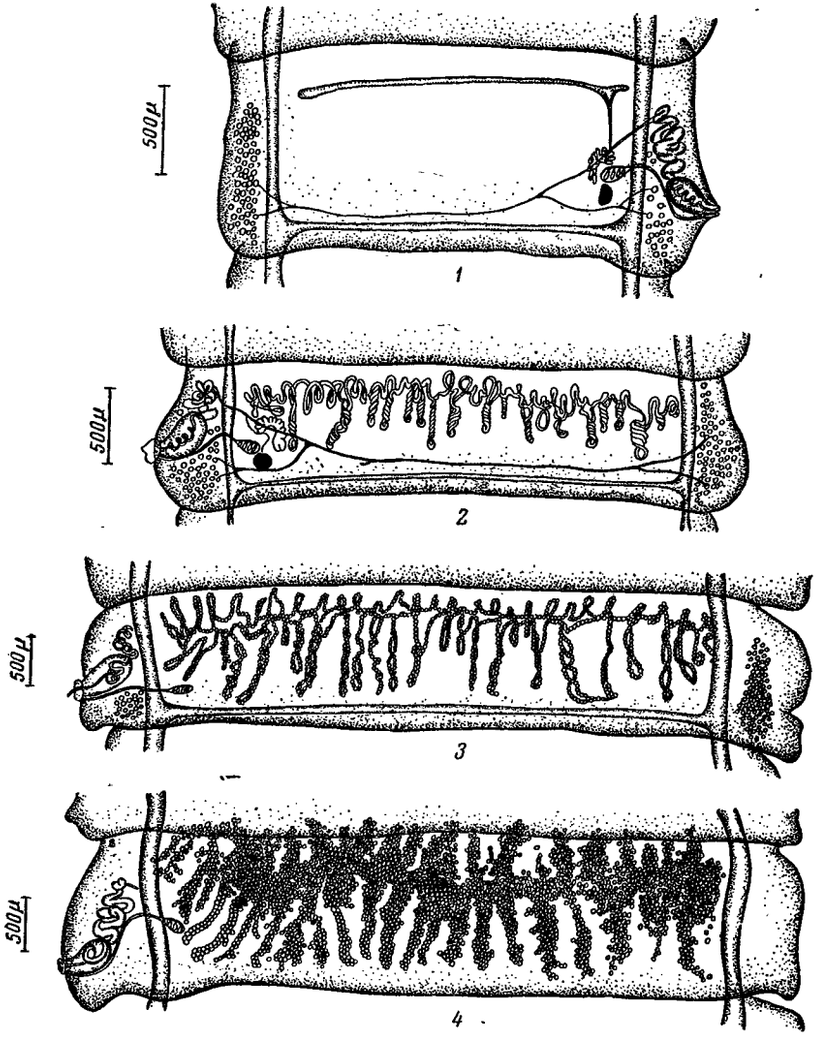
219. Thysaniezia giardi (Moniez, 1879)
Сколекс (по Матевосян, 1938)

Экскреторная система слагается из двух пар продольных сосудов, проходящих на расстоянии 0,15—0,52 мм от края стробилы, причем более узкие дорзальные стволы ложатся кнутри от вентральных. В задней части каждого членика вентральные сосуды соединяются крупным поперечным каналом, достигающим 0,140 мм ширины в зрелых члениках. В шейке вентральные каналы имеют 0,025 мм и дорзальные —0,015 мм ширины. В задних участках стробилы дорзальные сосуды становятся очень узкими, а вентральные достигают 0,200—0,700 мм в диаметре. Иногда в паренхиме встречаются крупные, почти округлые известковые тельца 0,026 мм в диаметре.

Половой аппарат одинарный, половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами. Отверстия половых протоков открываются в половой атриум, который может выворачиваться с образованием полового сосочка.

Мужская половая система в развитом состоянии, когда матка начинает формирование петель, имеет следующий вид. В латеральных полях членика, на правой и левой сторонах стробилы располагаются многочисленные сферические семенники 0,042—0,095 мм в диаметре. Максимальные их размеры, по данным Матевосян, составляют 0,050 мм. У изученных нами объектов эта цифра отражает лишь средние размеры семенников. Поральная группа содержит от 50 до 85 (по Матевосян — от 50 до 70) семенников, расположенных в задней половине латерального поля. Их распространение кзади преграждается задней стенкой членика; кнутри они достигают

наружной стенки вентрального сосуда, а кнаружи простираются до латеральной границы мозговой паренхимы. Передние семенники залегают в узком пространстве между стенкой бурсы и семепроводом (снаружи)

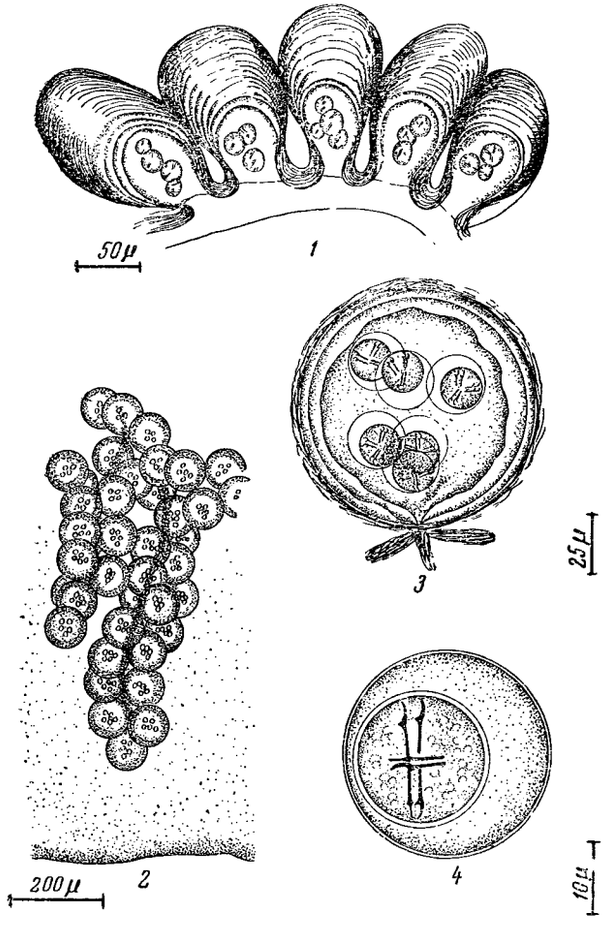


220. Thysaniezia giardi (Moniez, 1879)

1 — гермафродитный членик с маткой в виде поперечной трубки; *2* — гермафродитный членик с маткой, образовавшей петли; *3* — членик с развивающимися парутеринными органами; *4* — зрелый членик
(по Матевосян, 1938)

и вентральным сосудом (изнутри). При этом они пересекают линию прохождения вагины, но не заходят кпереди от семепровода. Апоральная группа семенников располагается во всю длину латерального поля. Она слагается из 60—90 семенников, основная масса которых локализуется в задней половине членика. Общее число семенников в каждом сегменте составляет от 110 до 150, что вдвое превышает данные Бэра, который

насчитывает лишь 75—90 семенников в одном сегменте: не более 35 в поральной и 40—55 в апоральной группах. Семевыносящие канальцы семенников апоральной группы сливаются между собой, образуя несколько собирательных канальцев, которые в задней половине членика пересекают с дорзальной стороны экскреторные сосуды и, проникая в среднее



221. Thysaniezia giardi (Moniez, 1879)

1 — участок маточной трубки с развивающимися парутеринными органами; *2* — группа зрелых парутеринных органов, содержащих яйца; *3* — отдельно взятый зрелый парутеринный орган; *4* — яйцо
(по Матевосян, 1938)

поле, формируют более крупный канал. Последний тянется в поперечном направлении в виде одной почти прямой трубочки 0,005—0,010 мм толщины или образует анастомозирующие коллатерали. От поральной группы семенников отходит в медиальном направлении такой же собирательный канал, который, не дойдя до средней линии, сливается с противоположным каналом, образуя непарный семепровод. Точка слияния обычно лежит медиально от желточника или же дорзально от женских половых желез. Семепровод вначале имеет форму прямой тонкой трубочки, проходящей

над яичником косо вперед и латерально. Он следует между экскреторными сосудами и выходит в латеральное поле, ближе к переднему краю членика. В латеральном поле семепровод образует густую спираль крупных извилин, окруженных железистыми клетками. Ось спирали направлена косо спереди назад. При наполнении спермой его просвет в этом районе может быть равномерно расширен до 0,070 мм. Бурса цирруса имеет вид хорошо развитого своеобразно изогнутого мышечного мешка грушевидной формы, причем его бо́льшая расширенная порция отогнута кпереди, почти параллельно краю стробилы, а дистальная суженная направлена латерально и открывается в хорошо выраженную половую клоаку. Развитая бурса имеет 0,30—0,56 мм длины и 0,20—0,28 мм толщины. В медиальной части сформированной сумки цирруса залегает очень крупный семенной пузырек, имеющий изогнутую конфигурацию. Проксимальный отдел его вздут настолько, что при наполнении спермой полностью оккупирует все пространство внутри бурсы на $^2/_3$ ее длины. Дистальный конец пузырька, постепенно убывая в диаметре, образует несколько коротких и длинных петель, и лишь после этого переходит в изогнутый канал цирруса. До поступления спермы пузырек имеет ту же конфигурацию, но обладает несколько меньшей величиной. В его проксимальной части уже заметна крупная зияющая полость. Стенка пузырька состоит из эпителия, окруженного довольно толстым слоем мускулатуры. После освобождения от спермы пузырек принимает такой же вид, как до ее поступления. Выставленный циррус толстый, удиненно-конический, 0,045—0,080 мм толщины при основании. Вооружение цирруса в виде шипиков, отмеченное Бэром (1927а), нами обнаружено не было. Если боковые поля членика заняты мужской половой системой, то в среднем поле находятся только женские половые органы. Вееровидный небольшой яичник располагается возле поральных экскреторных сосудов, в задней половине членика. Он состоит из вздутых булавовидных долек 0,025 мм толщины, бо́льшая часть которых направляется вперед и медиально; в связи с этим орган имеет асимметричное расположение. Позади яичника, на некотором расстоянии, залегает сферический желточник, также состоящий из коротких, толстых долек. Ширина яичника 0,210—0,300 мм, диаметр желточника 0,120—0,140 мм. Тельце Мелиса отсутствует. Женские половые железы занимают лишь незначительную часть площади среднего поля, которое в молодых сегментах почти свободно от половых органов, а в более зрелых целиком заполняется петлями матки или парутеринными органами. Вагина имеет вид S-образно изогнутой узкой ровной трубки. Вульва локализуется непосредственно позади мужского отверстия. Четкого разделения вагины на копулятивную и проводящую порции не установлено. Просвет вагины, следуя медиально, постепенно убывает от 0,010 до 0,006 мм и у внутреннего конца переходит в крупную полость двоякого происхождения. От задней части центральной полости яичника, куда открываются протоки булавовидных долек, отходит в поральном направлении почти прямая широкая трубка 0,034 мм в диаметре. Это — яйцевод, который постепенно расширяется, достигая максимума у места слияния с вагиной, где образуется общий резервуар, латеральная часть которого заполнена спермой и служит продолжением влагалища. В медиальной части резервуар бифурцирует. Одна трубка тянется вдоль вентральной стенки (яйцевод в тесном смысле слова), а другая ложится ближе к дорзальной поверхности, постепенно суживается и переходит в маточный проток. Все отделы яйцевода выстланы изнутри ресничным эпителием с очень длинными ресничками 0,012 мм длины. Яйцеклетки вместе с трофическими элементами яичника поступают из его центральной полости в широкий яйцевод и скапливаются в районе слияния с вагиной, где встречаются со сперматозоидами. Отсюда яйцеклетки направляются в следующий отдел гермидукта, который суживается, описывает S-образную кривую, сливается с протоком желточника, поворачивает кпереди и уже в качестве маточного протока направляется к матке. Маточный проток следует параллельно продольным сосудам. В некоторых случаях перед впадением в матку он может давать 2—3 коллатерали. Таким образом, у тизаниезии возле яичника имеется комбинированный резервуар с тремя отростками приблизительно одинакового диаметра. Латеральный отросток, образованный за счет внутреннего конца вагины, обычно заполнен спермой и выполняет функцию семеприемника. Вентральный отросток (яйцевод в тесном смысле слова), помимо проведения яиц, функционально дополняет проток оплодотворения. Дорзальный отросток соответствует протоку оплодотворения, но, как и овидукт, повидимому, частично служит хранилищем для спермы.

При рассмотрении тотального препарата весь резервуар воспринимается глазом, как монолитное овальное тело 0,140—0,300 мм длины и 0,090 мм толщины, расположенное косо между поральной половиной яичника и желточником. Тизаниезия, в отличие от аноплоцефалид, не имеет протока семеприемника. Матка закладывается довольно рано, почти одновременно с яичником. Сначала она имет вид поперечного тяжа клеток, пересекающего среднее поле во всю его ширину. Вскоре она принимает форму прямой поперечной трубки 0,030 мм ширины, расположенной вдоль передней границы членика. В поральную четверть маточной трубки вливается маточный проток, точка впадения которого удалена от поперального слепого конца на 0,150 мм. Вскоре трубка матки становится волнистой, а затем спиральной и к моменту поступления яиц образует свешивающиеся кзади длинные перекрученные петли. Число каудальных петель в каждом членике составляет около 30. Вокруг каждой петли имеется зона рыхлой паренхимы, четко отделенной от окружающей паренхимной ткани, что обеспечивает более или менее свободное разрастание и продвижение петель матки. В переднем направлении отходит эквивалентное количество коротких петель. На выпуклой поверхности каждой петли матки развиваются многочисленные парутеринные органы. В развитом состоянии они шаровидной или грушевидной формы, 0,07—0,10 мм в диаметре. По данным Матевосян, в каждом членике развивается около 2000 таких органов, содержащих от 3 до 8 яиц каждый. Образованию парутеринных органов предшествует утолщение маточной трубки, стенка которой образует многочисленные выпячивания. Каждый дивертикул одевается колпачком из волокнистой соединительной ткани парутеринного органа. Возникшие таким путем овальные парутеринные органы соединяются с маточной трубкой посредством узкой шейки. После поступления в полость органа яиц его сообщение с маткой прерывается, а фиброзная ткань распределяется вокруг яиц более равномерно. Зрелые яйца имеют только две оболочки: а) наружная овальная оболочка (скорлупа яйца) 0,022—0,027 мм в диаметре, б) оболочка онкосферы 0,018×0,012 мм. Длина эмбриональных крючьев (по Матевосян) 0,010 мм.

Литература: Боев, 1939; Бондарева, 1940, 1940а; Брандт, 1890; Буржанадзе, 1937, 1939; Верещагин, 1926; Гаибов, 1949; Гамцемлидзе, 1941; Гулецкая, 1940, 1940а; Джавадов, 1935; Добычин, 1940; Захаревич, 1937; Иваницкий, 1927, Исайчиков, 1927, 1927а; Кльосов, Гнатюк и Бекерман, 1941; Копырин, 1937; Копырин и Бурикова, 1940; Косминский, 1941; Маслов, 1940; Матевосян, 1938; Палимпсестов, 1929; 1937; Панова, 1927; Петров, Джавадов и Гаибов, 1936; Петров, Джавадов и Скарбилович, 1935, 1936, 1936а; Петров, Лосев и др., 1934; Петров и Шаховцева, 1926; Попов, 1938; Потемкина, 1941, 1944, 1948; Савина, 1942; Скрябин, 1926, 1927, 1929, 1931, 1933; Скрябин и Шульц, 1937; Шашкова, 1940; Baer, 1927; Balozet, 1922; Baylis, 1928; Bevan et Lawrence,

1930; Blanchard, 1891; Cameron, 1933; Cholodkowsky, 1894; 1895; Joyeux et Baer, 1936; Kates et Runkel, 1948; Kumar et Dual, 1934; Leiper, 1912; Meggitt, 1927; Mönnig, 1934; Neveu-Lemaire, 1936; Neumann, 1891, 1892; Rivolta, 1878; Roberts, 1934, 1936; Ross et Gordon, 1936; Southwell, 1930; Stiles, 1892, 1895, Stiles et Hassall, 1893.

2. *Thysaniezia cannochaeti* (Fuhrmann, 1943) n. comb.

Синоним: *Helictometra cannochaeti* Fuhrmann, 1943

Хозяин дефинитивный: *Cannochaetus taurinus*.

Место обнаружения: Ангола (Африка).

Вид характеризуется расположением семенников поральной группы во всю длину бокового поля членика.

Первоописания в нашем распоряжении не было.

СЕМЕЙСТВО *LINSTOWIIDAE* (MOLA, 1929) SPASSKY, 1949

Синоним: *Linstowidae* Mola, 1929

Перестройка системы линстовиид

В работах английских, американских и других зарубежных гельминтологов принята система Фурмана (1907), согласно которой цепни рассматриваемого семейства втиснуты в рамки сем. *Anoplocephalidae* на правах подсем. *Linstowiinae* Fuhrmann, 1907. Мола (Mola, 1929) выделил из состава сем. *Anoplocephalidae* Cholodkowsky два рода цепней — *Linstowia* Zschokke и *Zschokkeella* Ransom, и поместил в отдельное семейство, которому присвоил наименование «Linstowidae» Mola. Это название образовано неправильно. Мы предлагаем заменить его на *Linstowiidae*.

Ко времени опубликования работы Мола уже было описано не два, но целых семь родов, подлежащих включению в состав данного семейства. Далее родовое название *Zschokeella* Ransom является синонимом *Multicapsiferina* Fuhrmann. Таким образом, исследование Мола оказывается весьма поверхностным, поэтому его выводы совершенно не были восприняты современной систематикой, и сама работа придана забвению.

Пересматривая фурмановскую систему, мы увидели, что пути развития матки и половых протоков представителей подсем. *Anoplocephalinae* и подсем. *Linstowiinae* весьма различны. Это говорит об их значительной филогенетической разобщенности.

1. На очень ранних стадиях развития члеников, почти одновременно с появлением женских половых желез, матка представителей сем. *Anoplocephalidae* закладывается в виде сплошного клеточного тяжа различной формы. Структура клеток ранних зачатков матки и яичника почти одинакова. К моменту созревания яичника внутри клеточного тяжа путем раздвигания клеток образуется полость, куда поступают оплодотворенные яйца. «Матка» многих *Linstowiidae* (если таковая имеется) формируется в виде непостоянной формы расширения на конце маточного протока и появляется сравнительно поздно — к моменту созревания яичника.

2. Матка *Anoplocephalidae* представляет четко выраженный орган, обладающий хорошо оформленной собственной стенкой, который появляется задолго до созревания женских гонад и существует до момента отторжения зрелых члеников. «Матка» *Linstowiidae* — эфемерное образование, разрушающееся одновременно с яичником. Границы органа весьма нечетки, формы изменчивы. Существование собственной стенки матки для большинства видов линстовиид с достоверностью не установлено.

3. Развитие яйца у аноплоцефалид совершается с начала до конца в полости матки. У линстовиид яйцеклетки развиваются в толще паренхимы.

Матка здесь выполняет роль передаточного пункта или посредника между яичником и паренхимой. Таким образом, матка, как орган вынашивания яиц, в полном смысле слова, здесь отсутствует.

4. Женские проводящие пути типичных аноплоцефалид хорошо развиты, отделы вагины сложно дифференцированы, а семеприемник представляет четко оформленный орган, развивающийся до поступления спермы. У линстовиид семеприемник или полностью отсутствует, причем вместилищем спермы является яйцевод (многие *Oochoristica* и *Mathevotaenia*). или же представляет собой незначительное по размерам и непостоянное расширение проксимального конца вагины.

5. Семепровод типичных аноплоцефалид подразделяется на ряд отделов, среди которых выделяется наружный и внутренний семенные пузырьки. У линстовиид обособленные семенные пузырьки не образуются.

В связи с этим мы не можем стать на точку зрения тех авторов, которые полагают, что линстовииды возникли в результате дальнейшего развития и усложнения аноплоцефалид. Нам кажется более вероятным, что линстовииды представляют особую довольно примитивную группу цепней, образовавшую отдельную ветвь эволюционного древа.

В недавнее время (1948) мы описали семейство цепней — *Skrjabinochoridae*, которое отличается от прочих семейств отряда *Cyclophilladea* тем, что у его представителей весь путь развития — от оплодотворенной яйцеклетки до стадии онкосферы дочерние организмы совершают в непосредственном окружении медуллярной паренхимы материнского членика. Необходимость обособления сем. *Skrjabinochoridae* от сем. *Anoplocephalidae* диктовалась тем, что, согласно существовавшему тогда воззрению, у всех аноплоцефалид, в том числе и у линстовиин, яйца развиваются в полости матки, которая может принимать различные модификации. Этим и объясняется, почему зарубежные цестодологи школы Фурмана (Бэр, Жуайе и многие другие) всех цепней подотряда *Anoplocephalata* (в смысле Скрябина, 1940) втискивают в рамки одного семейства *Anoplocephalidae*.

В настоящей работе, подвергнув пересмотру систему Фурмана, во-первых, подтверждаем правильность воззрений акад. К. И. Скрябина в отношении необходимости выделения авителлинид (тизанозоматид) в особое семейство, о чем умалчивают зарубежные гельминтологи; во-вторых, приходим к убеждению о несовместимости *Linstowiinae* и *Anoplocephalinae* в пределах одного семейства *Anoplocephalidae* и необходимости выделения линстовиин в особое семейство *Linstowiidae*, у представителей которого эмбрионы развиваются не в матке, но в толще паренхимы, как это мы описали для *Skrjabinochoridae*. После предпринятых нами изменений диагноз сем. *Linstowiidae* во всех основных деталях совпадает с диагнозом сем. *Skrjabinochoridae* Spassky. На этом основании мы объединяем эти два семейства, принимая название *Linstowiidae*, и предлагаем для него следующий диагноз.

Диагноз сем. *Linstowiidae*. *Anoplocephaloidea*, сколекс которых снабжен четырьмя мышечными присосками. Хоботок с крючьями отсутствует на всех стадиях развития. Семенники довольно многочисленны. Обособленные яичник и желточник имеются. «Матка» изменчивых очертаний и существует кратковременно. С поступлением яиц ее стенка нарушается, и яйца распространяются в паренхиме, где и совершается развитие личинок. Вокруг яиц могут образовываться паренхиматозные капсулы. Лярвоцисты имеют ввернутый сколекс и развиваются в полости тела жесткокрылых (*Coleoptera*) и чешуекрылых насекомых (*Lepidoptera*).

Взрослые — в кишечнике наземных позвоночных: рептилий, птиц, млекопитающих.

Типичное подсемейство: *Linstowiinae*, Fuhrmann, 1907.

Представителей сем. *Linstowiidae* по признаку формирования паренхиматозных капсул мы разбиваем на два подсемейства:

1) *Linstowiinae* Fuhrmann, 1907;
2) *Inermicapsiferinae* Lopez-Neyra, 1943.

Определительная таблица подсемейств семейства *Linstowiidae*

1 (2). В зрелых члениках яйца по нескольку штук заключены в толстостенные паренхиматозные капсулы . . . . . подсем. *Inermicapsiferinae* Lopez-Neyra, 1943 . . . . . стр. 596

2 (1). В зрелых члениках яйца располагаются в паренхиме одиночно . . . . . подсем. *Linstowiinae* Fuhrmann, 1907 . . . . . стр. 487

ПОДСЕМЕЙСТВО I. *LINSTOWIINAE* FUHRMANN, 1907

Синонимы: *Linstowinae* (Fuhrm., 1907) Baer, 1927; *Mathevotaeniinae* Akhumian, 1946

Перестройка системы подсемейства *Linstowiinae*

В составе этой группы мы оставляем только те родовые единицы, у представителей которых зрелые яйца остаются до конца существования членика свободно лежать в толще паренхиматозной ткани.

Роды: *Inermicapsifer* Janicki, 1910 и *Thysanotaenia* Beddard, 1911, по наличию своеобразных паренхиматозных капсул входят в состав особого подсемейства (*Inermicapsiferinae*).

Диагноз подсем. *Linstowiinae*, как он принят в работах французских и английских авторов, выглядит следующим образом: «*Anoplocephalidae* различных размеров. Зрелые членики чаще вытянуты в продольном направлении. Половые поры двойные, неправильно чередуются или односторонни. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами или дорзально или вентрально от последних. Семенники в большинстве случаев многочисленны, но иногда их может быть менее десяти. Матка трубчатая, распадается на яйценосные капсулы, содержащие по одному яйцу, или на паренхиматозные капсулы, содержащие по нескольку яиц. Взрослые — у млекопитающих, птиц и рептилий.

Типичный род: *Linstowia* Zschokke, 1899» (Baer, 1927a, стр. 143).

Подобный диагноз не может быть принят.

1. Выражение — «*Anoplocephalidae* различных размеров» считаем необходимым заменить словом «Linstowiidae», в связи с переводом их в особое семейство. Указание о «различных размерах» не помогает и не препятствует диагностике, поэтому можно его не упоминать.

2. Положение половых отверстий, прохождение половых протоков и количество семенников, подобно замечанию о размерах, не содержит в себе каких-либо определенных указаний и написаны таким образом, что под все четыре признака сразу может подойти любой представитель отряда *Cyclophyllidea* с маргинальными половыми отверстиями. Желая устранить источник возможных недоразумений при определении цестод, мы исключаем эти признаки из диагноза подсем. *Linstowiinae*.

3. Указание о форме и развитии матки не соответствует реальному положению дел: а) у представителей подсем. *Linstowiinae* часто описывают и мешковидную и сетчатую матку, а не только трубчатую; б) ни у одного из видов родов *Inermicapsifer* и *Thysanotaenia* матка не распадается на паренхиматозные капсулы. Последние развиваются за счет самой медуллярной паренхимы.

4. В связи с тем, что очертания матки в пределах данного подсемейства весьма изменчивы, форму ее в диагнозе указывать не следует.

Далее, виды, у которых развиваются паренхиматозные капсулы, выделяем в особое подсемейство, поэтому соответствующие пункты исключаем из диагноза подсем. *Linstowiinae*.

В отличие от прочих аноплоцефалоидей, представители подсем. *Linstowiinae* характеризуются отсутствием семенных пузырьков. Это следует учитывать при определении цестод данной группы и необходимо отметить в диагнозе подсемейства, который мы формулируем следующим образом.

Диагноз подсемейства *Linstowiinae* (в переработанном виде).

Linstowiinae с плоской стробилой акраспедотного (у цестод рептилий) или краспедотного (у цестод теплокровных) типа. Семенники довольно многочисленны, в типичных случаях располагаются позади и по сторонам от яичника. Семенные пузырьки отсутствуют. Внутри и за пределами бурсы цирруса семепровод образует петли и извилины. Матка эфемерна, разрушается с поступлением яиц, которые более или менее равномерно распределяются в паренхиме членика. Паренхиматозные капсулы не образуются.

Взрослые — в кишечнике рептилий, птиц и млекопитающих.

Типичный род: *Linstowia* Zschokke, 1899.

Современные цестодологи в этом подсемействе насчитывали шесть родов гельминтов.

1. *Linstowia* Zschokke, 1899.
2. *Inermicapsifer* Janicki, 1810.
3. *Multicapsiferina* Fuhrmann, 1921.
4. *Oochoristica Lühe*, 1898.
5. *Pancerina* Fuhrmann, 1899.
6. *Thysanotaenia* Beddard, 1911.

Два из них — *Inermicapsifer* и *Thysanotaenia* мы выводим из состава подсем. *Linstowiinae*, но включаем девять новых родов и подродов.

1. *Atriotaenia* (*Atriotaenia*) Sandground, 1926, subg. nov.
2. *Atriotaenia* (*Ershovia*) subgen. nov.
3. *Cycloskrjabinia*, gen. nov.
4. *Linstowia* (*Opossumia*) subgen. nov.
5. *Oschmarenia* (*Oschmarenia*) gen. et subgen. nov.
6. *Oschmarenia* (*Inversia*) subgen. nov.
7. *Oschmarenia* (*Morosovella*) subgen. nov.
8. *Semenoviella*, gen. nov.
9. *Sobolevina*, gen. nov.

Род *Atriotaenia* Sandground, 1926, списанный Бэром в синонимы рода *Oochoristica* Lühe, 1898, считаем необходимым восстановить. В качестве типичного вида принимаем *A. sandgroundi* (Baer, 1935), n. comb. (синонимы: *Atriotaenia parva* Sandground, 1926, *Oochoristica sandgroundi* Baer, 1935). Род *Diochetos* Harwood 1932, мы оставляем в списке синонимов рода *Oochoristica*, Lühe, 1898.

Следовательно, в нашем представлении подсем. *Linstowiinae* включает уже десять родов и три подрода цестод рептилий, птиц и млекопитающих.

Определительная таблица родов и подродов подсемейства *Linstowiinae*

1 (2). Половой аппарат парный. . . . . род *Pancerina* Fuhrmann, 1899 . . . . . стр. 591
2 (1). Половой аппарат непарный.
3 (12). Половые отверстия односторонни.
4 (5). Женские половые железы располагаются кнаружи от вентрального экскреторного сосуда в поральной половине стробилы . . . . . род *Multicapsiferina* Fuhrmann, 1922 . . . . . стр. 533
5 (4). Женские гонады лежат в среднем поле членика (кнутри от вентрального выделительного сосуда).
6 (7). Семенники окружают женские половые железы со всех четырех сторон. Женские гонады лежат порально от средней линии, кнутри от боковых экскреторных сосудов . . . . . род *Sobolevina* n. gen.. . . . . стр. 594
7 (6). Семенники находятся позади или по бокам от женских половых желез, расположенных приблизительно по средней линии стробилы.
8 (9). Семенники располагаются в две обособленные группы у задних углов среднего поля. Яичник крупный мешковидный. Паразиты сумчатых Старого Света . . род *Oschmarenia* gen. nov. . . . . стр. 582 подрод *Oschmarenia* subgen. nov. . . . . стр. 583
9 (8). Семенники занимают одно сплошное поле позади и по сторонам от женских гонад. Яичник дольчатый.
10 (11). Положение экскреторных сосудов нормальное, т. е. более узкие дорзальные сосуды лежат на той же стороне, где и семенники. Яйцевод одинарный. У хищных млекопитающих Старого и Нового Света . . . . . подрод *Morosovella* . .subgen. nov. . . . . стр. 587
11 (10). Положение экскреторных сосудов обращенное. Яйцевод парный. У хищных млекопитающих Северной Америки . . . . . подрод *Inversia*, subgen. nov. . . . . стр. 584
12 (3). Половые отверстия чередуются.
13 (16). Семенники располагаются впереди и позади женских половых желез.
14 (15). Бурса цирруса длинная. Глубоко вдается в среднее поле членика; обособленный сфинктер вагины имеется . . . . . род *Semenoviella* gen. nov. . . . . стр. 593
15 (14). Бурса цирруса сферическая. Обособленный сфинктер вагины отсутствует род *Cycloskrjabinia*, gen. nov. стр. 505
16 (13). Семенники располагаются позади (или позади и по бокам) от женских половых желез.
17 (18). Членики акраспедотного типа — без паруса. Паразиты рептилий . . . . . род *Oochoristica* Lühe, 1898. . . . . стр. 535
18 (17). Членики краспедотного типа. Паразиты млекопитающих.
19 (22). Половые протоки проходят вентрально от экскреторных сосудов и нерва. Паразиты однопроходных и сумчатых . . . . . род *Linstowia* Zschokke, 1899 (см. пункт 20) . . . . . стр. 490
20 (21). Бурса цирруса очень длинная, пересекает поральные экскреторные сосуды, может достигать средней линии. У австралийских однопроходных и сумчатых подрод *Linstowia* (Zschokke, 1899) Baer, 1927 . . . . . стр. 491
21 (20). Бурса цирруса сравнительно маленькая, не пересекает экскреторных сосудов. У сумчатых Южной Америки . . . . . подрод *Paralinstowia* Baer, 1927 . . . . . стр. 495
22 (19). Половые протоки проходят дорзально или между экскреторными сосудами. . . . . .
23 (24). Семеприемник отсутствует. Паразиты млекопитающих различных отрядов. род *Mathevotaenia* Akhumian, 1946. . . . . стр. 507
24 (23). В проксимальной части вагины развивается отчетливо выраженный семеприемник.
25 (26). Половые отверстия располагаются на дне клоаки. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. Паразиты сумчатых Южной Америки . . . . . подрод *Linstowia* (*Opossumia*) subgen. nov. . . . . стр. 498
26 (25). Половые отверстия находятся на задней стенке клоаки. Паразиты хищных млекопитающих семейств *Mustelidae* и *Procyonidae* . . . . . род *Atriotaenia* Sandground, 1926 . . . . . стр. 499
27 (28). Половая клоака превращена в огромный присоскообразный мышечный орган, превосходящий по объему бурсу цирруса в несколько раз. Половые протоки

следуют дорзально от выделительного сосуда, но вентрально от нерва. Паразиты носухи Южной Америки . . . . . подрод *Atriotaenia* (Sandground, 1926) subgen. nov. . . . . .стр. 500

28 (27). Половая клоака уступает в размерах бурсе цирруса. Половые протоки проходят дорзально от главного бокового нерва, дорзально или между выделительными сосудами. Паразиты хищных млекопитающих Европы и Северной Америки . . . . . подрод *Ershovia* subgen. nov. . . . . .стр. 502

Род I. *Linstowia* Zschokke, 1899

Историческая справка. Род *Linstowia* установлен Чокке (Zschokke) в 1899 г. для двух видов цепней однопроходных и сумчатых Австралии: *Taenia echidnae* Thompson, 1893 и *T. semoni* Zschokke, 1896.

В 1904 г. было описано еще два вида — от сумчатых Южной Америки— *L. jheringi* Zschokke, 1904, и *L. braziliensis* Janicki, 1904, которые оказались синонимами.

Некоторые исследователи относили к этому роду также многие другие виды цестод млекопитающих и рептилий, у которых после разрушения матки яйца располагаются в паренхиме одиночно.

Бэр, 1924, произвел ревизию рода *Linstowia* и оставил в его составе лишь два австралийских вида цестод однопроходных и сумчатых, переведя остальные в род *Oochoristica* Lühe, 1898. Однако в 1927 г. он частично изменил свое решение и восстановил *L. jheringi* в составе рода *Linstowia* Zschokke, 1899. Сходным образом Меггит (1927) вначале отнес всех представителей рода *Linstowia* к роду *Oochoristica*, но вскоре (в том же 1927 г.) убедился в необходимости оставить три поименованные выше вида линстовиин однопроходных и сумчатых в пределах рода *Linstowia*, опираясь на различие в способе пересечения половых протоков с экскреторными сосудами. Бэр в 1927 г. подразделил род *Linstowia* на два подрода, отнеся цестод *Marsupialia* Южной Америки к подроду *Paralinstowia* Baer, 1927.

До настоящего времени к роду *Linstowia* причисляли цестод однопроходных и сумчатых, характеризующихся прохождением половых протоков вентрально от сосудов выделительной системы. Мы добавляем к этому роду линстовиин южноамериканских сумчатых, обладающих, как и типичные линстовии, развитым семеприемником, но отличающихся прохождением половых протоков между экскреторными сосудами, и создаем для них особый подрод *Opossumia*, subgen. nov. В итоге, род *Linstowia* включает три подрода: *Linstowia*, *Paralinstowia* и *Opossumia*.

Изменение состава приводит к необходимости изменить и диагноз рода *Linstowia*.

Диагноз. *Linstowiinae* мелких или средних размеров. Членики многочисленные, краспедотного типа, вытянуты в поперечном направлении. Продольная мускулатура образует два четко разграниченных концентрических слоя. Экскреторная система представлена двумя дорзальными и двумя вентральными продольными стволами. Последние соединены поперечными анастомозами в задней части каждого членика.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят вентрально или между экскреторными сосудами. Многочисленные семенники располагаются непрерывным слоем, не выходя за границы среднего поля сегмента. Семепровод образует многочисленные извилины; развитые семенные пузырьки отсутствуют. Вагина образует веретеновидный семеприемник. Женские половые железы располагаются возле средней линии. Матка закладывается вентрально от половых желез и быстро разрушается. Яйца располагаются по одному в паренхиме, где и совершается развитие личинки — онкосферы.

В ленточной стадии паразитируют в кишечнике однопроходных и сумчатых млекопитающих.

Типичный подрод: *Linstowia* (*Linstowia*) Baer, 1927

Подрод 1. *Linstowia* (Zschokke, 1899) Baer, 1927

Диагноз. Половые протоки следуют под экскреторными каналами. Бурса цирруса очень длинная, пересекает поральные экскреторные сосуды и доходит своим дном почти до средней линии стробилы. Взрослые у однопроходных и сумчатых Австралии и Тасмании.

Типичный вид: *L.* (*L.*) *echidnae* (Thompson, 1893) Zschokke, 1899.

Вторым видом типичного подрода Бэр, 1927, называет *Linstowia* (*Linstowia*) *semoni* (Zschokke, 1896). К списку видов мы добавляем один новый— *Linstowia* (*L.*) *tasmanica*, sp. n., который был обнаружен Керром (Kerr, 1935) и отождествлен с *L.* (*L.*) *echidnae* (Thompson, 1893).

Определительная таблица видов подрода *Linstowia*

1 (2). Семенников около 40. Бурса цирруса 0,57 мм длины и 0,08 мм толщины. Вагина на некотором расстоянии от вульвы имеет мышечный сфинктер. У сумчатых Австралии . . . . . *Linstowia* (*Linstowia*) *semoni* (Zschokke, 1896) Zschokke, 1899 . . . . стр. 494

2 (1). Семенников 100—120. Сочетание признаков иное.

3 (4). Желточник сильно вытянут в апоральном направлении и лежит преимущественно апорально от яичника, залегающего в поральной половине среднего поля. Бурса цирруса 1,2 мм длины. У однопроходных о. Тасмания . . . . . *Linstowia* (*Linstowia*) *tasmanica* sp. nov. . . . . стр. 492

4 (3). Женские половые железы располагаются по средней линии тела, причем желточник залегает позади яичника. Бурса цирруса 0,6—1,0 мм длины. У однопроходных и сумчатых Австралии . . . . . *Linstowia* (*Linstowia*) *echidnae* (Thompson, 1893) Zschokke, 1899 . . . стр. 491

1. *Linstowia* (*Linstowia*) *echidnae* (Thompson, 1893) Zschokke, 1899

(рис. 222)

Синоним: *Taenia echidnae* Thompson, 1893

Хозяева: однопроходные и сумчатые — *Tachyglossus aculeata* (Shaw.), *Perameles obesula* (Shaw.).

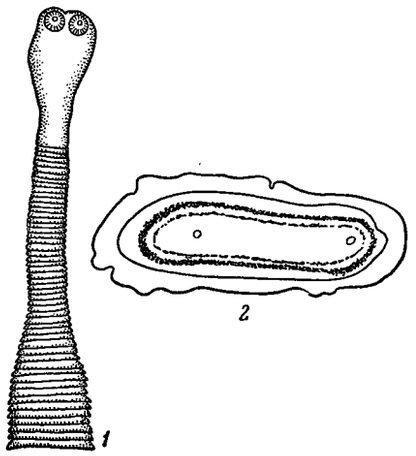
Географическое распространение: Австралия.

Историческая справка. Вид впервые описан Томпсоном как *Taenia echidnae* Thompson, 1893.

Чокке (1899) принял его в качестве типа нового рода — *Linstowia* и пополнил описание вида на основании изучения молодых экземпляров. Мэплстоун и Саутвел (Maplestone et Southwell, 1923) обработали значительную коллекцию неполовозрелых экземпляров от австралийской ехидны, но ограничились описанием преимущественно внешнеморфологических признаков. Наиболее полное описание *Linstowia echidnae* предлагает Бэр, 1927а, а также Керр (Kerr, 1935), изучивший материал от *Echidna setosa* Тасмании. Однако экземпляры Керр отличаются от австралийских представителей этого вида по целому ряду довольно существенных признаков, как-то: необычайно вытянутым в апоральном направлении желточником, более крупной бурсой цирруса, большим числом семенников, расположенных в несколько слоев, и обитанием на острове Тасмания, который изолирован от австралийского континента широким Бассовым проливом и обладает своеобразной фауной.

На этом основании тасманскую форму мы выделяем в особый вид — *Linstowia tasmanica*, sp. nov.

Описание (по литературным данным). Длина тела около 60 мм, максимальная ширина 3 мм. Сколекс снабжен четырьмя присосками, сидящими на выступах, разделенных глубокими бороздками. По данным Мэплстоуна и Саутвел, 1923, присоски располагаются на поверхности сколекса. Наибольшая ширина сколекса 0,58—1,0 мм. Членики стробилы многочисленны, краспедотного типа. Задний их край слегка нависает над передним концом позади лежащего членика. Они вытянуты в поперечном направлении (отношение длины к ширине — 1 : 3). Молодые сегменты почти прямоугольные, с возрастом становятся трапециевидными. Так, у членика 0,45 мм длины ширина у заднего края составляет 1,6 мм, у переднего — 1,33 мм.



222. Linstowia echidnae (Thompson, 1893)

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — поперечный разрез передней части тела (по Мепластоуну и Саутвелу, 1923)

Мускулатура паренхимы хорошо развита. Продольные волокна образуют два концентрические слоя, полностью окружающие медуллярную паренхиму, причем пучки внутреннего слоя крупнее пучков наружного. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура также хорошо развита. Дорзальный экскреторный сосуд уже вентрального и располагается кнаружи от последнего. Вентральные сосуды в задней части каждого сегмента соединены поперечным анастомозом. Половые отверстия неправильно чередуются, половые протоки проходят вентрально от экскреторных сосудов и нерва. Половые поры располагаются маргинально, в передней трети края членика. Они чередуются таким образом, что за 3—4 отверстиями на одной стороне стробилы следует приблизительно такое же количество на другой.

Около сотни мелких семенников располагаются в дорзальной части медуллярной паренхимы во всю ширину среднего поля. Семепровод образует многочисленные извилины. Объемистая бурса цирруса 0,6—1,0 мм длины, почти достигает средней линии стробилы. Внутренний семенной пузырек отсутствует. Вагина открывается в хорошо оформленную клоаку позади бурсы цирруса и образует веретеновидный семеприемник. Женские половые железы располагаются в середине задней половины членика. Поперечно вытянутый желточник лежит позади вееровидного яичника. Матка мешковидная, быстро распадается, и отдельные яйца распространяются по всей медуллярной паренхиме.

Литература: Baer, 1927; Maplestone et Southwell, 1923; Thompson, 1893; Zschokke, 1899, 1899a.

2. *Linstowia (Linstowia) tasmanica* sp. nov.

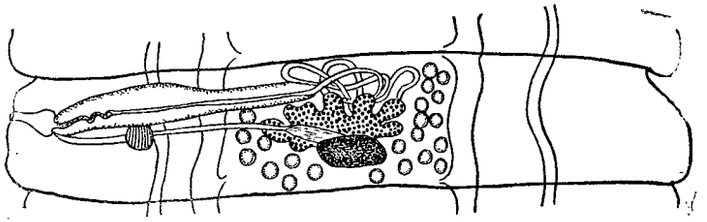
(рис. 224)

Синонимы: *Linstowia echidnae* (Thompson, 1893) Kerr, 1935, not L. *echidnae* (Thompson, 1893) Zschokke, 1899

Хозяева: однопроходные Тасмании — *Tachyglossus setosa* Geoff.

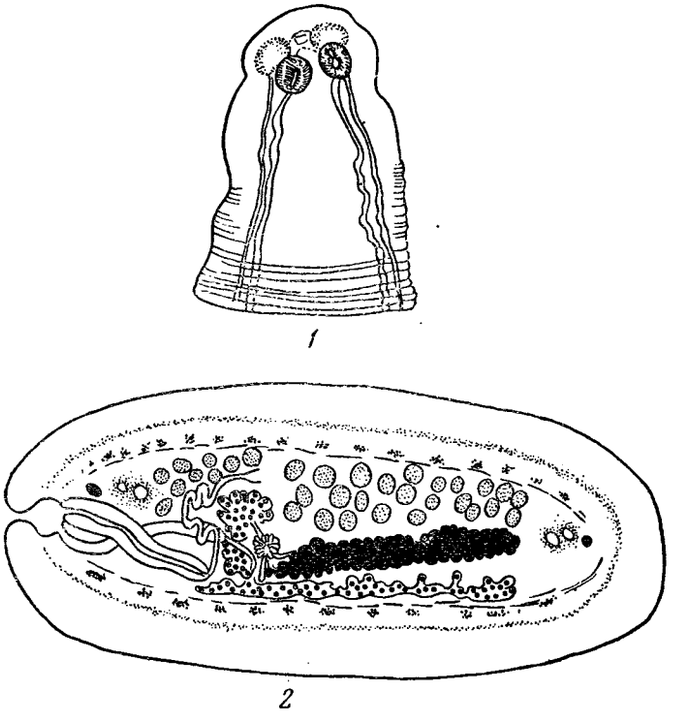
Место обнаружения: остров Тасмания.

Описание (по Керру, 1935, стр. 157—160, 3 рис.). Длина тела 30—40 мм, максимальная ширина —4—6 мм, толщина около 2 мм. Диаметр сколекса около 1 мм, присосок около 0,230 мм. Стробила состоит из 200—300 очень широких члеников, длина которых составляет всего 0,143 мм.



223. Linstowia (L.) semoni (Zschokke, 1896)

Гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

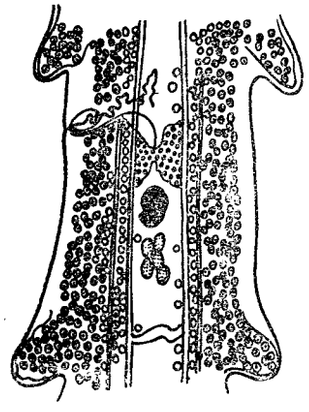


224. Linstowia (L.) tasmanica sp. nov.

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — поперечный разрез гермафродитного членика (по Керру, 1935)

Присоски не располагаются на выростах сколекса, но полностью погружены в ткань последнего. Паренхимная мускулатура стробилы хорошо развита. Внутренний продольный слой сильнее наружного и состоит из тонких пучков мышечных волокон. Экскреторные сосуды кпереди от присосок соединяются посредством кольцевого анастомоза. Ширина экскреторных сосудов в члениках с развитыми половыми железами составляет 0,06—0,03 мм.

В каждом членике формируется около 120 семенников, расположенных непрерывным пластом, доходящим в стороны до вентральных экскреторных сосудов. Семенники овальной формы, 0,090 × 0,065 мм. Семепровод сильно извивается. Он начинается дорзально от яичника. Петли семепровода вытянуты в дорзо-вентральном направлении. В молодых сегментах, в области впадения семевыносящих канальцев в семепровод, образуется небольшое расширение, исчезающее с возрастом. Циррус покрыт мелкими щетинками. Бурса цирруса около 1,2 мм длины. Она снабжена сильным мускулом-ретрактором. Циррус способен высовываться на расстояние до 1 мм. Половая клоака открывается в средней трети края членика. Половые отверстия, неправильно чередуясь, распределяются небольшими сериями.



225. Linstowia (O.) bivitata (Janicki, 1904) n. comb.

Гермафродитный членик (по Яницкому, 1906)

Резко лопастный яичник лежит в поральной половине проглоттид. Вентрально от него располагается очень сильно вытянутый в поперечном направлении желточник. Последний далеко заходит в апоральную сторону, дальше, чем яичник. Вагина открывается в половую клоаку вентрально и позади от бурсы. Следуя кнутри и дорзально, она пересекает сзади бурсу цирруса и расширяется, образуя веретеновидный семеприемник.

Матка лежит вентрально от половых желез в форме поперечной трубки неправильных очертаний. При заполнении яйцами она отдает во все стороны серии полых выростов и карманов. Карманы первоначально содержат по нескольку яиц, но вскоре разрушаются. Отдельно лежащие яйца распространяются по всей паренхиме, доходя до наружного слоя продольной мускулатуры.

Керр пишет, что матка распадается на яйцевые капсулы, содержащие по 1 яйцу. Диаметр капсул 0,020×0,012 мм, размеры зародышей 0,016 × 0,008 мм. По всей вероятности, то, что Керр принимает за яйцевые капсулы, возникшие за счет стенки распавшейся матки, является всего-навсего наружной оболочкой яйца, о которой этот автор не упоминает.

Литература: Kerr, 1935.

3. *Linstowia* (*Linstowia*) *semoni* (Zschokke, 1896) Zschokke, 1899

(рис. 223)

Синонимы: *Taenia semoni* Zschokke, 1896; *Linstowia semoni* var. *acanthocirrus* Nybelin, 1917

Хозяева: австралийские сумчатые — *Perameles obesula* Shaw, *P. nasuta* Geoff.

Географическое распространение: Австралия.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 145—146). Длина 100—120 мм; максимальная ширина 2,5 мм. Сколекс 0,7—0,9 мм в диаметре, несет четыре округлые присоски, разделенные глубокими бороздками. Мускулатура и экскреторная система как у *L. echidnae*.

Около 40 семенников занимают всю дорзальную часть мозговой паренхимы и в своем распространении ограничены экскреторными сосудами. Половые отверстия неправильно чередуются, проявляя тенденцию располагаться унилатерально. Они открываются в передней половине бокового края членика. Половые протоки пролегают вентрально от экскреторных

сосудов и нерва. Бурса цирруса 0,57 мм длины и 0,08 мм толщины. Семепровод вне бурсы очень сильно извивается. Семенные пузырьки отсутствуют. Циррус вооружен шипиками. Вагина открывается позади и дорзально от бурсы цирруса. Она образует маленький веретеновидный семеприемник. На некотором расстоянии от клоаки вагина имеет сильный сфинктер. Женские половые железы располагаются по средней линии. Яичник резко лопастный; желточник компактный. Яйца распространяются за пределы среднего поля. Они имеют 0,034 мм в диаметре, зародыш — 0,019 мм.

Литература: Baer, 1927a; Nybelin, 1917; Zschokke, 1898, 1899.

Подрод 2. *Paralinstowia* Baer, 1927

Диагноз (по Бэру, 1927а, стр. 144 в измененном виде). Половые протоки следуют под экскреторными сосудами. Бурса цирруса небольших размеров, редко достигает линии прохождения главного латерального нерва.

Взрослые — у сумчатых Южной Америки.

Типичный вид: *Linstowia* (*Paralinstowia*) *jheringi* Zschokke, 1904.

1. *Linstowia* (*Paralinstowia*) *jheringi* Zschokke, 1904

(рис. 226, 227, 228)

Синонимы *Linstowia brasiliensis* Janicki, 1904, 1906; *Oochoristica jheringi* (Zschokke, 1904) Baer, 1924; *Oochoristica brasiliensis* (Janicki, 1904), Baer, 1924

В числе синонимов этого вида Бэр (1927а) помещает также *Oochoristica marmosae* Beddard, 1914, которую мы считаем самостоятельным видом.

Хозяева: американские сумчатые — *Didelphys tristriata*, *Marmosa elegans* Waterh., *Metachirus opossum* Seba, *Methachirops quica* Temm., *Peramys americana* Müller.

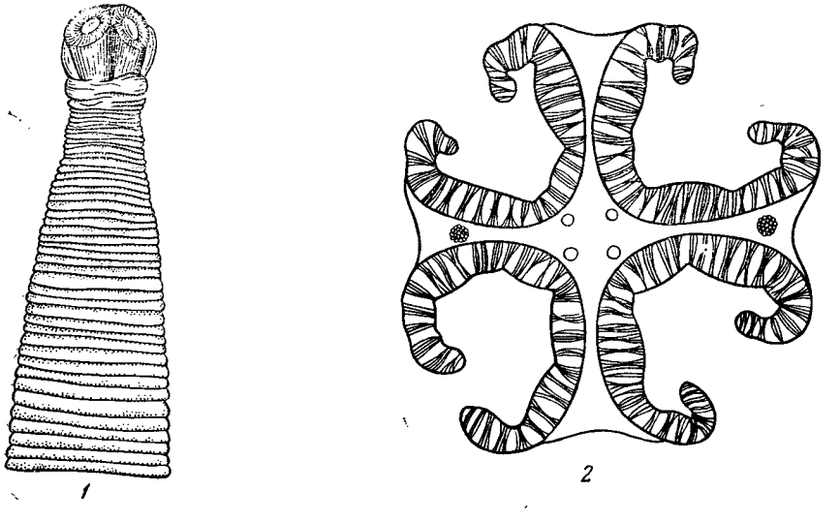
Географическое распространение: Бразилия.

Историческая справка. *Linstowia jheringi* описана впервые Чокке (*Zschokke*, 1904) в качестве паразита кишечника южноамериканских сумчатых. В том же году Яницкий (Janicki, 1904, 1905) описал второй вид от сумчатых той же зоогеографической области — *Linstowia brasiliensis*, которую Бэр (1927а) перевел в синонимы *Linstowia jheringi* Zschokke, 1904.

В 1924 г. Бэр переместил *L. jheringi* и *L. brasiliensis* в род *Oochoristica*, но в 1927 г. вновь восстановил их первоначальное систематическое положение; при этом вид *L. jheringi* был избран типом подрода *Paralinstowia* Baer, 1927.

Описание (по Чокке, 1904, стр. 52—57 и Janicki, 1906, стр. 507—512). Длина тела 28—30 мм, наибольшая ширина 3—5 мм. Стробила состоит из 90—200 члеников, сильно вытянутых поперечно. Сколекс 1,0 мм толщины и 1,27 мм ширины, несет четыре сильные присоски, которые обычно располагаются на утолщениях сколекса, разделенных продольными бороздками. Присоски могут глубоко погружаться в ткань сколекса и в глубине его почти соприкасаются друг с другом. Шейка отсутствует. Продольная паренхимная мускулатура образует два концентрических слоя. Внутренний слой представлен 70—85 крупными (по 15—20 волокон), сплющенными с боков пучками. В молодых члениках последние тесно примыкают друг к другу и расходятся по мере расширения стробилы. Пучки наружного слоя включают по 5—10 волокон. Поперечные и дорзо-вентральные волокна представлены обильно.

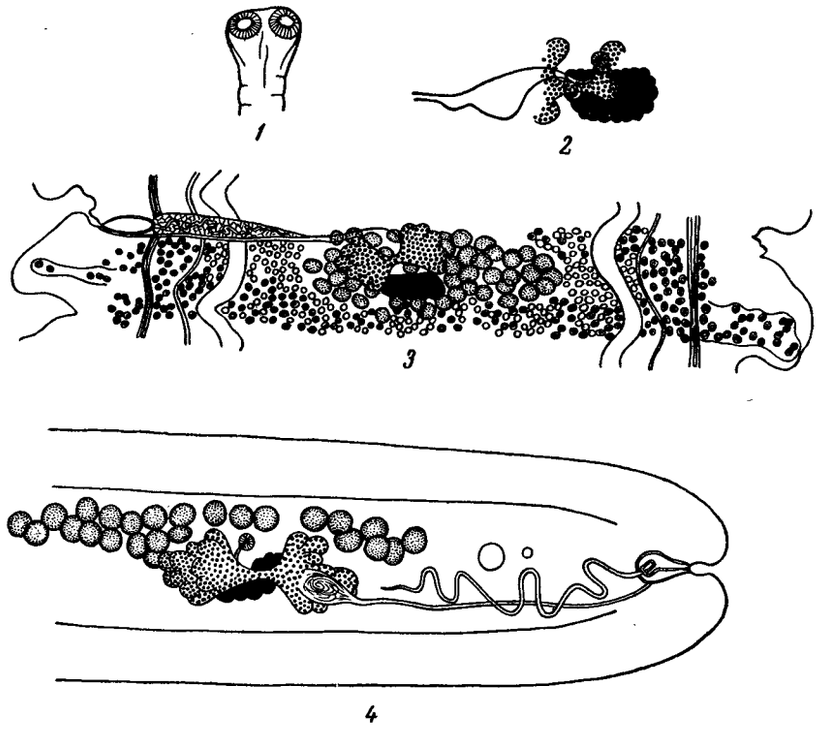
Дорзальный экскреторный сосуд ложится в начале стробилы дорзально, а позднее — кнаружи от вентрального. В середине длины сколекса все четыре ствола, имеющие здесь одинаковый диаметр, соединяются кольцевым сосудом, от которого кнаружи между присосками могут отходить периферические ветви. У вершины сколекса каждый дорзальный сосуд переходит в соответствующий вентральный посредством петли, расположенной в сагиттальной плоскости. В стробиле ширина сосудов достигает 0,057 мм и 0,027 мм. Продольные стволы имеют поперечные анастомозирующие канальцы.



226. Linstowia (P) jheringi Zschokke, 1904

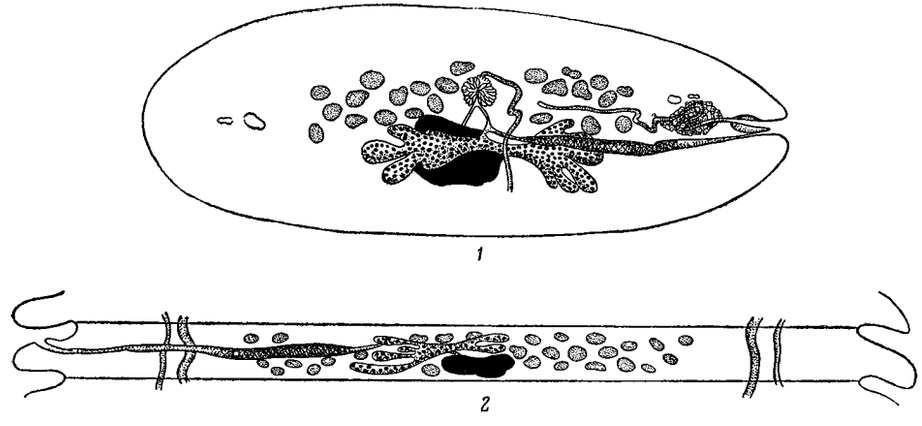
1 — передний участок тела со сколексом; *2* — поперечный разрез сколекса (по Чокке, 1904)

Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются в передней части края членика на дне половой клоаки, причем в подавляющей массе члеников они приурочены к одной стороне стробилы. Половые протоки пролегают вентрально от экскреторных сосудов и нерва. Женские и мужские половые железы закладываются рано и почти одновременно, однако отмечена слабо выраженная протероандрия. Около 40—50 семенников располагаются в 2—3 слоя в дорзальной части мозговой паренхимы почти во всю ширину среднего поля членика. Основная масса — около $^2/_3$ их общего количества, залегает апорально от женских половых желез. Часть семенников находится дорзально от яичника, а также впереди от женских половых желез и вагины. Семевыносящие канальцы сходятся в середине членика, образуя семепровод, который слегка изгибающейся трубкой следует кнаружи, по направлению к бурсе цирруса. В области пересечения с экскреторными стволами семепровод образует серию многочисленных извилин, окруженных простатическими клетками и наполненных спермой. Простатические клетки сливаются в сплошную продолговатую массу, четко отграниченную от окружающей паренхимы. Внутри бурсы семепровод также извивается и переходит в циррус, усаженный шипиками. Бурса цирруса 0,176 мм длины, грушевидной формы, редко доходит внутренним концом до линии латерального нерва. Женские половые железы лежат по средней линии и незначительно сдвинуты порально.



227. Linstowia (P.) jheringi Zschokke, 1904

1 — сколекс; *2* — схема расположения женских половых протоков; *3* — гермафродитный членик с распространившимися в паренхиме более зрелыми (по периферии) и менее зрелыми (ближе к центру) яйцеклетками; *4* — поперечный разрез поральной части гермафродитного членика (по Яницкому, 1906)



228. Linstowia (P.) jheringi Zschokke, 1904

1 — поперечный разрез гермафродитного членика; *2* — гермафродитный членик, (по Чокке, 1904)

Двукрылый лопастный яичник занимает $^1/_6$—$^1/_7$ ширины членика, и от мостика, соединяющего оба его крыла, впереди и дорзально отходит яйцевод. Позади апорального крыла яичника располагается объемистый, с бугристой поверхностью желточник, диаметр которого равен половине ширины яичника. От желточника в дорзальном направлении отходит проток, сливающийся внутри тельца Мелиса с протоком оплодотворения. Тельце Мелиса состоит из грушевидных клеток и располагается дорзально от желточника. Длинный маточный проток впереди мостика яичника загибается кпереди и вентрально. У вентральной границы медуллярной паренхимы он переходит в кратковременно существующую матку. Вульва лежит позади отверстия бурсы цирруса, смещаясь вентрально или дорзально. Дистальный участок вагины — $^1/_3$ или $^1/_4$ ее длины — имеет мускулистую стенку и усажен изнутри тонкими шипиками или ресничками. Внутренний отрезок вагины образует веретеновидный семеприемник и переходит в узкий канал, сливающийся с яйцеводом до впадения последнего в тельце Мелиса. С разрушением стенок матки развивающиеся яйца распределяются в паренхиме, причем в периферических зонах мозгового слоя зародыши пребывают на более поздних стадиях развития, чем в центральной. Характерно, что половые железы функционируют долгое время после того, как первые яйцеклетки поступят в паренхиму. Следовательно, яйцеклетки в яичнике развиваются не одновременно, а в определенной последовательности.

Развитие зародышей почти целиком протекает в толще паренхимы. Развитые овальные онкосферы одеты тремя оболочками, из которых наружная толстая, а внутренние тонкие. Размер яйца 0,023 мм. В латеральных участках стробилы они могут заходить в область кортикальной паренхимы.

Литература: Baer, 1927; Janicki, 1904, 1906; Zschokke, 1904.

Подрод 3. *Opossumia* subgen. nov.

Диагноз: *Linstowia* мелких или средних размеров. Половые протоки пролегают между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. В имагинальной стадии паразитируют у сумчатых млекопитающих. Типичный вид: *Linstowia* (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904)

Синоним: *Oochoristica bivittata* Janicki, 1904

Вполне возможно, что к подроду *Opossumia* будут впоследствии причислены еще некоторые виды линстовиин млекопитающих, у которых будет доказано наличие семеприемника.

1. *Linstowia* (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904).

(рис. 225)

Синоним: *Oochoristica bivittata* Janicki, 1904

Хозяева: американские сумчатые — *Caluromys laniger*, *C. philander* L., *Didelphys aurita* Wied., *D. marsupialis* L., *D. paraguayensis* Oken, *Marmosa elegans* Waterh. *M. murina* L., *Metachirus medicaudatus myosurus* Temm., *Metachirus opossum* Seba.

Географическое распространение: Южная Америка, Панама.

Эта цестода является довольно обычным обитателем кишечника сумчатых Южной Америки.

Историческая справка. Этот своеобразный цепень, отличающийся весьма ограниченным числом семенников, был первоначально описан Яницким (1904), и отнесен к роду *Oochoristica*. Мы сближаем его с *L.* (*Paralinstowia*) *jheringi* и помещаем в род *Linstowia* на правах типичного вида особого подрода *Opossumia*, subgen. nov., которую мы называем по названию хозяина (опоссумы).

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 167—168, и Яницкому, 1906, стр. 515—516). Длина тела 55 мм, ширина 0,9 мм. Диаметр сколекса 0,4 мм. Присоски 0,15 мм. Шейка 0,51 мм длины. Бэр (1927а) наблюдал довольно значительное количество вполне развитых экземпляров этого вида, длина которых не превышала 10 мм, и описал как forma minor. Членики краспедотного типа, с резко выступающим задним краем. Гермафродитные, почти квадратны, 0,7 мм длины и 0,62 мм ширины у переднего и 0,90 мм у заднего края.

Половые отверстия располагаются в передней трети края члеников. Половые протоки пролегают между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. В каждом членике имеется не более 5—8 семенников, расположенных позади женских половых желез. Бурса цирруса маленькая, около 0,09 мм длины. Перед вхождением в полость бурсы семепровод образует многочисленные извилины. Женские половые железы находятся в передней половине членика. Двукрылый лопастный яичник довольно компактного строения располагается впереди желточника. Вагина образует крупный веретеновидный семеприемник. Вульва открывается позади сумки цирруса. Яйца 0,021 мм в диаметре распространяются за границы среднего поля, до латеральных краев членика.

Литература: Baer, 1927a; Foster, 1939; Janicki, 1904, 1906.

Род II. *Atriotaenia* Sandground, 1926

Ревизия рода *Atriotaenia*

Род *Atriotaenia* установил Сэндграунд (1926) для одного вида цестод южноамериканских хищников семейства енотовых (*Procyonidae*). Бэр (1935) перевел этот род в синонимы рода *Oochoristica* Lühe, 1898, который по нашей системе объединяет линстовиин холоднокровных (*Reptilia*). Все иностранные авторы продолжают придерживаться точки зрения Бэра, а между тем, типичный вид рода *Atriotaenia* — *A. sandgroundi* (Baer, 1935) n. comb. (синонимы: *Oochoristica sandgroundi*, Baer, 1935; *Atriotaenia parva* Sandground, 1926), существенно отличается от других представителей подсемейства линстовиин необычайно мощно развитой половой клоакой, превращенной в объемистый присоскообразный мышечный орган, а также прохождением половых протоков дорзально от единственного порального экскреторного сосуда и вентрально от нерва. Эти особенности *A. sandgroundi* мы считаем важными для систематики и восстанавливаем род *Atriotaenia* Sandground, 1926.

Подавляющее большинство видов линстовиин млекопитающих, относимых другими авторами к роду *Oochoristica*, мы переводим в род *Mathevotaenia*, однако некоторые из них резко отличаются от *Mathevotaenia symmetrica* (типичный вид этого рода) наличием семеприемника и, в связи с этим, не могут быть отнесены ни к числу матевотений, ни к числу оохористик, у которых семеприемник отсутствует. Мы имеем в виду, прежде всего, *Oochoristica incisa* Railliet, 1899, *Oochoristica procyonis* Chandler,

1942), *Oochoristica bivittata* Janicki, 1904. Первые два вида представляют паразитов хищных млекопитающих: *O. incisa* обитает у барсуков Палеарктики, *O. procyonis* — у енотов Неоарктики. Третий вид *O. bivittata* объединяет паразитов сумчатых Неотропической области. Оба вида линстовиид хищных обладают сходством с *Atriotaenia sandgroundi* в расположении половых органов и в строении клоаки, которая у *O. incisa* и *O. procyonis* не столь мощно развита, но половые протоки у них открываются в области задней стенки клоаки, а не в области дна последней, как у *Linstowia* или *Mathevotaenia*. Характерно, что все эти три вида (*A. sandgroundi*, *O. incisa* и *O. procyonis*) паразитируют у плацентарных хищников, принадлежащих к двум близким семействам,— куниц и енотов, но обитают на трех различных материках (Южная Америка, Европа и Северная Америка).

Филогенетическая близость этих трех видов нам кажется несомненной, однако все они отличаются друг от друга по характеру прохождения половых протоков: у *A. sandgroundi* они следуют дорзально от главного бокового сосуда и вентрально от нерва, у *O. incisa* половые протоки проходят между экскреторными каналами и дорзально от нерва, а у *O. procyonis* половые протоки располагаются дорзально и от сосудов и от нерва.

Помещая эти виды цепней в род *Atriotaenia*, мы распределяем их на два подрода:

1) подрод *Atriotaenia* Sandground, 1926;
2) подрод *Ershovia*, subgen. nov.

К типичному подроду (подрод *Atriotaenia*) причисляем цестод неоарктических енотовых хищников — *A. sandgroundi* с непомерно развитой половой клоакой и положением половых протоков дорзально от сосуда, но вентрально от нерва. К новому подроду *Ershovia*, subg. nov. относим цестод голарктических хищников (из Палеарктики и Неоарктики) — *Atriotaenia* (*Ershovia*) *incisa* (Railliet, 1899) n. comb. и *A.* (*E.*) *procyonis* (Chandler, 1942) n. comb.

Диагноз рода *Atriotaenia* мы предлагаем в следующем виде. *Linstowiinae* небольших или средних размеров. Стробила краспедотного типа. Экскреторная система представлена одной или двумя парами латеральных стволов, с добавочными ответвлениями. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят дорзально от вентрального экскреторного сосуда. Они открываются сзади в половую клоаку, иногда превращенную в объемистый присоскообразный мышечный орган. Семенники располагаются позади и по сторонам от женских половых желез, лежащих в передней половине среднего поля. Отдельные семенники могут находиться впереди яичника и впереди вагины. Желточник лежит позади лопастного яичника. Семеприемник имеется; семенные пузырьки заменены петлями семепровода. В зрелых члениках яйца по одному разбросаны в толще паренхимы. Наличие матки не установлено. Сэндграунд замечает, что «матки или полностью отсутствуют, или являются весьма эфемерным органом».

Взрослые — в кишечнике млекопитающих.

Типичный вид: *Atriotaenia sandgroundi* (Baer, 1935) n. comb.

Подрод 1. *Atriotaenia* (Sandground, 1926) subgen. nov.

Диагноз. *Atriotaenia* небольших размеров. Половая клоака очень крупная, во много раз превосходит по размерам бурсу цирруса. Мускулатура стенки клоаки очень сильно развита, что придает органу вид половой присоски. Половые протоки проходят дорзально от главного

бокового сосуда и вентрально от нерва. Половые отверстия находятся на задней стенке половой клоаки.

В ленточной стадии паразитируют у южноамериканских хищников сем. енотовых — *Procyonidae*.

Типичный вид: *Atriotaenia* (*Atriotaenia*) *sandgroundi* (Baer, 1935) n. comb.

1. *Atriotaenia* (*Atriotaenia*) *sandgroundi* (Baer, 1935) n. comb.
(рис. 51)

Синонимы: *Atriotaenia parva* Sandground, 1926; *Oochoristica parva* (Sandground, 1926) Meggitt, 1934, *Oocnoristica sandgroundi* Baer, 1935

Хозяин: носуха *Nasua nasua*.

Локализация: тонкая кишка.

Место обнаружения: Амазонка (Бразилия).

Историческая справка. Эта цестода была описана Сэндграундом под именем *Atrictaenia parva* Sandground, 1926. Позднее Бэр (1935) перевел ее в род *Oochoristica*, где она оказалась гомонимом *Oochoristica parva* (Janicki, 1904). На этом основании Бэр переименовал ее на *Oochoristica sandgroundi* Baer, 1935. В настоящее время, восстанавливая род *Atriotaenia* Sandground, 1926, мы считаем *Atr. parva* Sandground, 1926, типичным видом, но признаем законным видовое имя «sandgroundi», поскольку видовое имя «parva», отброшенное по причине гомономии, согласно правилам зоологической номенклатуры, восстановлено быть не может.

Описание (по Сэндграунду, 1926, стр. 284—286, с нашим дополнением). Из общего количества 50 изученных экземпляров самые длинные едва достигали 10,6 мм длины и 0,75 мм ширины, тогда как наиболее короткие, но уже вполне зрелые индивидуумы имели не более 1,3 мм в длину при наличии 12 члеников стробилы. Общая форма червей сильно меняется в зависимости от степени сокращения мускулатуры. Сегментация начинается непосредственно позади сколекса, шейка отсутствует. Стробила крупных экземпляров, содержащих 32 сегмента краспедотного типа, слабо расширяется вплоть до 12-го членика, после чего ширина постепенно убывает. Наибольшая толщина стробилы падает на область зрелых члеников, слегка вытянутых продольно. Пропорции гермафродитных члеников весьма изменчивы; чаще они более или менее квадратны. Присоски мускулистые, способны глубоко погружаться в ткани сколекса. Медуллярная паренхима занимает около половины толщины членика. Известковые тельца 0,0075 × 0,0146 мм, густо наполняют кортикальную паренхиму и особенно многочисленны в поверхностных слоях передних проглоттид. Они имеют овальную форму и при окрашивании показывают концентрическую слоистость. Продольная паренхимная мускулатура образует один слой, содержащий свыше сотни пучков, включающих по 3—6 толстых волокон. Поперечная мускулатура слабая. Экскреторная система представлена парой тонких сосудов, проходящих на расстоянии 0,17 мм от соответствующего края стробилы. В сколексе эти сосуды соединяются и принимают из окружающей ткани несколько мелких канальцев. На протяжении стробилы их вторичные ветви образуют неправильную сеть, заменяющую собой поперечные анастомозы. Диаметр главных сосудов в сколексе равен 0,008 мм.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, располагаются в области передней трети края члеников, большей частью на одной стороне стробилы. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторного сосуда и вентрально от нерва. Половая клоака очень массивна, 0,12 мм длины и

0,076 мм толщины. Она обладает толстой мышечной стенкой, слагающейся из радиальных и циркулярных мышц. Внутри клоака содержит выстланную кутикулой полость с 3—4 дивертикулами, в один из которых обычно открываются половые протоки. Характерно, что половые отверстия располагаются не у самого дна клоаки, но с каудальной стороны у экватора, причем дно клоаки лежит в одной сагиттальной плоскости с дном бурсы цирруса, которая, обладая размерами 0,090×0,035 мм, имеет вид лишь небольшого придатка, находящегося у задней поверхности клоаки.

В каждом членике имеется 40—60 овальных семенников размером 0,025 × 0,012 мм. Они равномерно разбросаны по всему среднему полю, позади и по сторонам от женских половых желез, лежащих в передней половине члеников, более или менее по средней линии. Некоторое количество семенников на поральной стороне, как это видно из рисунка, лежит впереди вагины, а в поральной может заходить вперед за линию переднего края яичника. На поперечном сечении они располагаются в 1—2 слоя. Семенники функционируют долго и могут быть обнаружены в последних члениках стробилы. Семепровод проходит в поперечном направлении впереди яичника; перед вхождением в бурсу он образует густой клубок извилин. Стенка цирруса заметно толще стенки остальных участков семепровода. Вееровидный яичник не подразделяется на два крыла, что находится в прямой зависимости от характера прохождения половых протоков. Если у представителей родов *Oochoristica*, *Mathevotaenia* и пр. семепровод и вагина обычно пересекают в косом направлении яичник, разделяя его на две части, то в данном случае семепровод пролегает впереди яичника, а вагина сзади.

Небольшой желточник лежит позади яичника. Тельце Мелиса не обнаружено на срезах. Вагина в виде почти прямой, тонкой трубки тянется позади сумки цирруса в поперечном направлении к заднему краю яичника, где образует небольшой семеприемник 0,067 мм длины и 0,035 мм ширины. Проток семеприемника имеется. В задней части зрелых члеников располагаются по 30—35 яиц, лежащих поодиночке в лакунах паренхимы. Яйца слегка овальные, размером 0,025 × 0,021 мм, одеты двумя оболочками: внутренняя — более толстая, наружная — тонкая. Третьей оболочки, отмеченной многими авторами у близких видов, не обнаружено. Размер яиц 0,025 × 0,021 мм. Эмбриональные крючья 0,011 мм длины.

По мнению Сэндграунда, оплодотворение яйцеклеток происходит в яичнике; там же проходит бóльшая часть времени развития личинки.

Одной из важнейших особенностей *A. parva*, отличающей ее от представителей рода *Oochoristica*, Сэндграунд считает отсутствие маточных (яйцевых) капсул. Однако, при ближайшем ознакомлении с родом *Oochoristica* в старом его понимании, мы убеждаемся, что вообще у этой группы цестод капсул ни за счет распадающейся матки, ни за счет паренхимы не образуется.

Литература: Baer, 1935; Hughes, 1940; Meggitt, 1934; Sandground, 1926; Stiles et Baker, 1925.

Подрод 2. *Ershovia* subgen. nov.

Диагноз. *Atriotaenia* средних или малых размеров. Половая клоака уступает в размерах бурсе цирруса. Половые протоки проходят дорзально или между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. Паразитируют в имагинальной стадии у хищных млекопитающих Северной Америки и Европы.

Типичный вид: *Atriotaenia* (*Ershovia*) *procyonis* (Chandler, 1942) n. comb.

Определительная таблица видов подрода *Ershovia*, subgen. nov.

1 (2). Семенников 23—30. Паразиты барсуков Европы . . . . . *Atriotaenia incisa* (Railliet, 1899) n. comb . . . . . стр. 504

2 (1). Семеников 40—65. Паразиты енотов Северной Америки . . . . . *Atriotaenia procyonis* (Cnandler, 1942) n. comb. . . . . стр. 503

1. *Atriotaenia* (*Ershovia*) *procyonis* (Chandler, 1942) n. comb.

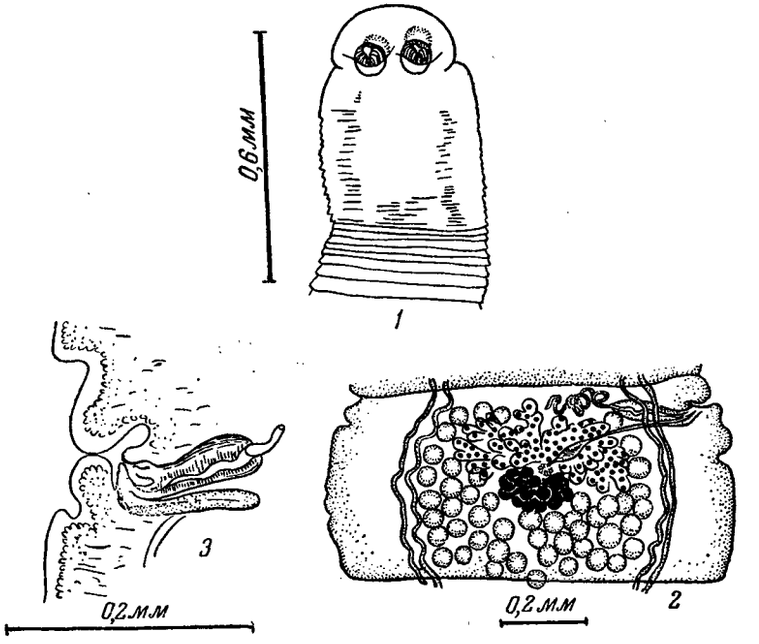
(рис. 229)

Синоним: *Oochoristica procyonis* Chandler, 1942

Хозяин: енот или полоскун — *Procyon lotor*.

Локализация: тонкий кишечник.

Место обнаружения: Техас.



229. Atriotaenia (*E.*) *procyonis* (Chandler, 1942) n. comb.

1 — передний конец тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик; *3* — горизонтальный разрез половой клоаки и копулятивного аппарата (по Чендлеру, 1942)

Историческая справка. Данный паразит является единственным представителем линстовиид, который приспособился к обитанию в кишечнике енота. Он был впервые обнаружен Чендлером в 1942 г. и описан под именем *Oochoristica procyonis* Chandler, 1942. По наличию краспедотной стробилы, по расположению половых желез и половых протоков, а также по экологическому признаку обитания в организме млекопитающих, мы первоначально были склонны поместить его в род *Mathevotaenia* Akhumian, 1946, однако, по наличию отчетливо выраженного семеприемника, который полностью отсутствует у типичных матевотений, но имеется у *Atriotaenia sandgroundi*, мы его относим к роду *Atriotaenia* Sandground, 1926.

Описание (по Чендлеру, 1942, стр. 256—257). Стробила 8—23 мм длины 0,9—1,6 мм ширины, слагается из 45—70 проглоттид. Сколекс

0,300—0,375 мм в поперечнике. Присоски 0,09—0,10 мм в диаметре, могут погружаться в углубления сколекса. Они располагаются попарно на вентральной и дорзальной поверхностях головки. Шейка очень короткая, сегментация появляется на расстоянии 0,1—0,2 мм от сколекса. Членики краспедотного типа, поэтому края стробилы зубчаты по всей ее длине. У сократившихся экземпляров все сегменты сильно вытянуты поперечно, но у вытянувшихся индивидуумов гермафродитные членики почти квадратны, и у зрелых проглоттид длина в несколько раз превосходит ширину. Экскреторная система представлена двумя парами продольных каналов, без поперечных анастомозов и боковых ветвей.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, располагаются на расстоянии $^1/_5$—$^1/_7$ длины членика от его переднего угла. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов. В каждом членике насчитывается от 48 до 63 округлых или сдавленных семенников, размер которых варьирует от 0.03×0,04 до 0,05×0,07 мм. Они распределяются в один слой по всей ширине среднего поля, позади и латерально от женских половых желез и почти столь же многочисленны на поральной стороне, как и на апоральной. Отдельные семенники могут находиться антерио-латерально и даже впереди яичника. Прилагаемый рисунок показывает, что в поральной половине сегмента одиночные семенники могут быть обнаружены впереди вагины. Бурса цирруса 0,11—0,13 мм длины и 0,040—0,045 мм толщины, пересекает линию прохождения экскреторных сосудов. Семепровод впереди поральной половины яичника образует клубок извилин. Крупный многолопастный, более или менее почковидный яичник располагается по средней линии, в передней половине среднего поля. Он достигает 0.375—0,530 мм в поперечнике и занимают около половины ширины членика. Желточник, состоящий из многочисленных коротких долек, имеет 0,115—0,175 мм в длину и 0,175—0,195 мм в ширину. Вагина открывается в половую клоаку позади мужского полового отверстия. Она проходит позади сумки цирруса и пересекает поральную часть яичника с дорзальной стороны. В проксимальной части вагина расширяется, образуя веретеновидный семеприемник, размеры которого составляют 0,06—0,08×0,030—0,036 мм в гермафродитных и 0,130×0,065 мм—в более зрелых члениках. Половая клоака глубокая, 0,09—0,07 мм глубины; ее отверстие обычно замкнуто. Сферическое тельце Мелиса лежит между яичником и желточником, впереди от центра членика. Половые железы быстро исчезают, но их половые протоки сохраняются. Онкосферы: 0,025—0,028×0,030—0,034 мм.

Литература: Chandler, 1942.

2. *Atriotaenia* (*Ershovia*) *incisa* (Railliet, 1899) n. comb.
(рис. 230)

Синонимы: *Oochoristica incisa* Railliet, 1899; *Oochoristica incisa* (Marotel. 1899) Meggitt, 1934

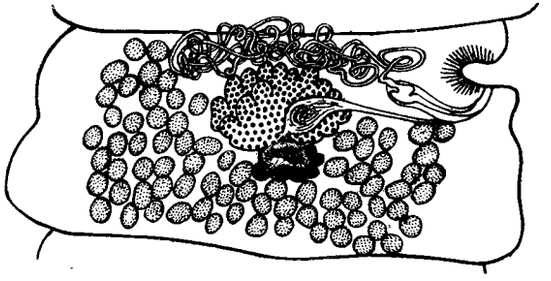
Хозяин: барсук — *Meles meles* (Bodd.).

Место обнаружения: Франция.

Историческая справка. Описание этого редкого паразита барсуков было опубликовано одновременно в одном и том же номере журнала двумя авторами: Маротелем (Marotel, 1899) и Райе (Railliet, 1899). Райе отнес его к роду *Oochoristica*. Это систематическое положение паразита признается всеми зарубежными авторами. Мы считаем невозможным включение *A. incisa* в род *Oochoristica*, так как этот вид обладает развитым семеприемником и краспедотной стробилой, чего нет у типичных представителей рода *Oochoristica*. По анатомо-морфологическим и экологическим особенностям линстовиины барсуков, обнаруженные Маротелем и Райе, могут быть причислены к подроду *Ershovia* subgen. nov., но отличаются от типичного вида этого подрода прохождением половых протоков между сосудами выделительной системы и дорзально от нерва. Характер прохождения половых протоков у цестод принято считать родовым критерием, однако в данном примере данному признаку мы можем придать всего лишь видовое значение, поскольку он не подкрепляется другими родовыми особенностями.

Бэр (1927) у этого вида установил две формы — forma major и f. minor.

Описание (по Бэр, 1927а, стр. 174). Forma major. Длина 50—150 мм, ширина 1,3 мм. Диаметр сколекса 0,270, диаметр присосок — 0,080 мм. Сколекс весьма способен менять свою форму, иногда создавая иллюзию наличия хоботка. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами, образующими вторичные ответвления в том месте, где берут начало поперечные каналы. В каждом членике имеется 23—30 семенников, расположенных позади и по сторонам от женских половых желез. Семепровод образует многочисленные петли. Бурса цирруса 0,1—0,13 мм длины и 0,040 мм толщины. Она открывается в хорошо очерченную половую клоаку, лежащую в передней половине бокового края члеников.



230. Atriotaenia (*E.*) *incisa* (Railliet, 1899) n. comb.
Гермафродитный членик (по Жуайе и Бэру, 1936)

Женские половые железы залегают по средней линии. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Она образует небольшой семеприемник.

Матка быстро разрушается, яйца распространяются по всей мозговой паренхиме, выходя за линии экскреторных сосудов в боковые поля членика.

Диаметр яиц 0,030 мм, диаметр онкосфер — 0,023 мм. Forma minor отличается меньшими размерами тела, не превышающими в длину 10 мм.

Литература: Baer, 1927, Hughes, 1940; Joyeux et Baer, 1936; Marotel, 1899; Meggitt, 1934; Railliet, 1899.

Род III. *Cycloskrjabinia* gen. nov.

Типичным и пока единственным видом нового рода *Cycloskrjabinia* является весьма своеобразный гельминт летучих мышей Северной Америки *C. taborensis* (Loewen, 1934), n. comb. (= *Oochoristica taborensis* Loewen, 1934), который обладает сильно вытянутыми члениками, содержащими значительное количество семенников.

В отличие от прочих видов рода *Oochoristica*, куда его причисляют американские систематики, у данного вида семенники поделены на две приблизительно равные группы, из которых одна располагается позади, а другая — впереди от женских половых желез, что побуждает нас

учредить для *O. taborensis* особый род линстовиид *Cycloskrjabinia*, gen. nov., который посвящаем академику К. И. Скрябину.

Своеобразие анатомического строения типичного вида подкрепляется своеобразием его экологии: *Cycloskrjabinia taborensis* (Loewen, 1934) n. comb. является единственным представителем семейства *Linstowiidae*, приспособившимся к обитанию в кишечнике летучей мыши.

По расположению семенников *C. taborensis* несколько напоминает *Taenia amphisbaenae* Rudolphi, принятую нами в качестве типичного вида нового рода *Semenoviella*, но последняя отличается наличием сфинктера вагины, огромными размерами бурсы цирруса, иным характером строения экскреторной системы и обитанием в организме холоднокровных четвероногих (*Reptilia*).

Диагноз рода *Cycloskrjabinia*. *Linstowiinae* средних размеров. Плоская и узкая стробила состоит из члеников, вытянутых в продольном направлении. Имеется две пары продольных сосудов выделительной системы, соединенных в задней части каждого членика поперечным каналом. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Многочисленные семенники располагаются в среднем поле в две группы; одна группа семенников залегает позади, а вторая впереди от женских половых желез, занимающих среднюю треть длины членика. Семепровод образует извилины. Семенные пузырьки и семеприемник отсутствуют. Матка не обнаружена. Зрелые яйца по одному разбросаны в толще паренхимы.

В половозрелой стадии обитают в кишечнике летучих мышей (*Chiroptera*).

Типичный вид: *Cycloskrjabinia taborensis* (Loewen, 1934) n. comb.

1. *Cycloskrjabinia taborensis* (Loewen, 1934) n. comb.

(рис. 231)

Синоним: *Oochoristica taborensis* Loewen, 1934

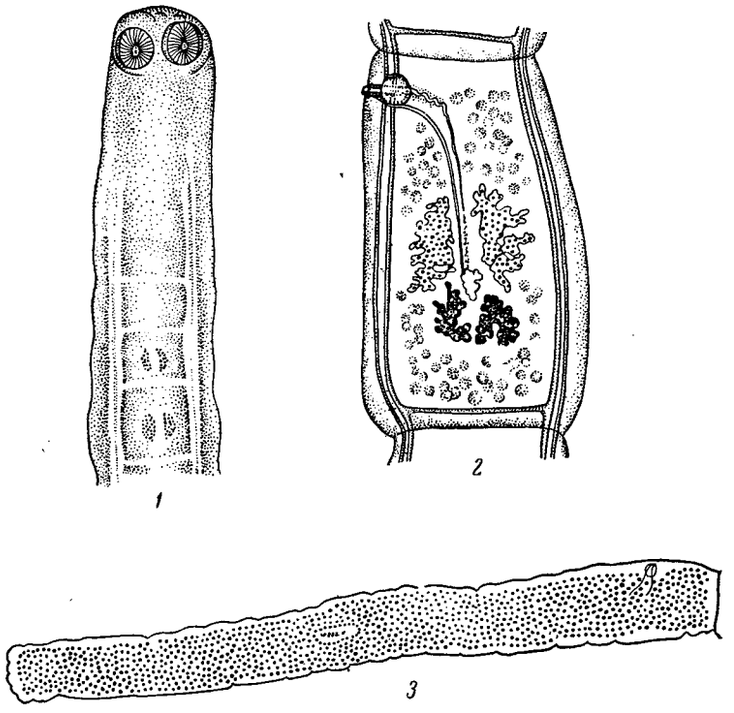
Хозяин: летучая мышь — *Lasiurus borealis borealis* (Müller).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: США (Канзас).

Описание (по Лёвену, 1934, стр. 257—258). Длина тела 50—89 мм. Стробила постепенно расширяется кзади. Минимальная ширина 0,32 мм, максимальная 1,4 мм. Число проглоттид 21—31. Невооруженный сколекс 0,32—0,37 мм, незаметно переходит в шейку. Относительно слабые присоски имеют размеры 0,128 —0,132 × 0,142—0,156 мм. Стробиляция заметна на расстоянии 0,42 мм от сколекса. Молодые членики 0,23—0,25 × 0,44—0,45 мм, гермафродитные 1,98—2,34 × 1,178—1,278 мм. Зрелые сегменты чрезвычайно длинные; они достигают 12—13 мм длины при ширине 1,4 мм. Половые поры маргинальны. Неправильно чередуясь, они лежат в пределах передней $^1/_7$ края членика. Экскреторные каналы не ветвятся. Они соединены поперечным протоком в задней части каждого членика. Бурса цирруса крупная, почти сферическая 0,122 × 0,140—0,153 мм. Циррус 0,06 мм в диаметре. Семенники сферические, 0,07 мм в диаметре; в количестве 75 они расположены в две группы: перед яичником и позади него. В каждой группе содержится почти равное количество семенников. Передняя группа залегает между яичником и уровнем положения бурсы цирруса, задняя — позади и по бокам от желточника. Семепровод до впадения в бурсу цирруса сильно извивается. От района расположения пентральной части яичника он тянется сначала вперед, затем порально. Дольчатый яичник глубоко рассечен на два крыла и

лежит в среднем отделе членика. Каждое крыло яичника имеет размеры 0,5 × 0,25 мм; в целом размеры яичника составляют приблизительно 0,5 × 0,5 мм. Желточник симметрично располагается позади яичника; он также имеет лопастное строение. Размеры желточника 0,2 × 0,24 мм.



231. Cycloskrjabinia taborensis (Loewen, 1934) n. comb.

1 — передняя часть тела со сколексом; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (по Левену, 1934)

Вагина тянется позади семепровода к тельцу Мелиса, лежащему тотчас впереди желточника. Матка не обнаружена. Яйца 0,033 × 0,039 мм; онкосфера 0,025 мм.

Литература: Loewen, 1934.

Род IV. *Mathevotaenia* Akhumian, 1946

Ревизия рода *Mathevotaenia*

Названный род установлен Ахумян в 1946 г. и причислен к сем. *Taeniidae*, куда Ахумян относит также род *Catenotaenia* Janicki, 1904. В состав рода *Mathevotaenia* она включает паразита грызунов *Catenotaenia symmetrica* Baylis, 1927, которая к тому времени уже была выделена из рода *Catenotaenia* и переведена в сем. *Anoplocephalidae* под именем *Oochoristica symmetrica* (Baylis, 1927) в работах Пири (Peery, 1939), Хьюес (Hughes 1940) и др., или под именем *Oochoristica lemuris* (Beddard, 1916), в работе Меггит, 1934. Проводя ревизию рода *Catenotaenia*, Ахумян доказывает, что

признаки *Catenotaenia symmetrica* (= *Oochoristica symmetrica*) не соответствуют диагнозу рода *Catenotaenia* и диагнозу сем. *Taeniidae*, что естественно ожидать, поскольку *C. symmetrica* привлечена сюда из другого рода — *Oochoristica* и другого семейства — *Linstowiidae*. Тем не менее Ахумян продолжает рассматривать ее в составе сем. *Taeniidae*, выделяя в особый род тениид — *Mathevotaenia* Akhumian, 1946. Семейство *Taeniidae*, в свою очередь, она подразделяет на два подсемейства: 1) подсем. *Taeniinae* Perrier, 1897, куда относит всех современных тениид и вместе с родом *Catenotaenia*; 2) подсем. *Mathevotaeniinae* Akhumian, 1946, с типичным родом *Mathevotaenia* Akhumian, 1946. Таким образом, типичная линстовиида — *O. symmetrica* оказалась выделенной в особое подсемейство тениид. Вместе с тем, она оказалась автоматически выделенной также из состава рода *Oochoristica*. Последнее мы считаем правильным.

Наши уточнения системы этой группы цепней сводятся к следующему.

1. Подсем. *Mathevotaeniinae* Akhumian, 1946, исключаем из состава сем. *Taeniidae* и переводим в сем. *Linstowiidae*, где оно попадает в синонимы подсем. *Linstowiinae*. Род *Mathevotaenia* Akhumian, 1946, считаем необходимым сохранить, но уже в качестве представителя сем. *Linstowiidae*.

2. Деление сем. *Taeniidae* на подсемейства временно ликвидируем.

3. Род *Catenotaenia* Janicki, 1904, исключаем из состава тениид и переводим в надсем. *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949. В пределах надсем. *Anoplocephaloidea* Cholodkowski, 1902, устанавливаем новое сем. *Catenotaeniidae* Spassky, 1950, с типичным родом *Catenotaenia* Janicki, 1904.

4. Мнение Меггита (1934), Пири (1939) и Хьюес (1940) о причислении *Catenotaenia symmetrica* Baylis, 1927, к роду *Oochoristica* признаем неправильным.

5. Всех цестод млекопитающих, не имеющих семеприемника и относимых ранее к роду *Oochoristica*, по признаку наличия краспедотной стробилы мы выделяем из этого рода и переводим частью в род *Mathevotaenia* Akhumian, который будет содержать вместо одного 15 видов (не считая недостаточно описанные), частью — в другие роды подсем. *Linstowiinae*.

В составе подсем. *Mathevotaeniinae* Akhumian, 1946, кроме рода *Mathevotaenia* Akhumian, 1946, Ахумян различает еще род *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946, с типичным видом *Skrjabinotaenia oranensis* (Joyeux et Foley, 1930). (= *Catenotaenia oranensis* Joyeux et Foley, 1930).

В оригинальном описании этого вида нет указаний на одиночное распределение яиц в толще паренхиматозной ткани члеников, поэтому включение его в состав подсем. *Linstowiinae* не имеет оснований. Род *Skrjabinotaenia* в отношении строения половых желез и матки проявляет сходство с родом *Catenotaenia*. Поэтому род *Skrjabinotaenia* мы временно помещаем в сем. *Catenotaeniidae*, Spassky, 1950.

Ахумян, 1946, определяет род *Mathevotaenia* и подсем. *Mathevotaeniinae* следующим образом:

«*Taeniidae*. Матка в начальных стадиях развития распадается на яйцевые капсулы, рассеянные по всей паренхиме зрелых члеников. *Mathevotaeniinae*, subf. nov. Женские половые железы расположены медиально. Семенники как по бокам, так и позади женских желез» (стр. 40).

Перемещая род *Mathevotaenia* в сем. *Linstowiidae*, мы предлагаем для него следующий диагноз:

Linstowiinae средних или мелких размеров. Присоски способны погружаться в ткань сколекса. Членики краспедотного типа. Экскреторная система в типичных случаях представлена двумя парами латеральных

стволов, из которых вентральные в каждом членике соединены одним поперечным каналом или сетью вторичных ветвей. Половой аппарат одинарный; половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят или между экскреторными сосудами или дорзально от них.

Семенники располагаются позади и по сторонам от женских половых желез, лежащих по средней линии. Половая клоака не имеет вида присоскообразного мышечного органа. Матка существует кратковременно. Зрелые яйца по одному залегают в толще паренхимы.

Личинки типа амфицисты (с ввернутым сколексом) в полости тела насекомых (жуки, бабочки).

Типичный вид: *Mathevotaenia symmetrica* (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

Определительная таблица видов рода *Mathevotaenia*

1 (2). Семенников около двухсот. Размеры крупные — 650 мм. Бурса цирруса 0,11—0,15×0,09 мм. У обезьян Америки . . . . . *Mathevotaenia megastoma* (Diesing, 1850) n. comb. . . . . .стр. 522

2 (1). Семенников не более 100.

3 (12). Семенников не более 50. Размеры мелкие.

4 (5). Паразиты сумчатых (*Marsupialia*) Америки. Семенников 20. Длина тела 15 мм. Длина бурсы цирруса 0,15 мм . . . . . *Mathevotaenia didelphydis* (Rud., 1819) n. comb. . . . . .стр. 515

5 (4). Паразиты плацентарных млекопитающих.

6 (7). Яйца 0,015 мм в диаметре. Тело 15×1 мм. Семенников 30—50. Длина бурсы 0,1 мм. У насекомоядных Северной Африки и Малой Азии *Mathevotaenia erinacei* (Meggitt, 1920) n. comb. . . . . .стр. 516

7 (6). Яйца крупные, не менее 0,025—0,030 мм в диаметре.

8 (9). Половая клоака очень мелкая. Длина тела 11—16 мм. Семенников 24—33. Паразиты землероек Бирмы (юго-восточная Азия) . . . . . *Mathevotaenia figurata* (Meggitt, 1927) n. comb. . . . . .стр. 517

9 (8). Половая клоака хорошо развита.

10 (11). Семенников 30—50. Длина тела более 40 мм. Бурса цирруса 0,16—0,17 мм длины. У грызунов Северной Африки . . . . . *Mathevotaenia rodentinum* (Joyeux, 1927) sp. nov. . . . . .стр. 524

11 (10). Семенников 22—24. Тело 15—40 мм. У мангуст Индии и Бирмы . . . . . *Mathevotaenia amphisbeteta* (Meggitt, 1924) n. comb. . . . . .стр. 515

12 (3). Семенников более 50, размеры средние.

13 (14). Семенники выходят за пределы среднего поля. Длина тела около 100 мм; число семенников около 100. Сумка цирруса 0,2×0,08 мм. У хищных млекопитающих Африки . . . . . *Mathevotaenia ichneumontis* (Baer, 1924) n. comb. . . . . .стр. 519

14 (13). Семенники располагаются в пределах среднего поля.

15 (16). Длина тела 21 мм. Семенников около 80. Бурса цирруса округлая. У насекомоядных острова Кипр . . . . . *Mathevotaenia parva* (Janicki, 1904) n. comb. . . . . .стр. 523

16 (15). Размеры тела более 50 мм.

17 (22). Обитатели американского континента.

18 (19). Имеется две пары продольных экскреторных сосудов, из которых вентральные обладают аностомозирующими ветвями. Длина тела около 84 мм. Семенников около 100. У сумчатых Южной Америки . . . . . *Mathevotaenia marmosae* (Beddard, 1916) n. comb. . . . . .стр. 521

19 (18). Помимо двух пар, имеются добавочные продольные сосуды.

20 (21). Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов. Длина тела 160 мм, семенников около сотни. Бурса цирруса 0,34×0,18 мм. У сумчатых и неполнозубых . . . . . *Mathevotaenia surinamensis* (Cohn, 1902) n. comb. . . . . .стр. 529

21 (20). Половые протоки проходят между боковыми продольными экскреторными стволами. Длина тела 150—400 мм. Семенников 70—80. Бурса цирруса 0,160—0,225××0,08 мм. У неполнозубых . . . . . *Mathevotaenia tetragonocephala* (Bremser in Diesing, 1856) n. comb. .стр. 532

22 (17). Обитатели Восточного полушария.

23 (26). Бурса цирруса сферической формы. Мускулатура ее стенки очень сильно развита.
24 (25). Длина 155 мм, ширина 5—6 см. Продольная мускулатура не разделена поперечными волокнами на два слоя. Семенников 75—90. У ежей Средней Азии . *Mathevotaenia skrjabini* Spassky, 1949 . . . . . .стр. 525
25 (24). Длина 75 мм, ширина 4 мм. Продольная мускулатура разделена поперечными волокнами на два слоя. Семенников 76—100. Паразиты лемуров. . . . . *Mathevotaenia lemuris* (Beddard, 1916) n. comb. . . . . .стр. 520
26 (23). Бурса цирруса удлиненной формы.
27 (28). Длина тела 60 мм. Кутикула очень толстая, 0,0118 мм толщины. Семенников 50—60. Бурса цирруса 0,219 мм длины. У насекомоядных и виверрид Африки *Mathevotaenia herpestis* (Kofend, 1917) n. comb. . . . . .стр. 518
28 (27). Длина 165 мм. Кутикула тонкая 0,002—0,003 мм толщины. Семенников 66—70. Бурса цирруса 0,140—0,180×0,056—0,070 мм. У грызунов различных стран *Mathevotaenia symmetrica* (Baylis, 1927) Akhumian, 1946 . . .стр. 510

1. *Mathevotaenia symmetrica* (Baylis, 1927) Akhumian, 1946

(рис. 9, 232, 233)

Синонимы: *Catenotaenia symmetrica* Baylis, 1927; *Oochoristica ratti* Yamaguti et Miyata, 1937; *Oochoristica symmetrica* (Baylis, 1927) Meggitt, 1934; *Oochoristica lemuris* (Beddard, 1916) Meggitt, 1934.

Хозяева дефинитивные: мышевидные грызуны — *Mus musculus* L., *Rattus rattus rattus* L., *R. r. alexandrinus* Geoff., *R. norvegicus* Erxl., *Gricetulus migratorius* Pall.

Хозяева промежуточные: жуки и бабочки. Для Северной Америки установлены следующие виды жуков (при заражении в лабораторных условиях): *Anthrenus verbasci*, *Attagenus piceus*, *Tribolium confusum*, *Tribolium ferrugineum*, *Tenebroides mauritanicus*, *Trogoderma versicolor*. Из чешуекрылых был подвергнут испытанию лишь один вид— *Plodia interpunctella* — индийская мучная моль, у которой цистицерки достигают инвазионной стадии. По данным Рендторфа (Rendtorff), перечисленные промежуточные хозяева могут содержать инвазионных личинок на любой стадии своего развития как в личиночной, так и в имагинальной. Цистицеркоиды не теряют жизнеспособности в процессе метаморфоза промежуточного хозяина. Таким образом, инвазионных лярвоцист могут содержать в имагинальной стадии даже такие насекомые (например мучная моль), особенности питания и строения ротового аппарата которых не позволяют приобрести инвазию.

Локализация: в организме окончательного хозяина — тонкий кишечник; в организме промежуточного хозяина — полость тела.

Географическое распространение: Европа, Азия, Северная Америка. В СССР обнаружены на Кавказе (Армения).

Историческая справка. *Mathevotaenia symmetrica* впервые была описана в 1927 г. Бэйлисом под именем *Catenotaenia symmetrica* от крыс Индии. Меггит (1934), Пири (1939), Хьюес (1940) рассматривают эту цестоду в составе рода *Oochoristica*, сем. *Anoplocephalidae*, причем Меггит (1934) относит в числе ее синонимов *Oochoristica lemuris* (Beddard), однако последующие авторы продолжают считать ее особым видом — *Oochoristica symmetrica*.

В 1937 г. два японских исследователя Ямагути и Мийата от крыс, добытых на пароходах, курсировавших по линии Шанхай — Тайван, описали *Oochoristica ratti* Yamaguti et Miyata, 1937 (видимо, не догадываясь о принадлежности к этому роду *C. symmetrica*). В 1940 г. Хьюес, основываясь на измерениях длины стробилы, рассматривает *O. symmetrica* и *O. ratti* как два самостоятельных вида. При этом *O. ratti* у него

попадает в группу видов, длина тела которых не превышает 75 мм, а *O. symmetrica* в группу с длиной стробилы в 100—160 мм. Подобное деление не имеет оснований, поскольку *O. ratti*, по данным авторов вида (Yamaguti et Miyata, 1937), достигает в длину 190 мм и более и поэтому должна быть помещена в одну группу с *O. symmetrica*.

В 1945 г. Ахумян обнаружила эту цестоду у грызунов Армении и, поместив ее в семейство *Taeniidae*, в 1946 г. выделила в особый род — *Mathevotaenia* Akhumian, 1946.

Учитывая морфологическую и экологическую близость *M. symmetrica* и *O. ratti*, мы эти виды считаем идентичными, сохраняем название *Mathevotaenia symmetrica* (Baylis, 1927) Akhumian, 1946, и списываем *Oochoristica ratti* Yamaguti et Miyata, 1937, в синонимы.

Вопреки мнению предшествующих авторов, включающих этот вид то в сем. *Dilepididae*, то в сем. *Taeniidae*, или сем. *Anoplocephalidae*, мы находим ему место в сем. *Linstowiidae*.

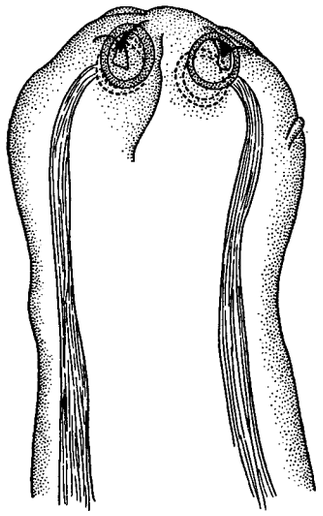
Изучение на сериях гистологических срезов представителей рода *Mathevotaenia* (*M. symmetrica*, *M. skrjabini*) позволило выявить весьма интересную анатомо-физиологическую особенность этой группы организмов: функцию семеприемника у них выполняет не расширенный участок вагины, но расширенный яйцевод. Вагина от половой клоаки до порального края яичника тянется в виде толстостенной трубки, имеющей железистую оболочку, затем резко суживается, теряет мышечную и железистую оболочки и превращается в узкий капилляр, впадающий в излучину яйцепровода, наполняемого спермой. Утолщенный дистальный отдел мы считаем копулятивной частью вагины, а капиллярный каналец — проводящей частью. Семеприемник в полном смысле слова здесь отсутствует на всех стадиях развития сегмента. Подобное строение вагины описывает Кофенд (Kofend, 1923) у паразита хищников — *Oochoristica herpestis* Kofend, не рассматривая функционального значения яйцевода. Нечто подобное отмечает также Беддар для паразита полуобезьян — *Mathevotaenia lemuris* (Beddard, 1916) n. comb. (= *Linstowia lemuris* Beddard, 1916). Бэйлис (1927), описывая *M. symmertica*, не подверг детальному изучению женский половой аппарат.

Ахумян (1945, 1946) имела в своем распоряжении значительную коллекцию экземпляров этого вида, но ограничилась исследованием лишь тотальных препаратов. В связи с этим Ахумян не имела возможности разобраться в топографии женских половых протоков. Например, в отношении строения вагины она пишет: «вагина сопровождает бурсу до уровня яичника. Затем она диагонально идет к заду и в середине членика, между яичником и желточником, образует петлистый семеприемник в виде сильно извитой трубки» (Ахумян, 1946, стр. 63). То же самое она изображает на рисунках.

Строение вагины наших экземпляров отличается от только что приведенного описания, предложенного Ахумян, однако мы считаем, что в обоих случаях был подвергнут изучению один и тот же вид — *M. symmetrica*, так как прочие анатомические данные, а также место обнаружения (Ереван) и видовая принадлежность хозяина (*Cricetulus migratorius*) совпадают.

Описание (по препаратам от *Cricetulus migratorius* Pall. Армении). Длина зрелых экземпляров, уже отделявших задние членики, (при измерении в бальзаме) составляет 165 мм, максимальная ширина задней части стробилы 3,5 мм. Сколекс округлый, 0,53—0,67 мм ширины, незаметно переходит в шейку. Присоски 0,150 мм в диаметре, целиком погружены в ткань сколекса. Стробила плотная, довольно широкая,

постепенно расширяется кзади, причем вторая половина стробилы на всем протяжении почти одинаковой ширины. В передней части тела заметна только внутренняя сегментация, в остальных отделах стробилы наружная членистость выражена весьма отчетливо. Членики краспедотного типа; задний край сегментов несколько шире переднего. Первые членики 0,070 мм длины и 0,91 мм ширины, гермафродитные — 0,45×2,40 мм. В дальнейшем, на значительном протяжении, они еще продолжают увеличиваться в ширину и в длину. Лишь в зрелом участке стробилы они более или менее постоянного размера: 1,3—2,0×3,0—3,5 мм. Общее количество члеников достигает нескольких сот. Кутикула очень тонкая; в гермафродитной области стробилы она имеет всего 0,002—0,003 мм толщины. Субкутикулярная мускулатура хорошо развита. Особенно отчетливо выражены волокна продольного направления. Они располагаются в один ряд, с интервалами 0,002—0,003 мм. Под ними лежит субкутикулярный клеточный слой, состоящий из очень длинных, узких, тесно расположенных клеток, размером 0.040—0,050×0,004—0,006 мм, с овальными ядрами 0,004 мм в диаметре. Паренхимная мускулатура всех трех направлений развита удовлетворительно. Продольные мышцы образуют два концентрических слоя. Внутренний слой состоит из 60—70 разнокалиберных пучков, расположенных в один ряд, с неправильными интервалами. Число волокон в пучке может достигать нескольких десятков. Внешний слой состоит из отдельных волокон и мелких пучков (по 2—3 волокна), расположенных в один или несколько рядов.

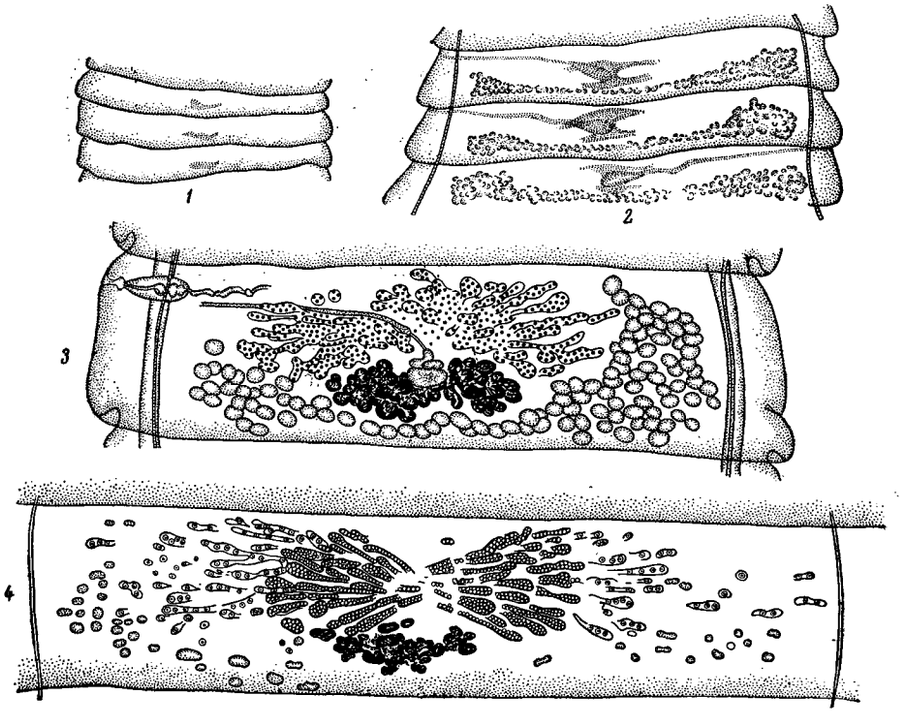


232. Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927)
Сколекс (оригинал)

Экскреторная система представлена двумя парами латеральных стволов, из которых узкие дорзальные пролегают дорзально, слегка кнаружи или кнутри от более широких вентральных. В сравнении с размерами стробилы сосуды очень узкие: в среднем участке диаметр вентральных стволов составляет всего 0,025 мм, а ширина дорзальных 0,008—0,010 мм. Отмечены намеки на существование дополнительных экскреторных сосудов. Половые протоки проходят между экскреторными каналами, причем вагина пролегает дорзально от бурсы цирруса.

Половые отверстия чередуются неправильно: местами до девяти последовательно расположенных отверстий могут находиться с одной стороны стробилы. Они локализуются у задней границы передней четверти края проглоттид. Развитие половой системы совершается довольно медленно. Первыми появляются на расстоянии 0,7 мм от сколекса зачатки комплекса женских гонад в виде компактного скопления клеток, расположенного строго по средней линии. Вскоре в поральном направлении от него отрастает узкий клеточный тяж, представляющий проксимальный отрезок половых протоков. К этому времени в задней половине сегмента, в среднем поле, на широком участке появляется дисперсная масса клеток, из которой позднее развиваются семенники. Центральная масса женского зачатка постепенно разделяется на три части: округлую центральную и поперечно вытянутые переднюю и заднюю. Наиболее широкая передняя

часть представляет зачаток яичника, задняя превращается в желточник, плотная средняя часть преобразуется в тельце Мелиса и протоки женских половых желез. Яичник и желточник постепенно увеличиваются в размерах, приобретая лопастное строение. Полного развития женские и мужские железы достигают почти одновременно. Мужская половая система в развитом состоянии выглядит следующим образом: 60—70 овальных семенников 0,050—0,070 мм в диаметре располагаются в задней половине членика, главным образом по бокам от желточника. Обе латеральные группы



233. Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927)

1 — молодые членики с недифференцированным зачатком женских половых желез; *2* — молодые гермафродитные членики с незрелыми половыми железами; *3* — развитый гермафродитный членик; *4* — средняя часть членика с остатками женских половых желез; показано расселение оплодотворенных яйцеклеток в паренхиме (оригинал)

соединяются позади желточника цепочкой семенников, расположенных в один ряд. Грушевидная тонкостенная бурса цирруса открывается в узкую половую клоаку. Размеры бурсы сравнительно невелики, 0,140—0,180 × 0,056—0,070 мм при ширине членика в 3,0—3,5 мм. Глубина половой клоаки 0,050 мм. Пространство внутри бурсы заполнено паренхиматозной тканью, в которой располагается слабо извитой, несколько вздутый семепровод; ширина его здесь достигает 0,022 мм. За пределами бурсы семепровод имеет диаметр 0,016 мм и на значительном протяжении описывает причудливо расположенные петли и извилины. К моменту прохождения сквозь стенку сумки цирруса семепровод истончается до 0,005—0,006 мм. Женские половые железы локализуются в середине членика, слегка порально от средней линии. Крупный многолопастный яичник достигает 1,12 мм ширины. Лопасти распределяются в две

латеральные группы, сходящиеся к поперечно вытянутой центральной части, позади которой находится также многолопастный желточник 0,5 мм ширины. Он вытянут в поперечном направлении и на передне-дорзальной поверхности имеет вырезку, вмещающую тельце Мелиса и извивающийся яйцевод. Последний берет начало от мускулистой воронки (овикапт), расположенной на вентральной поверхности у заднего края центральной массы яичника. Толщина овикапта в наиболее узком участке составляет всего 0,008 мм; просвет воронки в этом месте может замыкаться. Яйцевод вначале отгибается в дорзальную сторону, затем апорально и книзу. В вершину петли вливается капиллярная часть вагины. Ширина овидукта в этом районе достигает 0,040 мм. Участок яйцевода от пункта слияния с вагиной до тельца Мелиса можно считать протоком оплодотворения. Он на значительном протяжении имеет широкий просвет и заполнен спермой. Этот проток вновь направляется дорзально, несколько суживается и пронзает тельце Мелиса. Последнее представляет овальное тело 0,150 мм в диаметре, слегка сплюснутое в дорзо-вентральном направлении. Оно состоит из крупных булавовидных клеток, сходящихся к центру органа, где проходит гермидукт. С дорзальной стороны из тельца Мелиса выходит узкий извивающийся маточный канал. Он следует книзу и впадает в матку, залегающую у самой вентральной стенки. От передне-вентральной поверхности желточника отходит изогнутый проток, место слияния которого с овидуктом не установлено. Вагина состоит из двух отделов: более длинного дистального, обладающего толстой стенкой, покрытой слоем железистых клеток, и более короткого проксимального, имеющего вид тончайшего капилляра. Дистальный отдел соответствует копулятивному отделу вагины аноплоцефалид. Матка не имеет постоянных очертаний и существует кратковременно, на протяжении всего лишь нескольких члеников. При этом строение матки непрерывно меняется. В ее центральной части образуется плоский резервуар, залегающий вентрально от яичника. От него в обе стороны отходят радиальные отростки, быстро достигающие границ среднего поля и выходящие в боковые поля вентрально от выделительных сосудов. От этих отростков в дорзальном направлении отрастают изменчивой формы дивертикулы, занимающие всю толщу мозговой паренхимы. Горизонтальные отростки и их дивертикулы очень быстро разрушаются, и яйца оказываются лежащими одиночно в паренхиме. Образование отростков — процесс кратковременный. Это своего рода этап движения яйца в удаленные участки паренхимы. Стенки матки на любой стадии ее развития выражены весьма неотчетливо. У некоторых проглоттид процесс поступления яйцеклеток в «матку» еще не закончился, но отдельные периферические выросты ее полости уже разрушены и часть яиц лежит свободно в паренхиме. Вскоре следующие отростки теряют свои очертания и заполняются паренхиматозной тканью. Таким образом, матка как орган, где вызревают зародыши, у данного гельминта отсутствует. Она служит лишь посредником между яичником и паренхимой. Зрелые яйца 0,030—0,050 мм в диаметре, имеют две оболочки. Толстая наружная оболочка обычно вдавлена с одной стороны, имеет форму колпачка. Внутренняя оболочка также довольно плотная, облекает онкосферу. Наружная оболочка плотно примыкает к окружающей паренхиме, но на препаратах, прошедших обработку обезвоживающими жидкостями (спирт), паренхима может отслаиваться. При этом создаются небольшие вакуоли, не имеющие собственной стенки.

Литература: Ахумян, 1945, 1946; Baylis, 1927; Hughes, 1940; Peery, 1939; Rendtorff, 1948; Yamaguti et Miyata, 1937.

2. *Mathevotaenia amphisbeteta* (Meggitt, 1924) n. comb.

Синоним: *Oochoristica amphisbeteta* Meggitt, 1924

Хозяева: мангусты — *Herpestes auropunctatus* Hodgs, *H. albopunctatus*.

Географическое распространение: Индия и Бирма.

Историческая справка. Этот гельминт хищных млекопитающих был описан Меггитом (1924) под именем *Oochoristica amphisbeteta*. Впоследствии сам же Меггит в 1934 г. сносит его в синонимы *Oochoristica erinacei* Meggitt, 1920, которая была описана тем же автором от насекомоядных (ежи). Эту точку зрения принимает Хьюис (Hughes, 1940) в своей монографии, посвященной роду *Oochoristica*.

Учитывая различия в анатомии, экологии и географическом распространении названных паразитов, мы их считаем двумя отдельными видами и переводим в род *Mathevotaenia*.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 167). Длина от 15 до 40 мм, максимальная ширина 0,45 мм. Сколекс 0,21 мм от в диаметре. Мускулатура стробилы слабо развита. Половые отверстия локализуются в передней половине бокового края сегментов. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. В каждом членике развивается по 22—24 семенника, которые располагаются целиком позади женских половых желез, занимая заднюю половину среднего поля. Бурса цирруса 0,11 мм длины открывается в довольно глубокую половую клоаку. Сильно извивающийся семепровод окружен простатическими клетками. Вагина открывается позади сумки цирруса, семеприемника не образует. Двукрылый лопастный яичник располагается в передней половине сегмента. Компактный желточник находится позади яичника. Матка распадается «на яйценосные капсулы», заполняющие всю мозговую паренхиму, но не выходящие за экскреторные сосуды. Яйца 0,030 мм в диаметре.

Литература: Baer, 1927a; Hughes, 1940; Meggitt, 1924, 1934; Meggitt et Southwell, 1930; Stiles et Baker, 1935.

3. *Mathevotaenia didelphydis* (Rudolphi, 1819) n. comb.

(рис. 234)

Синонимы: *Taenia didelphydis* Rudolphi, 1819; *Oochoristica didelphydis* (Rudolphi, 1819) Janicki, 1904; *Oochoristica murina* Zschokke, 1904

Хозяева: американские сумчатые *Marmosa elegans, Marmosa murina* L.

Место обнаружения: Южная Америка.

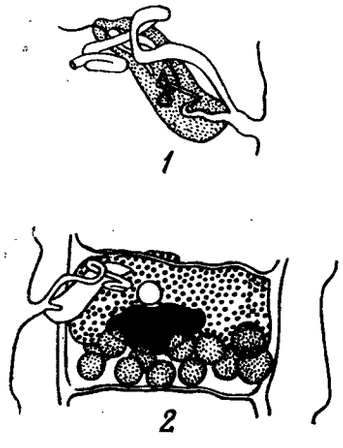
Историческая справка. Данный вид был описан Рудольфи 130 лет тому назад под именем *Taenia didelphydis* Rudolphi, 1819. Яницкий (1904) перевел его в род *Oochoristica*, где он оставался до последнего времени. За отсутствием подробных сведений по анатомии паразита, точно установить его систематическое положение считаем невозможным и причисляем к ролу *Mathevotaenia* условно, руководствуясь главным образом данными экологического порядка. *Mathevotaenia didelphydis* отличается от прочих видов этого рода расположением дистального отрезка вагины впереди бурсы цирруса. К сожалению, этот своеобразный паразит двуутробки был описан Яницким по фрагментам одной стробилы плохой сохранности и без сколекса, а повторных находок *M. didelphydis* не было.

Описание (по Яницкому, 1906, стр. 513—514). Длина тела около 15 мм, наибольшая ширина 0,71 мм. Членики краспедотного типа, вытя-

нуты в поперечном направлении. Ширина зрелых проглоттид составляет 0,56 мм при длине в 0,23 мм.

Экскреторная система состоит из пары хорошо развитых вентральных сосудов, соединенных в задней части каждого членика поперечным каналом и парой узких дорзальных сосудов, не имеющих поперечных анастомозов. Дорзальные сосуды проходят над вентральными. В периферической зоне корковой паренхимы залегают многочисленные известковые тельца, диаметром 0,009 мм.

Неправильно чередующиеся половые отверстия располагаются впереди от середины бокового края члеников. Половые протоки следуют дорзально от выделительных сосудов. Бурса цирруса 0,15 мм длины, имеет слабую мышечную стенку и ориентирована косо, направляясь внутренним концом вперед и медиально. Около 20 относительно крупных семенников располагаются в задней части среднего поля, позади женских половых желез. Вагина представляет тонкую извилистую трубку, которая от половой клоаки сначала следует впереди бурсы цирруса, затем пересекает последнюю с дорзальной стороны и направляется медиально уже позади мужского полового протока. Впереди желточника Яницкий обнаружил небольшую полость, которая, повидимому, соответствует семеприемнику или наполненному спермой яйцеводу. Он указывает, что желточник занимает в середине членика вентральное положение, что наводит нас на некоторое сомнение о правильности описания вида. Не исключена возможность, что дорзальной стороной гельминта является именно та, у которой находится желточник. В этом случае половые протоки оказываются вентрально от выделительных сосудов, как у *Linstowia jheringi*. Таким образом, систематическое положение *L. didelphydis* Janicki нельзя считать твердо установленным.



234. Mathevotaenia didelphydis (Rud., 1819)

1 — схема строения концевых участков половых путей; *2* — гермафродитный членик (по Яницкому, 1906)

Литература: Baer, 1927a; Janicki, 1904, 1906 Hughes, 1940 Meggitt, 1934.

4. *Mathevotaenia erinacei* (Meggitt, 1920) n. comb.

Синоним: *Oochoristica erinacei* Meggitt, 1920

Хозяева: насекомоядные старого света — *Aethechinus algirus* (Duvernoy), *A. rozeti* (Duvernoy), *Erinaceus* sp.

Географическое распространение: Северная Африка, Ирак.

Историческая справка. В состав этого вида Жуайе (Joueyx, 1927) включает паразитов песчанки *Meriones schawi* Rozet, описанных им под названием *Oochoristica erinacei* var. *rodentinum*. Они отличаются от типичной формы *O. erinacei* большими размерами тела, иными размерами бурсы цирруса, в несколько раз более крупными яйцами и обитанием в организме грызунов. Учитывая перечисленные особенности, мы рассматриваем паразитов грызунов в качестве отдельного вида — *Mathevotaenia rodentinum* sp. nov. Меггит (1934) в числе синонимов *O. erinacei* указывает также *O. amphisbetela*, которую мы приводим в качестве самостоятельного вида матевотении.

Описание (по Жуайе, 1927, стр. 171—172). Длина тела 15 мм, ширина 1 мм. Диаметр сколекса 0,33 мм, ширина присосок 0,14 мм. Половые отверстия открываются в передней трети латерального края члеников. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. Около 30—50 семенников располагаются в один слой позади и по сторонам от желочника. Семепровод извивается перед впадением в бурсу цирруса 0,1 мм длины, которая открывается в довольно глубокий половой атриум. Женские половые железы лежат по средней линии. Довольно компактный двудольный яичник подковообразной формы. Желточник в виде полумесяца с вырезкою на переднем крае лежит позади яичника. Вагина открывается позади бурсы цирруса, семеприемника не образует.

Яйца 0,015 мм в диаметре, заполняют весь членик.

Литература: Baer, 1927; Hughes, 1940; Joyeux 1923; Joyeux et Baer, 1928; Meggitt, 1920; Stiles et Stanley, 1931.

5. *Mathevotaenia figurata* (Meggitt, 1927) n. comb.

Синонимы: *Oochoristica figurata* Meggitt, 1927; *Oochoristica incisa* (Marotel, 1899,) Meggitt, 1934.

Хозяин: землеройка — *Crocidura murina* (L.) (= *Crocidura coerulea* = *Suncus coeruleus*).

Место обитания: Рангун (Бирма).

M. figurata представляет единственный вид цепней подсем. *Linstowiinae*, обитающих в кишечнике землероек. Меггит первоначально описал его под именем *Oochoristica figurata* Meggitt, 1927, но в 1934 г. он списал этот вид в синонимы *Oochoristica incisa* (Marotel, 1899) Meggitt, 1934, которая паразитирует у барсуков Западной Европы. По количеству семенников эти виды, действительно, сходятся, но отличаются по экологическим, географическим данным, а также по размерам тела и строению половой клоаки. Необходимо также отметить, что автором вида *O. incisa* является Райе (Railliet, 1899), а не Маротель.

Имеющиеся в литературе данные по анатомии этих видов довольно скудны, а для того чтобы сделать вывод об их идентичности, нужно произвести сравнительное изучение всех систем и органов того и другого вида. В этом случае, безусловно, будут выявлены более глубокие анатомические отличия, но и перечисленные выше обязывают нас рассматривать *O. figurata* и *O. incisa*, как два самостоятельные вида.

Описание (по Меггиту, 1927, стр. 142). Длина тела 11—16 мм, ширина 1 мм. Сколекс 0,25 мм в диаметре, сходен по форме с таковым представителей рода *Inermicapsifer*. Позади сколекса следует участок тела, обладающий ложной сегментацией, которая распространяется и на область, где имеется внутренняя членистость. При этом внешняя ложная сегментация не соответствует внутренней. Членики, судя по рисунку, краспедотного типа; все они не менее как в два раза более вытянуты в поперечном направлении.

Половые отверстия находятся в передней четверти края члеников. Половая клоака мелкая. В члениках содержится по 24—33 семенника, которые располагаются в две равные боковые группы, соединенные позади желточника одним рядом семенников. По бокам от женских желез они почти доходят до переднего края яичника. Бурса цирруса достигает дном своим линии прохождения поральных экскреторных сосудов. Яичник состоит из двух латеральных долей, соединенных узким перешейком

и состоящих из пальцевидных отростков. Поральная доля крупнее противоположной и заходит дальше кпереди. Желточник располагается позади перешейка яичника.

Меггит пишет: «Матка, очевидно, отсутствует, яйца неожиданно оказываются в капсулах тогда как яичник еще функционирует». Яйцевых «капсул» не менее 300. Они заполняют весь членик и проникают в кортикальную паренхиму.

Основные этапы развития половой системы: семенники появляются в 19-м членике, яичник в 33-м, развитого состояния половые железы достигают в 55-м, хотя семенники созревают несколько раньше; яйцевые «капсулы» отмечены в 65-м сегменте.

Литература: Hughes, 1940; Meggitt, 1927, 1934; Southwell, 1930; Stiles et Stanley, 1932.

6. *Mathevotaenia herpestis* (Kofend, 1917) n. comb.

Хозяева: африканские хищники и насекомоядные — *Galerella sanguineus* (Rüpp.), *Atelerix spiculus* Thomas, *A. spinifex* Thomas.

Место обнаружения: Судан (Африка).

Жуайе и Бэр предполагают, что облигатным хозяином этого вида цестод являются насекомоядные рода *Atelerix*, а *Herpestes* оказалась инвазированной случайно, при поедании облигатных хозяев.

Описание (по Кофенд, 1923, стр. 1—4). Изученный материал состоял из одного целого экземпляра и нескольких фрагментов стробилы. Длина тела 60 мм. Ширина стробилы постепенно нарастает и достигает 3 мм в области гермафродитных члеников, после чего снова постепенно убывает до 2 мм. Членики краспедотного типа; их задний конец в виде воротника окружает передний конец каждого позади лежащего сегмента. Сколекс 0,291 мм в диаметре; четыре присоски способны глубоко погружаться в ткань сколекса. Шейка отсутствует. Кутикула очень толстая — 0,0118 мм толщины; под ней располагается тонкий слой субкутикулярной мускулатуры и затем слой продольных волокон. Продольная мускулатура на границе медуллярной паренхимы образует кольцевой слой правильно расположенных пучков. Кнутри и кнаружи от него пролегают поперечные волокна. За внешним поперечным находится второй продольный слой, состоящий из мелких анастомозирующих пучков, пронизывающих в беспорядке кортикальную паренхиму, содержащую многочисленные дорзо-вентральные волокна.

Установлено лишь наличие одной пары продольных экскреторных сосудов, диаметр которых меняется в каждом членике. В начале сегмента (возраст которого не указан.— *А. С.*) он имеет 0,074 мм ширины, затем сужается до 0,025 мм с тем, чтобы у задней границы вновь расшириться до прежней ширины. В начале вздутия от внутренней стенки сосуда в его просвет свешивается пластинка клапана. Возможно, имеется также и дорзальный сосуд. Бэр (1927, стр. 172) указывает, что экскреторная система сильно разветвлена.

Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Половая клоака глубокая, 0,140 мм глубины. В дистальной части она почти замкнута, а в проксимальной всегда образует пузыревидное расширение. 50—60 семенников располагаются полукругом позади и по бокам от женских половых желез, в два слоя. Они имеют овальную форму. В вертикальном направлении их диаметр составляет 0,120 мм, а по другим осям 0,037—0,046 мм,

Вытянутая бурса цирруса 0,219 мм длины. У внутреннего конца втянутого цирруса располагаются железистые клетки, заполняющие почти всю полость бурсы. Двукрылый лопастный яичник лежит по средней линии, у вентральной стенки членика. Дольки яичника сходятся к его перешейку, лежащему вентрально. От дорзальной поверхности перешейка отходит яйцевод, образующий вначале овальное расширение, окруженное мелкими железистыми клетками. Далее яйцевод описывает крутую петлю, поднимающуюся почти до верхней границы мозговой паренхимы, сливается с вагиной, после чего образует S-образную петлю, направленную вентрально, и проникает в тельце Мелиса. Позади яичника находится поперечно вытянутый желточник, состоящий из коротких, толстых долек, впадающих в главный поперечно расположенный резервуар; от него отходит проток. Последний входит в тельце Мелиса и сливается с каналом оплодотворения. Отсюда в дорзальном направлении отходит тонкостенный маточный проток; он в легких изгибах следует вперед, на уровне мостика яичника отгибается вентрально и переходит в матку. Внутри тельца Мелиса проток образует расширение. Вульва находится вентрально и позади мужского отверстия. Вагина тянется параллельно сумке цирруса, затем огибает спереди и дорзально яичник и сливается с яйцеводом. На большем протяжении ее диаметр постоянен и равен 0,007 мм. Лишь перед слиянием с яйцеводом она суживается. Латеральная (копулятивная) часть вагины имеет толстую стенку, а изнутри усажена тонкими волосками. Молодая матка имеет вид поперечной трубки, лежащей неподалеку от переднего края членика у вентральной поверхности. Вскоре она начинает давать отростки в стороны и кзади. Две латеральные ветви проходят под вентральными экскреторными сосудами и загибаются кпереди. В более зрелом состоянии ветви матки анастомозируют и занимают всю вентральную поверхность мозгового вещества. В зрелых члениках матка разрушается, и яйца поодиночке залегают в паренхиме. Яйца 0,054 × 0,032 мм в диаметре, снабжены тремя оболочками, из которых две наружные толстые, а внутренняя, примыкающая к зародышу, очень нежная.

Литература: Baer, 1927a; Hughes, 1940; Joyeux et Baer, 1930; Kofend, 1917, 1923; Meggitt, 1934; Stiles et Baker, 1935; Stiles et Stanley, 1932.

7. *Mathevotaenia ichneumontis* (Baer, 1924) n. comb.

Синоним: *Oochoristica ichneumontis* Baer, 1924

Хозяин: африканские хищники *Galerella gracilis* (Rupp.), *Putorius* sp.

Место обнаружения: Восточная и Южная Африка.

Этот вид переведен нами в род *Mathevotaenia* из рода *Oochoristica*, куда он был помещен автором вида Бэром в 1924 г.

Описание (по Бэру, 1927a, стр. 172—173). Этот червь имеет около 100 мм в длину и 4 мм в ширину. Сколексы в материале Бэра (1924) отсутствовали и строение их по сию пору осталось неизвестным. Мускулатура и экскреторная система не описаны. Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются в передней трети латерального края члеников. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Около 90—100 семенников располагаются позади и по сторонам от желточника, выступая за линии экскреторных сосудов. Каждый семенник имеет размеры 0,130 × 0,084 мм. Окруженный простатическими железистыми клетками семепровод сильно извивается. Сумка цирруса 0,2 мм длины и 0,08 мм толщины. Вагина открывается позади и вентрально

от бурсы цирруса. Она окружена слоем сильно окрашивающихся клеток. Семеприемник отсутствует. Женские половые железы располагаются в центре сегмента. Яичник слегка лопастный. «Маточные капсулы» занимают всю медуллярную паренхиму, могут выходить за границы среднего поля. Яйца 0,046 мм в диаметре и онкосферы — 0,030 мм.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Hughes, 1940; Meggitt, 1934; Stiles et Baker, 1935.

8. *Mathevotaenia lemuris* (Beddard, 1916) n. comb.

Синонимы: *Linstowia lemuris* Beddard, 1916; *Oochoristica lemuris* (Beddard, 1916) Baer, 1926

Хозяин: толстый лори — *Nycticebus tardigradus* E. Geoff.

Локализация: тонкие кишки.

Место обнаружения: Индия (?).

Описание вида дано Беддаром (Beddard, 1916) на основании изучения двух экземпляров цестод, обнаруженных в кишечнике лемура. С тех пор повторных находок не было.

Систематическое положение вида менялось. Беддар, 1916, поместил его в род *Linstowia*; Бэр в 1926 г. перенес в род *Oochoristica*. Меггит, 1934, в число синонимов этого вида цестод лемуров включает *Oochoristica symmetrica* (Baylis, 1927), которая обитает у мышей и крыс. Однако последующие авторы в своих работах приводят оба вида раздельно и оставляют в составе рода *Oochoristica*. Сохраняя видовую самостоятельность того и другого паразита, мы их причисляем к роду *Mathevotaenia*.

Описание (по Беддару, 1916, стр. 695—699). Длина около 75 мм, наибольшая ширина 4 мм. Сколекс почти сферический, 1 мм ширины. За ним следует короткая несегментированная шейка.

Продольная мускулатура разделена поперечными волокнами на два слоя. Во внутреннем слое относительно толстые мышечные волокна сгруппированы по 3—6 в небольшие пучки. Наружный слой состоит из беспорядочно разбросанных волокон меньшего диаметра. Вентральные экскреторные сосуды имеют боковые ветви, образующие сеть анастомозов.

Половые отверстия неправильно чередуясь, открываются, преимущественно, на одной стороне стробилы.

Семенники располагаются в дорзальной части медуллярной паренхимы. Общее количество семенников в членике составляет около 76—100. Бурса цирруса сравнительно небольшая, сферической формы, достигает линии экскреторного сосуда. Мускулатура стенки бурсы сильно развита. Семяпровод извивается внутри и за пределами бурсы цирруса. Половая клоака разделяется на два отдела: узкий наружный и вздутый внутренний. Яичник состоит из булавовидных долек, целиком покрывающих желточник. В развитых гермафродитных члениках вагина подразделяется на три отдела: первый — короткий дистальный с толстыми стенками и узким просветом, второй — наиболее длинный, покрытый снаружи слоем железистых клеток. Он постепенно расширяется ко внутреннему концу и неожиданно у края яичника превращается в третий отдел, представляющий собой узкий канал, впадающий в подковообразно изогнутую часть яйцевода, который рассматривается Беддаром в качестве четвертой части вагины. Этот расширенный участок яйцевода от яичника до тельца Мелиса наполнен сперматозоидами и выполняет роль семяприемника. Матка существует кратковременно. Она подстилает яичник с вентральной стороны, а по бокам от яичника дает ветви и в дорзальном направлении.

Временами она становится сетчатой. Впоследствии стенки маточной полости исчезают, и яйца оказываются вкрапленными в паренхиму. Местами онкосферы заходят из мозговой паренхимы в кортикальную.

Литература: Baer, 1927a; Beddard, 1916; Hughes, 1940; Meggitt, 1934.

9. *Mathevotaenia marmosae* (Beddard, 1914) n. comb.

(рис. 63)

Синонимы: *Oochoristica marmosae* Beddard, 1914; *Linstowia* (*Paralinstowia*) *jheringi* (Zschokke, 1904); Baer, 1927, p. p.

Хозяин: американское сумчатое — *Marmosa elegans* Waterh.

Историческая справка. Этот гельминт был впервые описан Беддаром (Beddard, 1914) под именем *Oochoristica mormosae* от американского сумчатого, умершего в зоосаде (Лондон). Бэр (1927) поместил его в число синонимов *Linstowia (Paralinstowia) jheringi* (Zschokke, 1904), не отразив, однако, в диагнозе вида особенностей строения *O. marmosae*, хотя последняя значительно отличается от типичных экземпляров *L. jheringi*: 1) размеры тела *O. marmosae* в 2—3 раза крупнее; 2) число семенников также в 2—3 раза больше; 3) экскреторная система образует сеть вторичных канальцев; 4) циррус лишен вооружения, свойственного *L. (P.) jheringi*. Все это вызывает необходимость восстановления видовой самостоятельности *Oochoristicae marmosae* Bedd., которую мы переводим в род *Mathevotaenia* Akhumian, 1946. Последняя отличается от *Linstowia* (*Paralinstowia*) Baer, 1927, прежде всего характером прохождения половых протоков. Поскольку этот признак в оригинальном описании не отмечен, мы руководствуемся в определении родовой принадлежности цестоды иными признаками, строением женских половых путей в частности. В этом плане весьма интересны данные Беддара, приведенные им для сравнения в описании *Linstowia lemuris* — *Mathevotaenia lemuris* (Beddard, 1916). *Linstowia lemuris* и *Oochoristica marmosae* подобно *Mathevotaenia symmetrica* и *Mathevotaenia skrjabini*, обладают той характерной особенностью, что вместо вагины роль семеприемника у них выполняет яйцевод, а проксимальная часть вагины имеет вид тонкой капиллярной трубки.

На этом основании, учитывая их анатомическую и эколого-географическую близость, мы помещаем оба вида в один и тот же род *Mathevotaenia* Akhumian, 1946.

Описание (по Беддару, 1914, стр. 269—281, рис. 4—8). Длина тела около 84 мм. Наибольшая ширина в области зрелых члеников около 3 мм. В живом состоянии сегменты могут вытягиваться продольно; фиксированные, все они вытянуты в поперечном направлении. Членики краспедотного типа. Половые отверстия, локализуясь в передней трети края члеников, неправильно чередуются. Пучки внутреннего слоя продольной мускулатуры состоят из 15—20 волокон каждый. Наружный слой слагается из отдельных волокон, лишь временами сходящихся по 2—3 в тонкие пучочки. Экскреторная система представлена двумя парами латеральных стволов, а также боковыми ветвями, отходящими от вентральных сосудов и образующими сложную сеть, пронизывающую весь членик. Из числа наиболее крупных ветвей 5—6 отходят кнаружи, пересекая главный нерв, и примерно такое же количество или более отходит кнутри от главных сосудов. Дорзальный экскреторный сосуд располагается дорзально и временами кнаружи от вентрального.

Женские половые железы крупные, залегают в центре членика, а семенники занимают оставшееся пространство, располагаясь преимущественно по бокам, но один ряд их пролегает позади и над женскими железами.

Общее количество семенников, повидимому, должно составлять около сотни, так как в одном горизонтальном срезе можно насчитать до 50 семенников. Грушевидная маленькая бурса цирруса едва достигает нервного ствола. Она открывается в узкую глубокую половую клоаку впереди от вульвы. Циррус невооруженный. Семепровод тянется параллельно вагине, образуя рыхло лежащие петли. Семевыносящие канальцы сильно анастомозируют, образуя густую сеть. Двукрылый яичник располагается в передней части членика. Он состоит из тесно расположенных пальцевидных долек. Желточник значительно меньше яичника по размерам и напоминает его по форме. Дистальная часть вагины на значительном протяжении изнутри усажена ресничками. Молодая матка на протяжении 2—3 сегментов имеет вид поперечной трубки, расположенной впереди и вентрально от половых желез; на концах ее образуются расширения, дивертикулы. Далее на протяжении 30 члеников матка представлена в виде овальных тесно сближенных камер, наполненных яйцами и занимающих вентральную часть членика. Первоначально эти камеры располагаются лишь в передней части членика. Позднее они распространяются шире и даже заходят в кортикальную паренхиму, затем полость камер зарастает паренхимой и яйца оказываются поодиночке лежащими в мозговой и даже в кортикальной паренхиме. Последнее имеет место преимущественно в боковых участках стробилы. Следует отметить, что описанные камеры не имеют собственной стенки. Яйцеклетки первое время лишены яйцевых оболочек и находятся в непосредственном окружении клеток паренхимы. Самой первой возникает оболочка, непосредственно окружающая эмбрион; позднее образуется наружная сильно красящаяся оболочка, граничащая с паренхимой.

Литература: Baer, 1927a; Beddard, 1914; Meggitt, 1934.

10. *Mathevotaenia megastoma* (Diesing, 1850) n. comb.

(рис. 235)

Синонимы: *Taenia megastoma* Diesing, 1850; *Oochoristica megastoma* (Diesing, 1850) Zschokke, 1905; *Bertiella fallax* Meggitt, 1927

Хозяева: американские широконосые обезьяны — *Alouatta belzebul* L., *A. caraya* Humb., *A. nigra* Geoff., *Ateles vellerosus* Gray, *Brachyteles arachnoides* Geoff., *Callicebus amictus* (Geoff.,) *C. callugatus* (Natt.), *C. personatus* Geoff., *C. torquatus* (Hoffman), *Cebus apella* Kuhl., *C. capucinus*, *C. fatuellus* L., *C. macrocephalus* Spix, *C. niger* Geoff., *C. robustus* Kuhl., *C. xanthostomus*, *Hapale melanura* Geoff., *Mystax bicolor* (Geoff.), *M. ursulus* (Geoff.).

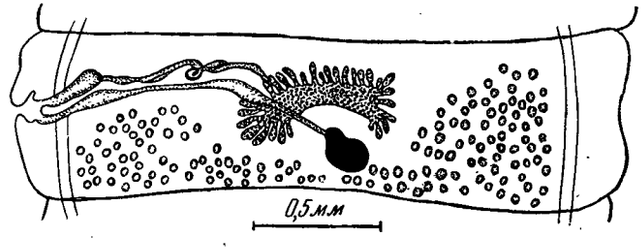
Географическое распространение: Америка.

M. megastoma (Diesing) представляет довольно обычного паразита обезьян Нового Света. Это один из самых крупных представителей сем. *Linstowiidae*. Столь необычайное для цепней название гельминта объясняется тем, что Дизинг (1858) ошибочно приписал ему наличие на вершине сколекса крупного ротового отверстия.

Историческая справка. *Mathevotaenia megastoma* была описана впервые Дизингом сто лет тому назад под именем *Taenia megastoma* Diesing, 1850. Чокке (1905) причислил вид к роду *Oochoristica*. Это положение за ним сохранялось до последнего времени. Мы переводим его в род *Mathevotaenia*. В список синонимов этого вида мы включаем *Bertiella fallax* Meggitt, 1927, исходя из сходства в морфолого-анатомических и эколого-географических данных.

Описание (по Бэру, 1927a, стр. 175—176). Длина тела достигает 650 мм, максимальная ширина 4 мм. Сколекс 0,66 мм в диаметре. Число члеников стробилы не менее 700. Шейка 4 мм длины. Сегменты вытянуты поперечно.

Половые отверстия локализуются в передней половине бокового края члеников. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. 160—200 семенников располагаются позади и по сторонам от женских половых желез. Бурса цирруса относительно маленькая, грушевидная, 0,11—0,15 мм длины и 0,09 мм толщины. Семепровод сильно извивается. Мужские половые отверстия открываются косо впереди вульвы в глубокую половую клоаку. Женские половые железы располагаются в центре членика. Вагина на значительном протяжении окружена множеством мелких железок. В зрелых гермафродитных члениках она расширяется, выполняя роль семеприемника. Яйца распространяются одиночно по всей медуллярной паренхиме, частично и в боковых частях сегмента. Они имеют размеры 0,046—0,049 мм.



235. Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.
Гермафродитный членик (по Меггиту, 1927)

Люэ (1895), описывая экземпляры от *Callicebus personatas* (Geoffr.) и *Allouatta caraya*, приводит несколько иные анатомические данные: a) размер бурсы цирруса он определяет цифрами 0,205 × 0,150 мм, b) отмечает наличие маленького овального семеприемника.

Литература: Baer, 1927a; Diesing, 1850, 1856; Meggitt, 1927; Zschokke, 1905.

11. *Mathevotaenia parva* (Janicki, 1904) n. comb.

(рис. 236)

Синонимы: *Davaineia parva* Janicki, 1904; *Oochoristica parva* (Janicki, 1904) Baer, 1935, not *Oochoristica parva* (Sandground, 1926) Meggitt, 1934, not *O. parva* Baylis 1929, not *Oochoristica parva* Stunkard, 1938

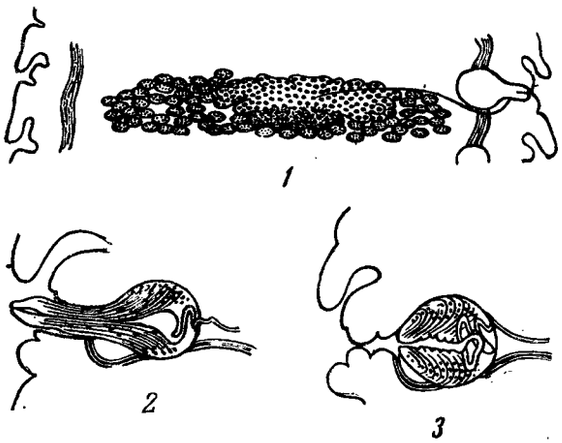
Хозяин: *Erinaceus* sp.

Место обнаружения: остров Кипр.

Историческая справка. Вид описан Яницким как представитель рода *Davainea* под именем *Davainea parva* Janicki, 1904. Бэр (1935) перенес его в род *Oochoristica*. В настоящее время *Davainea parva* Janicki, 1904, мы считаем представителем рода *Mathevotaenia*.

Описание (по Яницкому, 1904, стр. 774—775). Длина 21 мм, максимальная ширина 2 мм, сколекс 0,33 мм в диаметре. Шейка 1,27 мм длины. Все членики вытянуты в поперечном направлении. Отношение длины к ширине у развитых гермафродитных сегментов составляет 1:8; зрелые почти квадратны. Известковые тельца отсутствуют. Половые отверстия локализуются у передней границы члеников. Половые протоки проходят дорзально от выделительных сосудов и нерва. Около 80 семенников лежат позади и по бокам женских желез в две латеральные группы, соединенные

позади желточника одним рядом семенников. Округлая бурса цирруса имеет слабую мышечную стенку. До вхождения в бурсу семепровод образует многочисленные извилины. Двукрылый, вытянутый в ширину



236. Mathevotaenia parva (Janicki, 1904) n. comb.

1 — гермафродитный членик; *2* и *3* — бурса цирруса при выставленном и втянутом циррусе (по Яницкому, 1906)

яичник несколько сдвинут в поральную сторону. Позади него в медиальном положении располагается желточник. Вагина проходит позади бурсы цирруса. Матка в виде поперечной трубки с дорзальными ветвями. В зрелых члениках яйца лежат в паренхиме изолированно друг от друга.

Литература: Baer, 1927a, 1935; Hughes, 1940; Janicki, 1904, 1906; Loewen, 1940.

12. *Mathevotaenia rodentinum* (Joyeux, 1927) sp. nov.

(рис. 237)

Синоним: *Oochoristica erinacei* var. *rodentinum* Joyeux, 1927

Хозяин: африканские грызуны — *Meriones schawi* Rozet., *Meriones* sp., *Mus musculus* L.

Географическое распространение: Алжир.

Историческая справка. Этот паразит встречается у грызунов Северной Африки. По данным Жуайе и Бэра, 1928, он был обнаружен у 8 мышей (*Mus musculus* L.) из 201 вскрытых, что составляет 4%. Жуайе (Joyeux, 1927), а также Жуайе и Бэр (1928) причисляют его к виду *O. erinacei*, рассматривая в качестве вариации. В своих логических построениях они базируются на сходстве в количестве семенников.

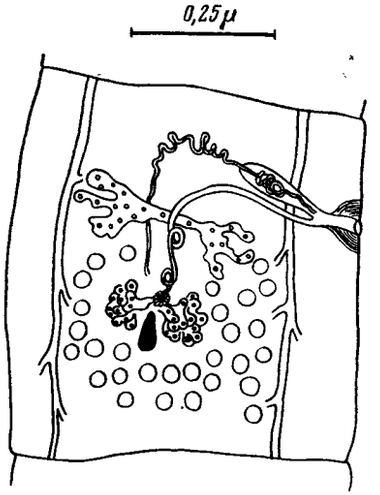
Против этого могут быть выставлены следующие соображения.

1. Количество семенников — признак важный для систематики, но может быть неограниченное количество видов любого рода с одинаковым количеством семенников. Действительно, var. rodentinum отличается по ряду других признаков от типичной формы.

2. При наличии морфологического сходства паразитических червей относят к разным видам, если они отвечают критерию вида во всех других отношениях. Даже нематоды, которые в массе сравнительно мало специфичны в отношении окончательных хозяев, дают нам примеры

«биологических видов» (*Ascaris suum* и *Ascaris lumbricoides* и пр.). До момента получения результатов опытов перекрестного заражения, доказывающих их идентичность, мы предпочитаем рассматривать обе формы как два самостоятельных вида.

Описание (по Жуайе, 1927, стр. 510—511). Длина тела у сильно сократившихся экземпляров достигает 40 мм; максимальная ширина 1 мм. Сколекс 0,5, эллипсоидные присоски 0,160×0,100 мм. Шейка отсутствует. Субкутикулярная мускулатура хорошо развита. Продольная паренхимная мускулатура стробилы слабая; она слагается из 30 пучков, включающих по 15—20 волокон. Пучки расположены довольно правильно. Имеется две пары экскреторных сосудов, из которых вентральные 0,028 мм в диаметре отдают большое количество вторичных ветвей, образующих анастомозы. Дорзальные каналы около 0,008 мм ширины. Известковые тельца немногочисленны. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами. В каждом членике, по данным Жуайе и Бэра (1928), насчитывается по 30—50 семенников, расположенных в задней части членика. Семепровод сильно извивается внутри и за пределами бурсы цирруса. Семенные пузырьки отсутствуют. Бурса цирруса 0,16—0,17 мм длины и 0,045 мм толщины; она далеко переходит за линию положения вентральных экскреторных сосудов. Циррус невооруженный. Половая клоака окружена крупным сфинктером. Сильно ветвящийся двукрылый яичник располагается почти в середине членика. Желточник продольно вытянутый. Тельце Мелиса имеется. Вагина пролегает сначала позади сумки цирруса, затем пологой дугой отгибается кзади, образует два спиральных хода (до пересечения с яичником) и несколько расширяется у проксимального конца, но настоящего семеприемника не образует. Матка в виде поперечной трубки с выростами в различных направлениях довольно рано проявляется впереди яичника. Зрелые членики набиты «капсулами» (т. е. яйцами. — *А. С.*) 0,045 мм в диаметре. Оболочка, непосредственно одевающая зародыш, 0,023×0,017 мм в диаметре.



237. Mathevotaenia rodentinum (Joyeux, 1927) sp. nov.

Гермафродитный членик (по Жуайе, 1927)

Литература: Hughes, 1940; Joyeux, 1927; Joyeux et Baer, 1928; Joyeux et Foley, 1930; Meggitt, 1934.

13. *Mathevotaenia skrjabini* Spassky, 1949.

(рис. 62, 238)

Хозяин: ушастый еж — *Erinacus* (*Hemiechinus*) *auritus* Gm. (вскрытия 24-й и 35-й Союзных гельминтологических экспедиций).

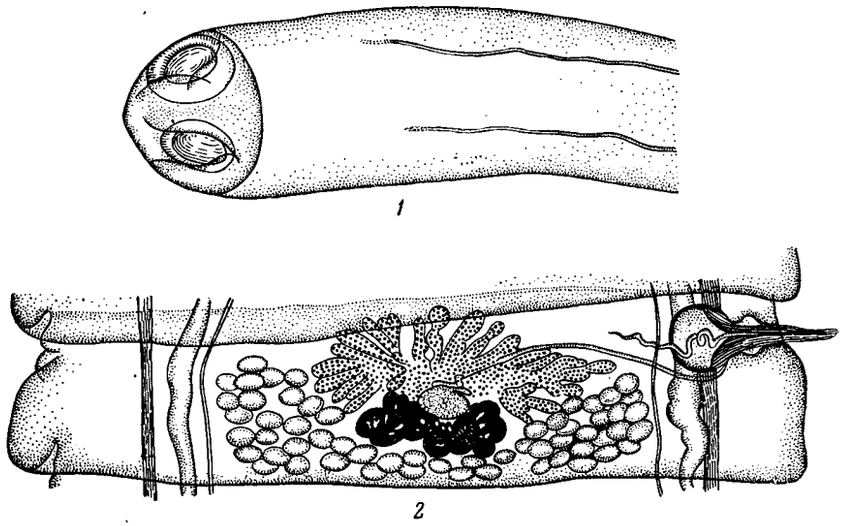
Географическое распространение: Средняя Азия.

Локализация: кишечник.

Интенсивность инвазии: 1—2 экземпляра.

Описание. Длина зрелого экземпляра достигает 155 мм. Максимальная ширина 6 мм, приходится на область зрелых члеников (измерения производились после заделки в бальзам).

Сколекс округлый, 0,320 мм длины и 0,400 мм ширины, снабжен шестью сильными присосками, расположенными попарно на вентральном и дорзальном вздутиях сколекса, ограниченных сзади складкой кутикулы. Размер присосок 0,160—0,200×0,120—0,140 мм. Хорошо развитая шейка 1 мм длины и 0,434 мм ширины. Стробила плотная, аполизическая. Сегментация выражена весьма отчетливо, лишь при переходе в шейку



238. Mathevotaenia skrjabini Spassky, 1949

1 — сколекс с шейкой; *2* — гермафродитный членик (по Спасскому, 1949)

границы проглоттид постепенно стушевываются. Членики красподотного типа; их задний край нависает над передним концом позади лежащего сегмента. Число сегментов достигает 280. На всех стадиях развития членики вытянуты в поперечном направлении. Молодые сегменты короткие, 0,040 мм длины и 0,350 мм ширины, развитые гермафродитные — 0,350 мм длины и 2,5 мм ширины, зрелые сегменты 2×4—6 мм.

Тело гельминта покрыто кутикулой 0,006 мм толщины. Под ней располагаются субкутикулярная мускулатура и субкутикулярный слой ткани, состоящий из колбовидных клеток, достигающих 0,050 мм длины и 0,012 мм в диаметре у внутреннего конца. Эти клетки располагаются перпендикулярно к кутикуле. Поперечные мышечные волокна паренхимной мускулатуры с вентральной и с дорзальной стороны четко ограничивают зону медуллярной паренхимы, пронизанную многочисленными волокнами вертикального направления. В кортикальном слое разбросаны обильно представленные продольные мышечные волокна. Лишь на границе с медуллярной паренхимой они временами образуют мелкие пучки, включающие по 2—4 волокна. По бокам стробилы, волнообразно изгибаясь, тянутся продольные выделительные сосуды, из которых вентральные в области шейки имеют диаметр 0,012 мм, в области гермафродитных члеников — 0,060 мм и в области зрелых члеников — 0,100 мм. Диаметр дорзальных стволов в середине стробилы составляет 0,012 мм. В мозговой

паренхиме распространяется сеть довольно крупных вторичных канальцев, связанных с вентральными боковыми сосудами.

Половые отверстия неправильно чередуются; порядок чередований следующий: 1 : 2 : 5 : 1 : 1 : 1 : 2 и т. д. Они располагаются в передней четверти длины края члеников. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами. На расстоянии 1,0—1,5 мм от сколекса, чуть порально от средней линии, становятся заметными зачатки женских половых желез в виде сплошного скопления клеток, включающего также и проксимальные отрезки половых протоков. Семенники закладываются несколько позднее в виде дисперсной массы мелких групп эмбриональных клеток. Полного развития мужские и женские половые железы достигают на расстоянии 23 мм от сколекса. 75—90 округлых семенников рассредоточено по бокам от женских гонад. Латеральные группы соединяются позади желточника узкой полоской семенников, расположенных в 1—2 ряда. На поперечном срезе они залегают в 1—3 этажа. Семенники поральной группы распространяются кпереди до линии прохождения половых протоков; апоральная группа достигает переднего края членика, почти соприкасаясь с апоральной группой семенников впереди лежащего сегмента. В молодых участках стробилы группы семенников смежных члеников не сливаются между собою. Семепровод проходит между долями яичника с дорзальной стороны, отклоняется к поральному краю стробилы и образует клубок сложно переплетающихся извилин, окруженных железистой (?) тканью. При наполнении спермой в этом участке семепровод достигает 0,035 мм толщины. После проникновения в бурсу цирруса канал снова образует несколько петель, которые при полном вытяжении цирруса совершенно выпрямляется. Бурса цирруса шаровидной формы 0,150—0,170 мм в диаметре, располагается впереди вагины. Дном своим она может достигать линии вентрального экскреторного сосуда. Стенка бурсы необычайно мускулистая. Ее мускулатура подразделяется на две группы.

а) Собственная мускулатура стенки. Она усиливается в направлении к проксимальному полюсу бурсы и, наоборот, убывает к ее наружному полюсу, где незаметно переходит на стенку цирруса. Описанная мускулатура играет роль компрессора, сдавливающего содержимое бурсы. При ее сокращении циррус выворачивается из клоаки на расстояние до 1 мм.

б) Вторая группа слагается из продольных мышечных волокон, расположенных внутри полости бурсы. Проксимальным концом эти волокна фиксируются к внутренней поверхности бурсы, а наружным вплетаются в стенку цирруса. Они образуют многочисленные сильные пучки, заполняющие почти всю полость бурсы, оставляя лишь небольшое пространство, занятое извилинами семепровода. Эти мышцы могут быть названы ретрактором цирруса. Ретрактор сумки цирруса отсутствует. Высунутый циррус очень массивен, лишен щетинок и шипов. Толщина его при основании достигает 0,100 мм и постепенно убывает в направлении к свободному концу. Половая клоака очень глубокая, 0,140 мм глубины. Стенки ее выстланы гладкой кутикулой. Дистальная часть клоаки, если циррус втянут, всегда замкнута; средняя часть представляет бокаловидную полость 0,050 мм ширины, переходящую в проксимальный цилиндрический участок. Последний лишь немного уже среднего расширения; он обычно заполнен основанием выставленного цирруса. От стенки среднего расширения клоаки тянутся многочисленные радиальные мышечные волокна, теряющиеся в окружающей паренхиме; лишь наиболее латерально расположенные волокна прикрепляются наружным концом к кутикуле вокруг наружного отверстия клоаки. Женские половые железы

располагаются в середине членика, будучи несколько сдвинуты в поральную сторону. Многолопастный вееровидный яичник 0,940 мм в поперечнике, в развитом состоянии занимает около половины ширины среднего поля членика, располагаясь преимущественно в передней части последнего, По ходу вагины дубинковидные лопасти яичника группируются в два крыла: меньшее — поральное и бо́льшие — апоральные. Лопасти отходят по радиусам от центральной компактной массы. Массивная часть яичника располагается у вентральной границы медуллы, а лопасти отходят вперед, в стороны и дорзально. Они толще, короче и не столь многочисленны, как у *M. symmetrica*. Задний край яичника имеет полукруглую вырезку, замыкаемую сзади желточником. Пространство между ними заполнено извилинами половых протоков и тельцем Мелиса. В яичнике содержится несколько тысяч яйцеклеток, достигающих 0,020 мм в диаметре, с крупным пузыревидным ядром 0,007 мм в поперечном измерении. Желточник имеет лопастное строение, но, в отличие от яичника, лопасти его короткие. Он имеет 0,28 мм ширины, 0,150 мм длины и занимает всю толщину медуллярной паренхимы. На его передне-верхней поверхности имеется вырезка, в которой помещается крупное тельце Мелиса. Последнее состоит из крупных грушевидных клеток, сходящихся к середине органа, где проходит тонкий проток. Диаметр тельца достигает 0,120 мм; длина отдельных клеток — до 0,070 мм. В расширенной дистальной части клеток помещается округлое ядро. Вульва располагается на дне половой клоаки, позади мужского отверстия. Копулятивная часть вагины имеет вид поперечной трубки, огибающей сзади бурсу цирруса. Почти на всем ее протяжении от вульвы до яичника она имеет одинаковую толщину (0,050—0,060 мм), довольно широкий просвет, занятый нежными ресничками, и толстую мускулистую стенку, наружный слой которой образован железистыми клетками. На расстоянии 0,7 мм от вульвы она внезапно суживается до 0,015 мм по наружному и 0,004 мм по внутреннему диаметру, превращаясь в капиллярную трубочку, которая, пройдя короткое расстояние (0,090), вливается в широкий овидукт. От заднего края центральной массы яичника в вентральном направлении отходит яйцевод, начинающийся мускулистой воронкой — овикаптом, просвет которого может замыкаться. Овидукт, дойдя до вентральной границы медуллярной паренхимы, поворачивает дорзально. На уровне тельца Мелиса он снова загибается вентрально. В самую вершину петли вливается капиллярный отдел вагины. После слияния с вагиной яйцевод образует еще несколько изгибов и проникает в тельце Мелиса, из которого выходит извилистый маточный проток. На всем протяжении от овикапта до тельца Мелиса яйцевод наполнен спермой. Его диаметр в этом участке в несколько раз превышает диаметр проксимального отрезка вагины. В просвете яйцевода одновременно мы находили зрелые яйца и массу сперматозоидов. Таким образом, у *Mathevotaenia skrjabini* яйцевод одновременно выполняет функцию семеприемника, яйцевода и канала оплодотворения. Если каналом оплодотворения у других цестод служит участок яйцевода от места слияния с каналом семеприемника до места слияния с протоком желточника, то здесь в функциональном отношении таковым является отрезок яйцевода от овикапта до тельца Мелиса. Место слияния яйцевода с протоком желточника точно не установлено, но в протоке, пронизывающем тельце Мелиса, мы могли видеть клеточные элементы желточника.

У самой вентральной границы медуллярной паренхимы к моменту созревания яиц образуется изменчивых очертаний многолопастный полый резервуар с неясно выраженными тонкими стенками. Его наполненные

яйцами латеральные лопасти проходят вентрально от экскреторных сосудов и достигают боковой границы медуллярного вещества членика. Этот резервуар мы условно называем маткой. По сторонам яичника от горизонтальных лопастей матки отходят вертикальные дивертикулы, также наполненные яйцами. Матка существует на протяжении нескольких члеников (более десятка) и затем распадается. Начинающие дробиться яйцеклетки оказываются замурованными в толще паренхимы. Округлые или овальные онкосферы окружены плотной оболочкой 0,035—0,050 мм в диаметре. Поверх этой оболочки имеется более широкая наружная, вдавленная с одного полюса в виде колпачка и легко сминающаяся в складки. Она достигает 0,080 мм в поперечнике. После обработки объекта реактивами, что связано с процессом изготовления постоянного препарата, вокруг каждого яйца становятся заметны небольшие полости с очень нежными стенками, неотделимыми от окружающей паренхимы.

Литература: Спасский, 1949.

14. *Mathevotaenia surinamensis* (Cohn, 1902) n. comb.

(рис. 239, 240, 241)

Синонимы: *Taenia surinamensis* Cohn, 1902; *Taenia acephala* Creplin et Cohn, 1902; *Oochoristica surinamensis* (Cohn, 1902) Cohn, 1903

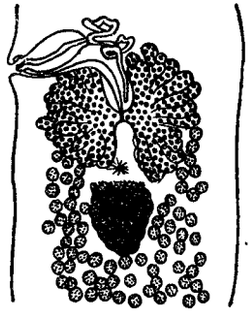
Хозяин: американские неполнозубые и сумчатые — *Dasypus novemcinctus* L., *Dasypus* sp., *Didelphys aurita* Wied., *D. marsupialis* L., *Priodontes gigas* Geoff.

Географическое распространение: Бразилия, Гвиана.

Историческая справка. Вид установлен впервые под именем *Taenia surinamensis* Коном в 1902 г. (Cohn, 1902). В том же году автор перенес его в род *Oochoristica*. Мы, со своей стороны, переносим его в род *Mathevotaenia*.

Описание (по Кону, 1903, стр. 61—66). Длина тела 160 мм, максимальная ширина 3,7 мм. Диаметр сколекса (по Бэру, 1927) 0,6—0,9 мм; размер присосок 0,26×0,018 мм. Первые проглоттиды отчетливо заметны уже на расстоянии 0,8 мм от вершины сколекса. Ширина стробилы нарастает постепенно и достигает максимума позади середины ее длины, после чего постепенно убывает. Первые членики короткие; гермафродитные и зрелые также вытянуты в поперечном направлении: гермафродитные — 0,85 мм длины и 2,9 мм ширины, зрелые — 1,8 мм длины и 3,5 мм. По данным Яницкого, продольная ось зрелых члеников может превосходить поперечную.

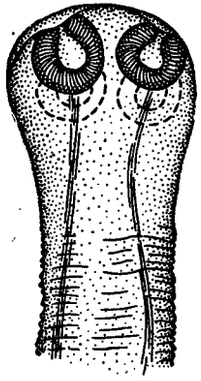
Мускулатура стробилы хорошо развита, особенно продольная. Внутренний слой продольных мышц состоит из сильных пучков. Он отделен от медуллярной паренхимы хорошо выраженным слоем поперечной мускулатуры. Внешний продольный слой состоит из многочисленных волокон. Между двумя слоями продольного направления залегает второй, более слабый слой поперечной мускулатуры. Нервная система стробилы состоит из десяти стволов, соединенных кольцевидными комиссурами в задней части каждого членика. Экскреторная система очень сильно развита. Имеется восемь продольных стволов непостоянного диаметра, соединенных в задней части каждого членика поперечным анастомозом, впереди которого располагаются добавочные перегулярные анастомозы. Продольные

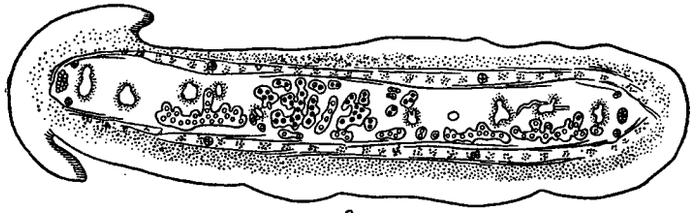


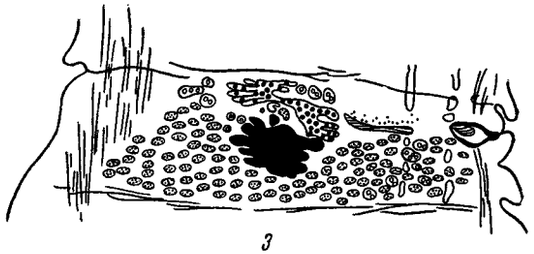


239. Mathevotaenia surinamensis (Cohn, 1902) n. comb.

Гермафродитные членики (по Яницкому, 1906)







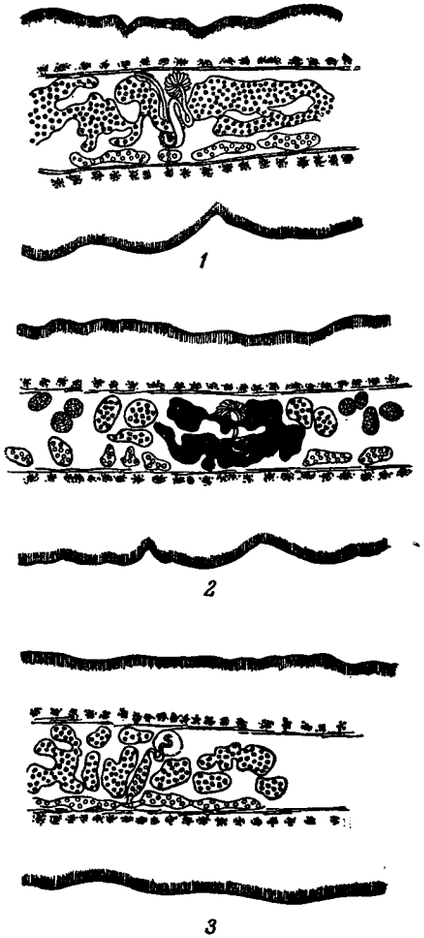
240. Mathevotaenia surinamensis (Cohn, 1902) n. comd.

1 — передний конец тела со сколексом; *2* — поперечный разрез членика с остатками матки; *3* — горизонтальный разрез гермафродитного членика (по Кону, 1903)

каналы идут параллельно друг другу в одной горизонтальной плоскости, причем самый наружный из них пролегает возле главного бокового нерва, а внутренний у средней линии, возле бокового края яичника.

Половые отверстия открываются в передней трети края члеников. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Семенники очень многочисленны (около сотни, по данным Бэра, 1927а). Они занимают все среднее поле позади женских половых желез и позади вагины. Семепровод впереди вагины образует многочисленные извилины. Бурса цирруса 0,34 мм длины и 0,18 мм ширины, очень мускулистая; она открывается в глубокую половую клоаку впереди отверстия вагины. Циррус невооруженный.

Женские половые железы располагаются по средней линии. Яичник многолопастный, состоит из двух крыльев, соединенных между собой коротким узким мостиком. Он лежит у переднего края сегмента. Позади него залегает тельце Мелиса и крупный лопастный желточник. Вагина в виде узкого толстостенного канала тянется почти прямолинейно. Она огибает яичник с дорзальной стороны и в пространстве между его крыльями образует тонкостенный семеприемник, образующий позади мостика яичника крупные петли. (Нам представляется, что эти петли образованы за счет яйцевода, как это имеет место у *Mathevotaenia skrjabini. — A. C.*).



241. Mathevotaenia surinamensis (Cohn, 1902) n. comb.

1—3 — срезы гермафродитного членика в области расположения женских половых желез и их протоков (по Кону, 1903)

От середины мостика яичника отходит овидукт с толстыми стенками и узким просветом. После слияния с вагиной образовавшийся проток направляется дорзально к тельцу Мелиса. Он густо наполнен спермой, в которой располагаются яйца. От желточника отходит короткий канал, уходящий в тельце Мелиса на слияние с протоком оплодотворения. Возникший при этом маточный проток по выходе из тельца Мелиса образует крупные извилины. Он направляется между долями яичника к вентрально расположенной матке, постепенно увеличиваясь в диаметре. Матка в виде плоского резервуара распластана у вентральной границы медуллярного вещества. От него в дорзальную сторону отходят слепые дивертикулы, проходящие между семенниками. Количество этих выростов постепенно увеличивается, и вскоре они заполняют весь членик, сливаясь в единую «маточную массу» («Uterusmasse»), при исчезновении прочих органов. Позднее матка разрушается и зрелые онкосферы свободно залегают в паренхиме.

К этому виду мы условно причисляем *Oochoristica* sp. Janicki, 1904, от *Dasypus* sp., которая отличается большими размерами тела, достигающего 600 мм длины.

Литература: Cohn, 1902; Baer, 1927.

15. *Mathevotaenia tetragonocephala* (Bremser in Diesing, 1856) n. comb.

(рис. 242)

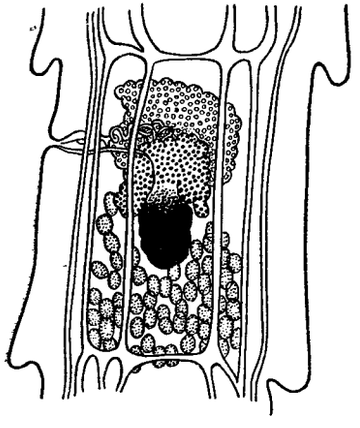
Синонимы: *Taenia tetragonocephala* Bremser in Diesing, 1856; *Taenia tetragonocephalus* (Bremser, 1856) Macalistes, 1874, ошибочно; *Oochoristica tetragonocephala* (Bremser, 1856) Janicki, 1904; *Oochoristica wageneri* Janicki, 1904; *Oochoristica* sp. Beddard, 1911

Хозяева: американские неполнозубые — *Myrmecophaga tridactyla* (L.), *Tamandua tetradactyla* (L.).

Географическое распространение: Южная Америка.

Историю изучения вида можно установить по списку синонимов. До последнего времени *Taenia tetragonocephala* причислялась к роду *Oochoristica*. Мы переводим ее в род *Mathevotaenia*.

Описание (по Люэ, 1895, стр. 211; и Бэру, 1927а, стр. 178). Длина тела 150—400 мм. Стробила содержит около 140 члеников краспедотного типа, пропорции которых могут сильно меняться. Первые членики короткие, задние вытянуты в продольном направлении, 7 мм длины и 4 мм ширины. Довольно крупный округлый сколекс имеет 0,85—1,5 мм в диаметре. Экскреторная система содержит добавочные продольные сосуды, соединенные между собой поперечными каналами.



242. Methevotaenia tetragonocephala (Bremser, 1856)
Гермафродитный членик (по Яницкому, 1906)

Половые отверстия располагаются на границе передней и средней трети длины бокового края сегментов. Половая клоака в виде длинного (0,150 мм), узкого (0,010 мм) канала открывается на вершине небольшого полового сосочка 0,160 мм в диаметре, окруженного кольцевой складкой. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. Семенников 70—80; они располагаются полукругом позади и по сторонам от женских половых желез. Сумка цирруса 0,160—0,225 мм длины и 0,08 мм толщины. Семепровод до проникновения в сумку цирруса сильно извивается. Женские половые железы, если судить по характеру распределения семенников, располагаются в середине членика. Яичник веерообразный, лежит впереди желточника. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Семеприемник отсутствует. Матка быстро разрушается, и весь слой мозгового вещества заполняют яйца, свободно лежащие в паренхиме (по Яницкому, 1904, стр. 773).

Литература: Baer, 1927a; Diesing, 1856; Janicki, 1904; Lühe, 1895.

16. *Mathevotaenia* sp. (Janicki, 1904) n. comb.

Синоним: *Oochoristica* sp. Janicki, 1904

Хозяин: броненосец — *Dasypus* sp.
Место обнаружения: Сан-Пауло (Южная Америка).

Литература: Janicki, 1904.

17. *Mathevotaenia* sp. (Douthitt, 1915) n. comb.

Синоним: *Oochoristica* sp. Douthitt, 1915

Хозяин: *Geomys bursarius* (Schaw.).
Место обнаружения: Миннезота (Северная Америка).

Литература: Douthitt, 1915; Harkema, 1936.

18. *Mathevotaenia* sp. (Cameron, 1939) n. comb.

Синоним: *Oochoristica* sp. Cameron, 1939

Хозяева: неполнозубые тамандуа — *Tamandua longicaudata*, татузия — *Tatusia novemcincta*.
Место обнаружения: остров Тринидад.

Литература: Cameron, 1939.

Род V. *Multicapsiferina* Fuhrmann, 1922

Синонимы: *Zschokkea* Fuhrmann, 1902; *Zschokkeella* Ransom, 1909.

Историческая справка. Род *Multicapsiferina* был первоначально установлен Фурманом под именем *Zschokkea* Fuhrm., 1902. Рэнсом (Ransom, 1909) заменил его название на *Zschokkeella*. Однако это родовое имя также оказалось неудачным, поскольку оно было ранее присвоено одному из родов *Hydracarina*. В связи с этим Фурман (1922) заменил его именем *Multicapsiferina* Fuhrmann, 1922.

Мы считаем, что род *Multicapsiferina*, который установлен Фурманом для одного вида цепней — *M. linstowi*, описанного по неполному экземпляру, найденному в кишечнике цесарки всего один раз, вообще не имеет права на существование. В нашем представлении род *Multicapsiferina* является синонимом рода *Porogynia* Railliet et Henry, 1909, типичный вид которого *P. paronai* (Moniez, 1892) обитает у того же хозяина — *Numida ptilorhyncha* — и обладает сходными анатомическими данными. Необходимо отметить, что *Porogynia* относится к сем. *Davaineidae* (надсем. *Davaineoidea*).

Таким образом, *Multicapsiferina linstowi* и, следовательно, весь род *Multicapsiferina* должны быть исключены из числа линстовиид и перенесены в сем. *Davaineidae*. Поскольку мы не имеем возможности изучить оригинальные препараты *M. linstowi*, считаем необходимым привести родовой диагноз и описание паразита.

Диагноз. *Linstowiinae* средних размеров. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия односторонни. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. Экскреторная система представлена четырьмя продольными стволами, соединенными сложной сетью вторичных канальцев. Семенники многочисленны, располагаются

сплошным слоем не только по всему среднему полю членика, но выходят за линию экскреторных сосудов латерально от женских половых желез. Яичник лежит кнаружи от вентрального экскреторного канала. Матка первоначально имеет вид поперечно расположенной трубки, затем распадается, и яйца распределяются по одному в паренхиме. Взрослые — у птиц (*Galliformes*).

Типичный вид: *Multicapsiferina linstowi* (Parona, 1835) Fuhrmann, 1922.

Multicapsiferina linstowi (Parona, 1885), Fuhrmann, 1922

Синонимы: *Taenia linstowi* Parona, 1885; *Hymenolepis linstowi* (Parona, 1885) Parona, 1900; *Linstowia linstowi* (Parona, 1885) Fuhrmann, 1901; *Zschokkea linstowi* (Parona, 1885) Fuhrmann, 1902; *Zschokkeella linstowi* (Parona, 1885) Ransom, 1909, *Inermicapsifer linstowi* (Parona, 1885) Baer, 1925

Хозяин: цесарка — *Numida ptilorhyncha* Licht.

Географическое распространение: Западная Африка.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 150—151, и Фурману, 1901, стр. 757—763). Длина тела до 50 мм, наибольшая ширина до 4 мм. Диаметр сколекса 0,9 мм; ширина присосок 0,34 мм. Хорошо развитая мускулатура занимает почти всю толщу кортикальной паренхимы. Продольная мускулатура не образует оформленных пучков. Ее волокна в беспорядке разбросаны в паренхиматозной ткани. Экскреторная система представлена двумя парами экскреторных стволов, из которых вентральные расположены кнутри от дорзальных и соединены между собой сетью небольших канальцев. Последние направляются также в зону кортикальной паренхимы или оплетают внутренние органы.

Половые отверстия односторонни; половые протоки проходят между экскреторными сосудами. Яичник располагается кнаружи от вентрального сосуда, поэтому вагина оканчивается латерально от последнего, и над сосудом проходит вместе с семепроводом лишь маточный проток. Вееровидный яичник 0,12 мм ширины, располагается ближе к вентральной поверхности. Небольшой компактный желточник, в связи с незначительной длиной членика, лежит не позади, но кнутри и дорзально от яичника. Еще выше располагается тельце Мелиса. 120—140 семенников распределяются равномерным слоем по всей ширине членика и выходят далеко в стороны за линию положения экскреторных сосудов. Некоторое количество семенников располагается порально от женских половых желез. Семепровод вне бурсы цирруса слегка извивается. Бурса 0,13—0,16 мм длины, открывается впереди и дорзально от вагины. Согласно схеме, приводимой Фурманом (1932, рис. 47), протоки женских половых желез имеют обычное взаиморасположение: от вентральной поверхности яичника отходит яйцевод, который после слияния с концом вагины, образует канал оплодотворения, проникающий в толщу тельца Мелиса, где сливается с протоком желточника. В результате слияния возникает маточный проток, переходящий в трубчатую матку, уходящую в апоральном направлении. Вагина образует длинный семеприемник. Матка вначале имеет вид поперечной трубки, заходящей в стороны за границы среднего поля, почти до главного латерального нерва. Вскоре она распадается на большое количество «маточных капсул», содержащих по 1 яйцу, заполняющих собой всю область мозговой паренхимы кнутри от латеральных экскреторных сосудов.

Литература: Baer, 1927a; Fuhrmann, 1901, 1932; Parona, 1885.

Род VI. *Oochoristica* Lühe, 1898

Синонимы.: *Diochetos* Harwood, 1932. *Skrjabinochora* Spassky, 1948

Ревизия рода *Oochoristica*

Род *Oochoristica* установил Люэ (Lühe, 1898) пятьдесят лет тому назад для цестод рептилий с типичным видом *Taenia tuberculata* Rudolphi, 1819. С этого времени состав рода непрерывно пополнялся все новыми и новыми видами. К настоящему времени от различных групп хозяев было описано более 60 видов цестод со всех пяти основных материков. При этом в пределах рода *Oochoristica* оказались паразиты ящериц, змей, черепах, насекомоядных, рукокрылых, хищных млекопитающих, грызунов и приматов с весьма противоречивыми свойствами.

1. Размеры тела варьируют от нескольких миллиметров до метра.
2. Строение сегментов у одних видов краспедотного типа, у других — акраспедотного.
3. Количество семенников варьирует от нескольких штук (5—6) до двухсот.
4. Семенники в типичном случае располагаются позади и по сторонам от женских половых желез, но существуют формы, у которых семенники окружают женские железы или распределяются на две группы, причем у одних видов имеется две латеральные группы (*O. theileri*), но у других одна группа находится впереди, а другая позади женских половых желез (*O. taborensis*).
5. Половые отверстия у типичного вида неправильно чередуются, но у *O. oklahomensis* и *O. mephitis* они односторонни.
6. Половые протоки пролегают или между экскреторными сосудами (у паразитов рептилий) или же дорзально от них (у некоторых обитателей кишечника млекопитающих).
7. Структура женских половых желез и половых протоков весьма разнообразна, что подробное было рассмотрено в общем морфолого-анатомическом обзоре.
8. Экскреторная система в одних случаях представлена одной парой продольных стволов без боковых ответвлений, в других — продольные сосуды многочисленны и т. д.

Совершенно очевидно, что род *Oochoristica* представляет сборную группу, содержащую несколько самостоятельных родовых единиц.

Подобное нагромождение форм в пределах рода *Oochoristica* не явилось результатом случайного совпадения серии ошибок систематиков, но служит логическим следствием их неправильного подхода к установлению родового критерия. Предшествующие авторы производили определение родовой принадлежности гельминтов этой группы с точки зрения наличия — отсутствия «маточных капсул», включающих по одному яйцу, что является признаком подсемейства и не отвечает реальному положению дел (см. выше).

Анализируя морфологические и эколого-географические соотношения представителей рода *Oochoristica* Lühe, мы пришли к необходимости радикальной перестройки зоологической системы этой группы цепней.

1. Прежде всего из границ рода *Oochoristica* мы выделяем цестод млекопитающих с краспедотной стробилой.
2. Цестод млекопитающих с чередующимися половыми отверстиями, семенники у которых располагаются позади и по сторонам от женских

половых желез, а вагина состоит из более толстой копулятивной и узкой проводящей порций при полном отсутствии семеприемника, мы помещаем в род *Mathevotaenia* Akhumian, 1946, который ранее содержал всего один вид цепней — *Mathevotaenia symmetrica* и причислялся (Ахумян, 1946) к семейству тениид. В составе этого рода мы различаем уже 15 видов цепней, а сам род включаем в сем. *Linstowiidae*.

3. Восстанавливаем род *Atriotaenia* Sandground, 1926, типичный вид которого (*Atriotaenia parva* Sandground, 1926) был переведен Бэром, 1935, в род *Oochoristica* и переименован на *Oochoristica sandgroundi* Baer, 1935.

4. К роду *Atriotaenia*, помимо типичного вида, именуемого нами как *Atriotaenia sandgroundi* (Baer, 1935) n. comb., мы относим еще три вида цестод хищных и сумчатых млекопитающих, отличающихся от смежного рода (*Mathevotaenia*) наличием семеприемника, возникающего в проксимальной части вагины.

5. Линстовиид млекопитающих с чередующимися половыми отверстиями, семенники у которых залегают в две группы — впереди и позади от желез женского комплекса, мы также выделяем из состава рода *Oochoristica* и помещаем в новый род *Cycloskrjabinia*, gen. nov. В этот род попадает лишь один вид *Oochoristica* от летучих мышей Северной Америки *O. taborensis*.

6. Цестод млекопитающих с односторонними половыми отверстиями сводим в род *Oschmarenia*, gen. nov., разбиваемый на несколько подродов.

7. Из числа видов *Oochoristica* от рептилий *Oochoristica amphisbaenae* (Rud., 1819), которая по ряду анатомических признаков отличается от типичного вида рода *Oochoristica* — *O. tuberculata*, мы выделяем в новый род *Semenoviella*, gen. nov.

8. Вновь просматривая типичные экземпляры *Skrjabinochora sobolevi* Spassky, 1948, мы обнаружили на срезах наличие изогнутого, наполненного спермой яйцевода, в который сбоку впадает прямая, не образующая извилин, очень тонкая проводящая часть вагины. Соотношение женских половых протоков этого паразита ящериц такое же, как у *Mathevotaenia* skrjabini Spassky, 1949, и *M. symmetrica* (Baylis, 1927) n. comb. Развитие онкосфер в обоих случаях совершается в толще паренхимы. На этом основании род *Skrjabinochora* мы переводим в подсемейство *Linstowiinae*, где он попадает в синонимику рода *Oochoristica*.

9. С другой стороны, мы восстанавливаем видовую самостоятельность ряда форм, как-то: *Oochoristica bresslaui* Fuhrmann, 1927, *Oochoristica lygosomatis* Skinker, 1935, и рассматриваем в качестве особого вида (*Oochoristica australiensis*, sp. nov.) экземпляры Джонстона (Johnston, 1932), неправильно причисленные этим автором к виду *Oochoristica trachysauri* (Mac Callum, 1921), Baer, 1927. Более подробные сведения о всех этих видах изложены в соответствующих разделах систематической части нашей работы.

Занимаясь анализом и перестройкой системы рода *Oochoristica*, мы встретили серьезные препятствия, к числу которых прежде всего следует отнести крайнюю скудость сведений о строении отдельных представителей, полное отсутствие данных о цикле развития и строении личинок цестод рептилий, относимых нами к роду *Oochoristica*, отсутствие в нашем распоряжении коллекций паразитов позвоночных других континентов и противоречивость литературных данных. В связи с этим мы вынуждены были опираться на сведения общебиологического порядка и на те морфолого-анатомические признаки, изучение которых возможно без применения

специальных методов обработки (например, изготовление микротомных срезов), поскольку описание большинства видов построено на основании изучения тотального препарата. Поэтому наша перестройка, естественно, не решает всех противоречий, не устраняет всех недостатков, которыми изобилует систематика данной группы паразитических организмов.

В результате проведенной перестройки в составе рода *Oochoristica* мы оставляем 26 видов цестод рептилий (не считая недостаточно описанных), семенники которых располагаются в среднем поле, позади или по бокам от женских желез.

Люэ (Lühe, 1898), устанавливая род *Oochoristica*, дает ему следующий диагноз.

«Невооруженные тении, без рудиментарного хоботка..., с маргинальными неправильно чередующимися половыми отверстиями, матка которых очень быстро разрушается, так что в зрелых члениках отдельные яйца залегают в паренхиме.

Типичный вид: *Oochoristica tuberculata* (Rudolphi, 1819)».

Подобное определение носит слишком общий характер и является, по существу, диагнозом подсем. *Linstowiinae*.

Бэр (1927а) предлагает более подробный диагноз, который принят в современной цестодологии:

«*Linstowiinae* средних размеров. Зрелые сегменты часто более вытянуты в длину, чем в ширину. Половые протоки проходят между ними дорзально от экскреторных сосудов. Экскреторная система обычно с вторичными ответвлениями. Семенники многочисленны, но их может быть менее десяти. Половые железы (надо понимать — женские.—*А. С.*) располагаются медианно. Матка в виде поперечной трубки, может ветвиться; она распадается на яйценосные капсулы, содержащие по одному яйцу. Взрослые у хищных, насекомоядных, неполнозубых, сумчатых и рептилий» (стр. 161).

Это определение несколько лучше предшествующих. Тем не менее оно не может представлять критерия для определения родовой принадлежности *Linstowiinae*, поскольку не учитывает признака расположения семенников, типа строения стробилы и др.

Мы предлагаем следующую характеристику рода *Oochoristica*.

Диагноз. *Linstowiinae*. Размеры тела варьируют от нескольких миллиметров до 1 м. Сколекс снабжен четырьмя присосками без мышечных или кутикулярных придатков. Стробила плоская, относительно узкая, с ровными краями; сегментация в начальных отделах обычно слабо выражена. Членики акраспедотного типа, без паруса. Зрелые сегменты, как правило, вытянуты в продольном направлении, гермафродитные, более или менее квадратные, могут быть вытянуты продольно или поперечно, но не бывают очень короткими. Экскреторная система представлена двумя парами продольных латеральных стволов, из которых более широкие вентральные обычно образуют поперечные анастомозы или сеть боковых ответвлений. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами. Семенники располагаются позади и по сторонам от женских половых желез, лежащих по средней линии или слегка порально от нее. Семепровод образует петли, заменяющие собой семенные пузырьки. Матка изменчивых очертаний, быстро распадается. Зрелые яйца по одному залегают в паренхиме.

В ленточной стадии паразитируют в кишечнике рептилий.

Типичный вид: *Oochoristica tuberculata* (Rudolphi, 1819) Lühe, 1898.

Определительная таблица видов рода *Oochoristica*

1 (4). Женские половые железы лежат в поральной половине членика.
2 (3). Семенники располагаются позади желточника и не доходят до яичника. Паразиты гремучей змеи Северной Америки . . . . . *Oochoristica gracewileyae* Loewen, 1940 . . . . . .стр. 556
3 (2). Семенники доходят кпереди до уровня переднего края яичника. Семенников 60—90. Бурса цирруса 0,25 мм длины и 0,20 мм толщины. У африканских ящериц *Oochoristica zonuri* Baylis, 1919 . . . . . .стр. 580
4 (1). Женские гонады располагаются приблизительно по средней линии.
5 (6). Желточник состоит из двух латеральных долей, соединенных узким мостиком. У ящериц Северной Америки . . . . . *Oochoristica bivitellobata* Loewen, 1940 . . . . . .стр. 549
6 (5). Желточник компактный, не разделен на две обособленные доли.
7 (10). Семенники распределяются на две далеко расставленные, латеральные группы.
8 (9). Длина тела 4—8 мм (forma minor) или 40 мм (forma major); число семенников 26—30. Бурса цирруса грушевидная, 0,12 мм длины. У ящериц Африки . . *Oochoristica theileri* Fuhrmann, 1924 . . . . . .стр. 571
9 (8). Длина тела 50 мм, число семенников 60. Бурса цирруса 0,18 мм длины. У ящериц Австралии . . . . . *Oochoristica trachysauri* (MacCallum, 1921) Baer, 1927 . . . . . .стр. 573
10 (7). Семенники занимают одно сплошное поле, иногда нечетко поделенное на две части.
11 (16). Семенников 86—200.
12 (13). Паразиты черепах. Длина тела достигает 275 мм; семенников 100—150. Бурса цирруса 0,13—0,23 мм×0,07—0,12 мм. Северная Америка . . . . . *Oochoristica whitentoni* Steelman, 1939 . . . . . .стр. 579
13 (12). Паразиты чешуйчатых гадов.
14 (15). Семенников 80—100. Паразиты змей. а) Размеры бурсы цирруса 0,08×0,06 мм. У змей Цейлона . . . . . *Oochoristica cryptobothrium* (Linstow, 1906) La Rue, 1914 . . . . . .стр. 552
б) Размер бурсы цирруса 0,27—0,30 мм. У змей Южной Европы и Северной Африки . . . . . *Oochoristica rostellata* Zschokke, 1905 . . . . . .стр. 567
15 (14). Семенников 160—180. Паразиты ящериц Северной Америки . . . . . *Oochoristica phrynosomatis* (Harwood, 1932) Loewen, 1940 . . . . . .стр. 567
16 (11). Семенников не более 85.
17 (18). Бурса цирруса крупная, 0,65—0,90 мм длины. Длина тела 130 мм; сколекс 0,5—0,6 мм ширины. Семенников 50—70. У североамериканских ужей . . . *Oochoristica natricis* Harwood, 1932 . . . . . .стр. 564
18 (17). Бурса цирруса менее 0,65 мм.
19 (20). Стробила состоит из 5—7 длинных члеников. Длина тела 17—22 мм, число семенников 52—85. У ящериц Северной Америки . . . . . *Oochoristica parvovaria* Steelman, 1939 . . . . . .стр. 565
20 (19). Стробила содержит более 10 члеников. Сочетание признаков иное.
21 (22). Дорзальный экскреторный сосуд обвивается вокруг вентрального. Длина тела 60 мм, семенников 50—60. Бурса цирруса 0,250 мм. Онкосферы 0,018—0,020 мм. У ящериц Индокитая . . . . . *Oochoristica lagrangei* Joyeux et Houdemer, 1927 . . . . . .стр. 561
22 (21). Соотношение латеральных стволов обычное.
23 (24). Яичник из двух обособленных частей с двумя короткими яйцеводами и с двумя овикаптами; тельце Мелиса имеет самостоятельный проток (?).Матка вначале имеет форму спиральной трубки. Длина тела 8—15 мм. Семенников 17—18. У ящериц острова Цейлона . . . . . *Oochoristica lygosomae* Burt, 1933 . . . . . .стр. 562
24 (23). Яичник одинарный, чаще двукрылый; овикапт один (если имеется). Тельце Мелиса не имеет самостоятельного протока. Матка иного строения (если имеется). Сочетание признаков иное.
25 (26). Желточник непомерно крупный, массивный, почти такой же величины, как и яичник. Длина тела 65—75 мм; ширина сколекса 0,35 мм, семенников 30—53. Бурса цирруса 0,145 мм длины . . . . . *Oochoristica elaphis* Harwood, 1932 . . . . . .стр. 553
26 (25). Желточник нормальных размеров.
27 (28). Бурса цирруса 0,36—0,49 мм длины. Длина стробилы около 21 мм. Семенников 50—60. У ящериц Индии . . . . . *Oochoristica thapari* Johri, 1934. . . . . .стр. 571
28 (27). Бурса цирруса менее 0,35 мм, сочетание признаков иное.

29 (36). Семенников 60—80.
30 (31). Размеры очень мелкие. Длина тела около 15—25 мм. Число семенников 60—70. Бурса цирруса 0,100—0,168×0,036—0,062 мм. У ящериц Калифорнии (Северная Америка) . . . . . *Oochoristica anniellae* Stunkard et Lynch, 1944 . . . . . .стр. 544
31 (30). Длина тела более 30 мм. Сочетание признаков иное.
32 (33). Сколекс очень маленький, 0,14 мм в диаметре; присоски 0,05 мм в поперечнике. Длина тела 40 мм. Семенников около 60. Матка сетчатая. У ящериц Бразилии *Oochoristica bresslaui* Fuhrmann, 1927 . . . . . .стр. 551
33 (32). Сколекс крупнее 0,2 мм. Сочетание признаков иное.
34 (35). Длина тела 100—220 мм. Сколекс 0,32—0,35 мм. Семенников 65—80. Бурса цирруса овальная, 0,10—0,14 мм длины. У австралийских ящериц . . . . *Oochoristica australiensis*, sp. nov. . . . . .стр. 547
35 (34). Длина тела 60 мм. Сколекс 0,37—0,40 мм. Семенников 60—76; бурса цирруса 0,132—0,240 мм. У змей Индии . . . . . *Oochoristica osheroffi* Meggitt, 1934 . . . . . .стр. 565
36 (29). Семенников не более 60.
37 (48). Паразиты рептилий Западного полушария (Америка).
38 (41). Семенников 20—35.
39 (40). Длина тела 25 мм. Сколекс 0,24—0,25 мм, присоски 0,07—0,09 мм в диаметре. Бурса цирруса 0,07—0,10×0,030—0,057 мм. Паразиты ящериц Северной Америки . . . . . *Oochoristica parvula* (Stunkard, 1938) Stunkard, 1938 . . . . . .стр. 566
40 (39). Длина тела 70 мм. Сколекс 0,35 мм; присоски 0,16—0,35 мм. Бурса цирруса 0,145—0,160×0,09—0,11 мм. Паразиты ящериц Северной Америки . . . . . *Oochoristica anolis* Harwood, 1932 . . . . . .стр. 547
41 (38). Семенников 35—50.
42 (45). Паразиты рептилий Северной Америки.
43 (44). Семенников 35—40. Бурса цирруса 0,20×0,09 мм. Размер присосок 0,16 мм. У *Farancia abacura* Техаса . . . . . *Oochoristica americana* Harwood, 1932 . . . . . .стр. 544
44 (43). Семенников 40—55. Бурса цирруса 0,18—0,26×0,06—0,07 мм. Присоски 0,22××0,26 мм. У *Eumeces* Техаса . . . . . *Oochoristica eumecis* Harwood, 1932 . . . . . .стр. 553
45 (42). Паразиты ящериц Бразилии (Южная Америка).
46 (47). Длина тела более 120 мм. Длина бурсы цирруса 0,15 мм. . . . . *Oochoristica fuhrmanni* Hughes, 1940 . . . . . .стр. 555
47 (46). Длина тела 25 мм. Длина бурсы цирруса 0,25 мм . . . . . *Oochoristica ameivae* (Beddard, 1914) Baer, 1924 . . . . . .стр. 542
48 (37). Паразиты рептилий Восточного полушария.
49 (50). Бурса цирруса 0,29—0,32 мм длины. Семенников 44—61. У змей Египта (Африка) . . . . . *Oochoristica khalili* Hamid, 1932 . . . . . .стр. 560
50 (49). Бурса цирруса менее 0,25 мм; число семенников не более 50.
51 (54). Длина тела 10—15 мм.
52 (53). Ширина стробилы 0,30—0,35 мм, семенников 14—18. Бурса цирруса 0,125××0,7 мм. У ящериц острова Явы . . . . . *Oochoristica lygosomatis* Skinker, 1935 . . . . . .стр. 563
53 (52). Ширина стробилы 1,0—1,2 мм. Семенников 18—23. Бурса цирруса 0,10—0,12×0,05—0,06 мм. У ящериц европейской части СССР. . . . . *Oochoristica sobolevi* (Spassky, 1948) n. comb. . . . . .стр. 568
54 (51). Длина тела более 20 мм.
55 (56). Длина тела 26 мм. Семенников 23—29. Бурса цирруса 0,10—0,12×0,05 мм. У ящериц Филиппинских островов . . . . . *Oochoristica excelsa* Tubangui et Masilungan, 1936 . . . . . .стр. 554
56 (55). Длина тела более 30 мм. Сочетание признаков иное.
57 (60). Паразиты ящериц Индо-Малайской области.
58 (59). Каждое крыло двукрылого яичника состоит из 5—8 долей. Число семенников 40—50. Бурса цирруса 0,19—0,20×0,04—0,05 мм. Хайнан (Китай) . . . . *Oochoristica hainanensis* Hsü, 1935 . . . . . .стр. 557
59 (58). Каждое крыло двукрылого яичника содержит более 10 долей. Число семенников 30—36. Бурса цирруса 0,22 мм длины. У ящериц Индии . . . . . *Oochoristica indica* Mizra, 1945 . . . . . .стр. 559
60 (57). Паразиты ящериц Бассейна Средиземного моря. Размеры тела варьируют от 40 до 200 мм; число семенников от 20 до 48; бурса цирруса 0,1—0,2 мм длины... *Oochoristica tuberculata* (Rudolphi, 1819) и *Oochoristica truncata* (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905 (= *Oochoristica agamae* Baylis, 1919) . . . . . .стр. 575

1. *Oochoristica tuberculata* (Rudolphi, 1819) Lühe, 1898.

(рис. 243)

Синонимы: *Taenia tuberculata* Rudolphi, 1819; *Taenia rotundata* Molin, 1859; *Taenia pseudopodis* Krabbe, 1879; *Oochoristica rotundata* (Molin, 1859) Parona, 1900; *Oochoristica pseudopodis* (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905; *Taenia rotunda* (Molin, 1859) Baer, 1927, ошибочно

Хозяева: *Acanthodactylus pardalis* Licht., *Chalicides ocellatus* Forskal, *Eumeces schneideri* Daud., *Lacerta agilis*, *L. lepida*, *L. muralis* Laur., *L. ocellata* Tachudi, *L. viridis* Laur., *Ophisaurus apus* Pall., *Oph. pallasi*, *Uromastix acanthinurus* Bell., *Varanus griseus* Daud.

Многие авторы (Бэр, 1928, Дольфю, 1932, и др.) к списку хозяев этой цестоды относят различных змей: *Psammophis sibilans* (L.), *Cerastes vipera* L., *Eryx jaculus* (L.) и др., однако в ряде случаев паразиты змей отличаются бóльшим числом семенников. Поэтому *O. tuberculata* мы считаем паразитом ящериц, весьма распространенным в бассейне Средиземного моря. Систематическое положение паразитов змей оставляем под вопросом. Далее, к списку синонимов *O. tuberculata* Бэр, 1927, относит также *Oochoristica truncata* (Krabbe, 1879) — линстовиид агам (*Agama colonorum*, *A. sanguinolenta*), которые являются типичными хозяевами *Oochoristica agamae*. По размерам, анатомическому строению, количеству семенников и по хозяину *O. truncata* мы идентифицируем с *O. agamae*, принимая название *Oochoristica truncata* (Krabbe, 1879). Следует заметить, что имеющийся в нашем распоряжении литературный и натуральный материал не дает достаточных оснований для установления морфологических, зоогеографических и экологических (в смысле хозяев) различий между *O. tuberculata* и *O. agamae*, и видовая самостоятельность *O. agamae* (= *O. truncata*) оказывается под сомнением.

Географическое распространение: Бассейн Средиземного моря. В СССР обнаружена в Средней Азии, на Украине.

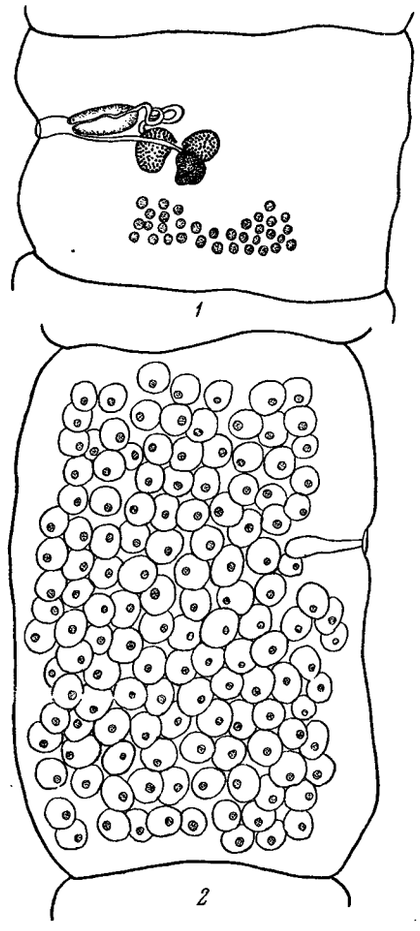
Описание. Длина тела достигает (по литературным данным) 200 мм. Бэр (1927) указывает, что *O. tuberculata* встречается в двух формах: forma major — до 200 мм и forma minor — около 40 мм длины. Изученные нами экземпляры от ящериц СССР по размерам более подходят под f. minor Baer, 1927. Они характеризуются следующими признаками. Сколекс 0,15—0,25 мм ширины. На дорзальной и вентральной поверхности сколекса имеется по паре небольших вздутий, разделенных продольными бороздками. На каждом вздутии располагается по одной присоске 0,07—0,09 мм в диаметре. Сколекс переходит в шейку размером 0,3—2,0×0,3 мм, которая незаметно превращается в стробилу. В начальных отделах стробилы заметна лишь внутренняя сегментация. Постепенно возникает и внешняя членистость, которая к заднему концу тела проявляется все более и более отчетливо. На поверхности стробилы в любом участке могут появляться поперечные складки и борозды, которые не соответствуют внутренней сегментации. Членики без паруса, акраспедотного типа. Молодые сегменты короткие, гермафродитные квадратные или слегка вытянуты поперечно. Зрелые, как правило, заметно вытянуты в продольном направлении. Размер развитых гермафродитных члеников 0,4—0,9×0,8—1,54 мм.

Тело покрыто довольно толстой кутикулой 0,006—0,008 мм толщины. Паренхимная мускулатура образует два концентрических слоя очень тонких пучков продольных волокон, толщиною в 2—3 волокна каждый. Кнаружи от них можно встретить одиночные продольные волокна. Бэр (1927) отмечает наличие трех слоев продольной мускулатуры.

Поперечная и вертикальная мускулатура слабо выражена. Главный продольный нерв следует на расстоянии 0,2 мм от края стробилы. Бэр (1927) указывает, что экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, из которых более широкие вентральные образуют сложную сеть ответвлений. Нами обнаружена лишь одна пара выделительных сосудов, которые тянутся вдоль тела гельминта на удалении 0,28 мм от соответствующего края стробилы. В гермафродитном участке они имеют 0,008—0,015 мм ширины. Толщина слоя мозговой паренхимы составляет около 0,100 мм, немногим больше $^1/_3$ общей толщины тела, которая равна 0,280 мм.

Половые отверстия неправильно чередуются. Половой атриум располагается в передней трети бокового края члеников. Он выстлан изнутри гладкой кутикулой, а снаружи его окружает почти сферическая зона мышечных волокон, замыкающих или расширяющих наружное отверстие. Полость клоаки обычно имеет грушевидную форму и размеры 0,07—0,09×0,05 мм.

В каждом членике образуется от 25 до 35 округлых семенников, имеющих около 0,05 мм в диаметре и расположенных в один слой позади и по сторонам от желточника. Семепровод от области расположения семенников тянется над яичником косо вперед и порально, затем следует впереди вагины, образуя систему извилин, окруженных железистыми клетками. После вхождения в бурсу цирруса семяпровод дает еще несколько петель. Ширина семепровода внутри бурсы составляет 0,016—0,028 мм. Бурса цирруса имеет вид тонкостенного овального или грушевидного мешочка 0,100—0,150×0,06—0,09 мм. Мужское отверстие на дне клоаки локализуется впереди вульвы. Женские половые железы закладываются возле средней линии, с поральной стороны от последней. Развитый яичник состоит из нескольких лопастей, неотчетливо поделенных по ходу вагины на два неравных крыла, из которых поральное меньше. Ширина развитого яичника составляет около 0,25 мм. Ткань яичника состоит из одних яйцеклеток, достигающих при созревании 0,013 мм в диаметре. Слегка лопастный компактный желточник имеет около 0,125 мм ширины. Он слагается из мелких желточных клеток по 0,003—0,005 мм в диаметре. Вагина состоит из двух неравных частей. Наружная, бóльшая часть участвует в акте совокупления. Она имеет более толстую мускулистую стенку и одета снаружи слоем железистых клеток. Длина копулятивной



243. Oochoristica tuberculata (Rud., 1819)
1 — гермафродитный членик;
2 — зрелый членик
(по Бэру, 1927)

части 0,350 мм, ширина 0,014 мм. Дойдя до яичника, конулятивная часть резко суживается, теряет железистую оболочку и переходит в проводящий отдел, имеющий вид тончайшего капилляра 0,09 мм длины и только 0,003 мм толщины. Последний впадает в расширенный овидукт, выполняющий обязанности яйцевода, семеприемника и канала оплодотворения. Яйцевод начинается от задней поверхности центральной части яичника небольшой, но мускулистой воронкой — овикантом.

Яйца 0,040—0,058 мм в диаметре, имеют довольно плотную наружную оболочку, у зрелых — сдавленную в виде колпачка. Овальные онкосферы снабжены второй оболочкой — эмбриофорой 0,031 × 0,025 мм в диаметре. Эмбриональные крючья 0,017 мм. Оплодотворенные яйцеклетки поступают в небольшую полость в паренхиме, расположенную вентрально и по сторонам от яичника. Еще во время существования яичника яйца на первой стадии дробления поступают в паренхиму и распространяются на всю область мозгового вещества. При созревании они местами подходят под кутикулу. Число яиц в одном зрелом членике составляет от нескольких сот до тысячи и более.

Литература: Иваницкий, 1940; Baer, 1927a; 1928; Barbagallo, 1901; Cerutti, 1902; Dollfus, 1932; Ficalbi, 1890; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; Joyeux, 1923; Joyeux, Gendre et Baer, 1928; Kofend, 1917, 1921; Lübe, 1898; Meggitt, 1934; Molin, 1859, 1860; Parona, 1887, 1900, 1912; Rizzo, 1902; Rudolphi, 1819; Zschokke, 1905.

2. *Oochoristica ameivae* (Beddard, 1914) Baer, 1924

(рис. 244)

Синоним: *Linstowia ameivae* Beddard, 1914

Хозяин: *Ameiva surinamensis* Gray.

Локализация: тонкие кишки.

Историческая справка. Вид был описан Беддаром, как *Linstowia ameivae* Beddard, 1914, по экземплярам, полученным из кишечника ящерицы в Лондонском зоосаде. По всей вероятности, этот гельминт был завезен в Лондон из Суринама (Южная Америка) вместе с его хозяином. Бэр (1927a) поместил его в род *Oochoristica*. Последующие авторы — Меггит (1934), Хьюес (1940, 1941) — идентифицируют его с *O. agamae* Baylis, 1919 (см. *O. truncata*).

Не имея надежных сведений о строении паразита и о его географическом распространении (найден в Англии у хозяина, завезенного из Южной Америки), мы считаем отождествление *O. ameivae* с *O. agamae* невозможным в силу резких различий зоогеографического порядка. Кроме того, в настоящее время известен целый ряд видов *Oochoristica*, свойственных рептилиям американского континента и по своим анатомическим особенностям близких к *O. ameivae*.

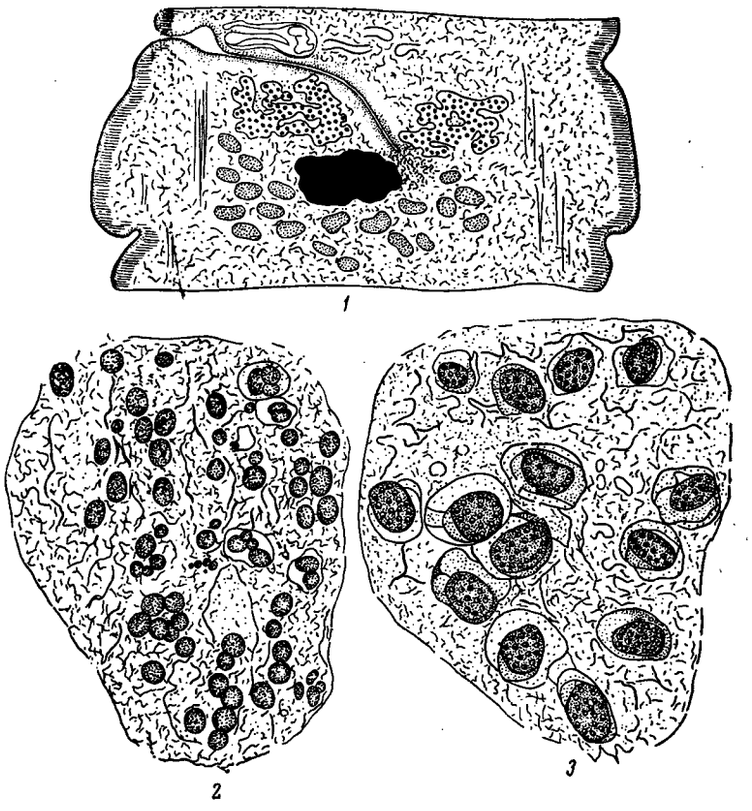
Описание (по Беддару, 1914, стр. 263—269). Длина 25 мм, максимальная ширина стробилы 1,5 мм. Позади сколекса располагается несегментированная шейка.

Продольная мускулатура образует один кольцевой слой пучков толщиною по 2—10 волокон. К периферии от него в кортикальной паренхиме разбросаны одиночные мышечные волокна.

Экскреторная система имеет две пары латеральных сосудов. Более узкий дорзальный канал зигзагообразно изгибается в горизонтальной плоскости, располагаясь то кнаружи, то дорзально от вентрального канала, образующего в каждом членике по нескольку разветвленных вторичных канальцев.

Половые отверстия находятся в передней трети края члеников. Половые протоки, по данным Хьюес (1940), пролегают между экскреторными каналами.

Семенники располагаются позади и по бокам желточника. Беддар насчитывает до 200 семенников, но Бэр (1927a) по рисунку определил их количество равным 50. Последнее мы считаем более вероятным. Бурса цирруса около 0,250 мм длины открывается в половую клоаку, края которой смыкаются, оставляя в глубине округлую камеру. Стенки клоаки



244. Oochoristica ameivae (Beddard, 1914)

1 — горизонтальный разрез гермафродитного членика; *2* — участок мозговой паренхимы с вкрапленными в неё свободно лежащими яйцеклетками; *3* — то же на более поздней стадии развития; показано свободное залегание в паренхиме дозревающих яиц (по Беддару, 1914).

окружены слоем мускулатуры, особенно развитой в ее наружной части. Бурса в дистальной части имеет толстую мускулистую стенку. Дном своим она доходит до вентрального сосуда. Семепровод образует многочисленные петли внутри и за пределами бурсы цирруса. Желточник лежит в середине членика, у вентральной границы мозговой паренхимы. Впереди от него находится тельце Мелиса и двукрылый яичник, состоящий из пальцевидных долек. Вагина тянется в поперечном направлении; перед желточником она образует спиральные извилины, но расширенного семеприемника не возникает. Вульва располагается позади мужского полового

отверстия. Яйцеклетки распространяются по всей медуллярной паренхиме и заходят даже в ее кортикальный слой. Зрелые онкосферы снабжены тремя оболочками.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Beddard, 1914; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; Meggitt, 1934.

3. *Oochoristica americana* Harwood, 1932

(рис. 245, *6*)

Хозяин: змея — *Farancia abacura*.

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Техас.

Историческая справка. Этот вид был установлен Гарвудом (Harwood, 1932) для цестод североамериканской змеи — *Farancia abacura* и описан по одному экземпляру, не имеющему зрелых члеников.

Одновременно Гарвуд описал еще несколько видов оохористик рептилий Техаса. Многие из них морфологически почти не отличаются от экземпляра *O. americana*, извлеченного из кишечника *Farancia*. Так, например: а) *Oochoristica eumecis* Harwood, 1932, отличается от *O. americana* лишь несколько большей величиной присосок (0,18—0,26 мм против 0,16 мм) и несколько бо́льшим числом семенников (40—55 против 35—40 у *O. americana*); б) *Oochoristica natricis* Harwood, 1932, почти тождественна *O. eumecis* Harwood, 1932; в) *O. anolis* Harwood, 1932, отличается от *O. americana* лишь несколько меньшим числом семенников.

Все эти виды мы считаем идентичными, но, не проверив степень индивидуальной изменчивости, мы не рискуем совершить формальный акт их объединения.

Описание (по Гарвуду, 1932, стр. 38). Длина экземпляра, не имеющего зрелых члеников, 40 мм. Сколекс 0,5 мм ширины. Присоски округлые, 0,16 мм в диаметре. Сегментация заметна на расстоянии 3 мм от сколекса. Развитые гермафродитные членики находятся на расстоянии 25 мм от сколекса. Они имеют 1,1 мм длины и 0,85 мм ширины. Половые отверстия локализуются в передней трети края члеников, половые протоки следуют между экскреторными сосудами. В каждом членике насчитывается 35—40 семенников, которые часто налегают друг на друга, особенно в молодых сегментах. Бурса циррусa 0,2 мм длины и 0,09 мм толщины. К ней подходит извитой семяпровод, образующий петли также и внутри бурсы. Женские половые железы находятся в середине членика. Ширина яичника —0,35 мм.

Литература: Harwood, 1932; Hubges, 1940; Hughes etc., 1941.

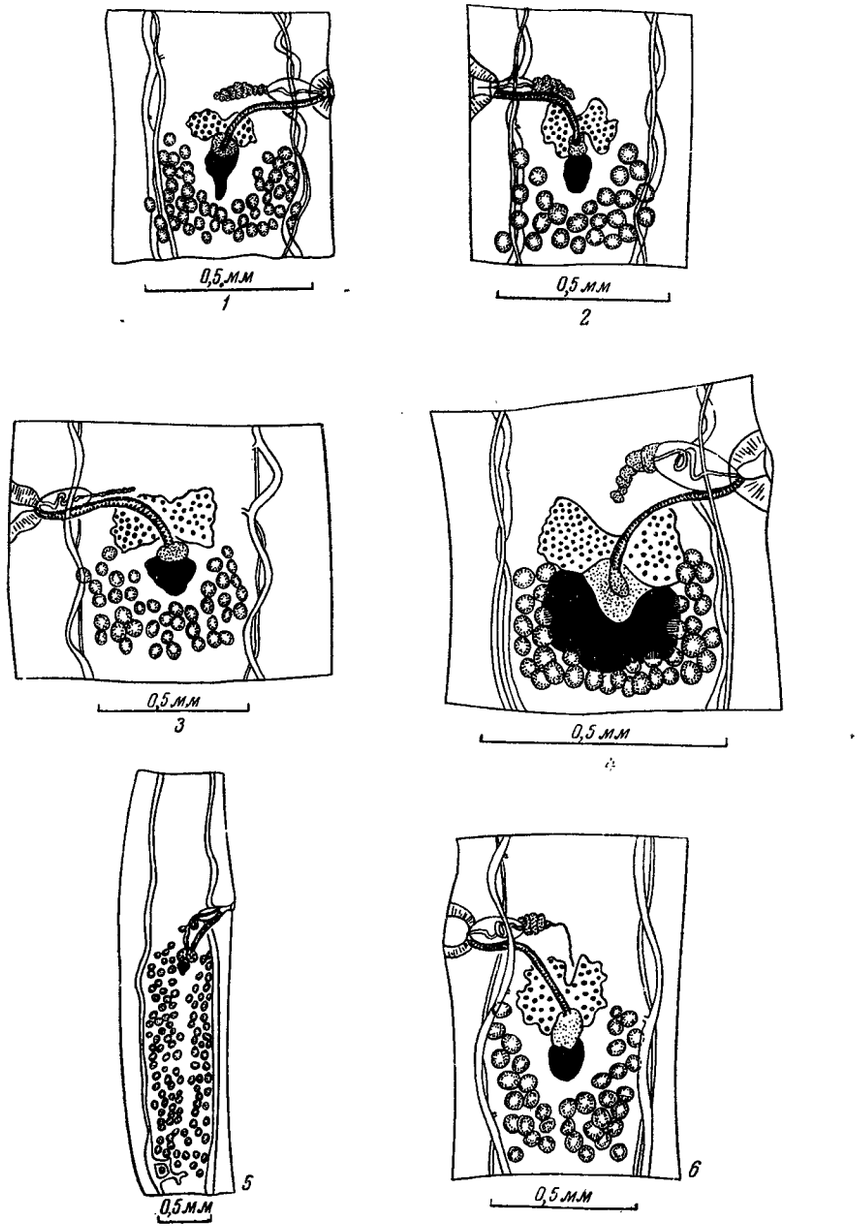
4. *Oochoristica anniellae* Stunkard et Lynch, 1944

(рис. 246)

Хозяин: ящерица — *Anniella pulchra nigra* Fischer.

Место обнаружения: Калифорния.

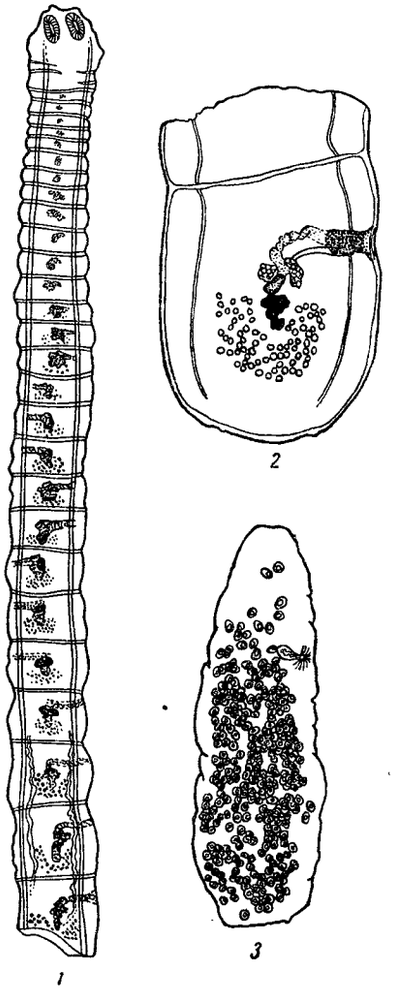
Описание (по Стэнкарду и Линчу, 1927, стр. 165—169). Оригинальный материал состоял из двух неполных экземпляров червей и отдельного фрагмента зрелого участка стробилы. Длина молодого экземпляра, оканчивающегося гермафродитными члениками, составляет 6,4 мм, следовательно длина зрелых червей должна составлять не менее 15 мм. Ширина отторгнутых зрелых проглоттид равняется 0,73 мм. Молодые сегменты короткие, гермафродитные, более или менее квадратны, зрелые вытянуты



245. Гермафродитные членики цестод рептилий

1 — *Oochoristica natricis* Harwood, 1932; *2* — *O. anolis* Harwood, 1932; *3* — *O. eumecis* Harwood, 1932; *4* — *O. elaphis* Harwood, 1932; *5* — *O. phrynosomatis* Harwood 1932; *6* — *O. americana* Harwood, 1932
(по Гарвуду, 1932)

в продольном направлении. Сколекс 0,37—0,40 мм ширины, овальные присоски 0,100—0,124×0,153—0,173 мм. Сегментация начинается непосредственно позади сколекса. Дорзальные выделительные сосуды тоньше вентральных, изгибаются в вертикальной плоскости. Вентральные сосуды шире, тянутся почти по прямой линии, образуют поперечные анастомозы. Обе пары главных стволов имеют добавочные ответвления, образующие неправильную сеть.



216. Oochoristica anniellae Lynch, 1944

1 — общий вид передней части тела; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик
(по Линчу, 1944)

Половые отверстия располагаются в передней четверти края проглоттид. Развитие половых желез завершается в районе 30-й проглоттиды, созревание яиц — к 40-й; отторжение наступает в районе 50-го членика. В задней части члеников формируются 60—70 семенников, окружающих желточник сзади и с боков, но отсутствующих по сторонам от яичника. Они появляются в 12—14-м сегменте. Размеры семенников 0,020—0,034 мм. Бурса цирруса изменяется в пределах от 0,1 × 0,062 до 0,186×0,038 мм. Семепровод сильно извивается. Он окружен секреторными клетками. Семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы располагаются почти в середине членика, по средней линии стробилы. Двудольный яичник лежит тотчас впереди середины членика. Авторы вида указывают, что наибольшая ширина яичника равна 0,11—0,12 мм. Однако мы предполагаем, что это отнюдь не предельные размеры яичника, поскольку обе изученные стробилы обрываются гермафродитными члениками, которые, судя по рисунку, еще не достигли полного развития. Желточник представляет продольно вытянутую компактную массу, мало уступающую в размерах яичнику. Вульва расположена на дне клоаки, позади мужского отверстия. Вагина пролегает позади мужского полового протока. От половой клоаки она вначале следует более или менее поперечно, затем отгибается кзади и оканчивается возле тельца Мелиса. В оторванном фрагменте заднего участка стробилы содержались зрелые яйца, расположенные по одному в паренхиме члеников. Зародыш окружен двумя сферическими оболочками, между которыми находится слой желатинообразной субстанции. Диаметр наружной оболочки 0,040—0,058 мм. Внутренняя оболочка (эмбриофора) 0,017—0,023 мм. Длина эмбриональных крючьев 0,014—0,015 мм.

Литература: Stunkard et Lynch, 1944.

5. *Oochoristica anolis* Harwood, 1932

(рис. 245, *2*)

Хозяин: ящерица — *Anolis carolinensis.*
Локализация: кишечник.
Место обнаружения: Гаустон, Техас (США).
Oochoristica anolis, повидимому, идентична *O. americana.*

Описание (по Гарвуду, 1932, стр. 36). Общая длина единственного зрелого экземпляра составляет 70 мм, максимальная ширина около 1 мм. Сколекс 0,35 мм ширины, заметно отделяется от шейки. Присоски относительно очень крупные, размером 0,16×0,30 мм. Шейка 0,35 мм ширины и около 2 мм длины. Первые сегменты стробилы вытянуты в ширину. Длина зрелых члеников почти в два раза превосходит ширину. Развитые гермафродитные членики появляются впервые на расстоянии около 20 мм от сколекса. Они имеют около 0,95 мм длины и 0,85 мм ширины. Половые отверстия лежат возле заднего конца первой четверти длины края проглоттид. Половые протоки проходят между каналами выделительной системы. Последние сильно ветвятся, образуя в каждом членике густую сеть вторичных канальцев. Бурса цирруса 0,145—0,160 мм длины и 0,09—0,11 мм толщины. От дна бурсы семяпровод направляется к точке, лежащей непосредственно над яичником и затем поворачивает каудально. Семенники лежат почти полностью позади яичника, но заходят по бокам от желточника. Всего в каждом членике насчитывается от 20 до 35 семенников. Яичник отчетливо двудольный, имеет около 0,35 мм ширины. Непосредственно каудально от него лежит тельце Мелиса и еще каудальнее — желточник. Размеры последнего 0,145×0,130 мм. От половой клоаки вагина следует сначала в поперечном направлении, но, дойдя до края яичника, поворачивает косо назад, к переднему краю тельца Мелиса. В зрелых члениках яйца распределяются в паренхиме по одному. Диаметр яиц около 0,064 мм, диаметр онкосфер 0,040 мм.

При описании половой системы Гарвуд указывает, что размеры семенников составляют около 0,3 мм. Эта цифра явно ошибочна. Судя по рисунку, размер семенников должен быть равен 0,03—0,05 мм. Повидимому, при перепечатке выпал ноль десятых.

Далее, Гарвуд отмечает, что дорзально от тельца Мелиса вагина образует небольшой семеприемник. Мы не можем принять на веру это сообщение по следующим причинам.

O. anolis по своему строению очень близка европейским видам *Oochoristica.* При изучении четырех видов линстовиин европейской и азиатской части СССР мы установили, что у них копулятивная часть вагины соединяется с расширенным яйцеводом посредством тончайшего капилляра, за счет которого семеприемника не образуется. При рассмотрении тотального препарата вздутый изогнутый яйцевод воспринимается глазом как небольшой семеприемник. Гарвуд, видимо, наблюдал такую же картину, а гистологически эту деталь половой системы не исследовал.

Литература: Harwood, 1932. Hughes, 1940, 1941.

6. *Oochoristica australiensis* sp. nov.

(рис. 256).

Синоним: *Oochoristica trachysauri* (MacCallum, 1921) Johnston, 1932

Хозяин: ящерица — *Trachysaurus rugosus* Gray.
Географическое распространение: Австралия.

Этот паразит был описан Джонстоном под именем *Oochoristica trachysauri* (MacCallum, 1921).

Джонстон неоднократно находил цестод этого вида у *Trachysaurus rugosus* с различных участков австралийского континента, чаще на юге Австралии, иногда в сухих местах штатов Н. Южного Уэльса, Виктории, Южного Квинсленда. В некоторых случаях черви были столь многочисленны, что совершенно забивали просвет кишечника.

Учитывая своеобразие анатомического строения, мы выделяем экземпляры Джонстона в особый вид *Oochoristica australiensis* sp. n.

Описание (по Джонстону, 1932, стр. 65—69). Наиболее крупные экземпляры достигали 220 мм длины, но обычные размеры колеблются в пределах 100—150 мм. Короткая шейка 0,3—0,5 мм длины и 0,4 мм ширины, равняется по ширине диаметру сколекса. На расстоянии 7,5 мм от сколекса сегменты имеют 0,5—0,6 мм длины, 0,63—0,65 мм ширины и уже имеют развивающиеся половые железы. На расстоянии 15 мм от сколекса они имеют размер 1,3 × 0,65 мм (т. е. длина превосходит ширину) и содержат удлиненную бурсу цирруса. К этому времени половая клоака получает сообщение с внешней средой. Развитые гермафродитные членики около 1,5 мм длины и 0,9 мм ширины; более зрелые — 4,4 мм длины и 1,0 мм ширины, содержат молодые яйца, наряду с остатками половых желез. Края стробилы ровные; сегменты акраспедотного типа со слегка закругленными углами. Сколекс 0,32—0,35 мм ширины. На рисунке Мак-Каллюм изображает треугольный хоботок Джонстон указывает, что передняя поверхность сколекса округлая и хоботок отсутствует. Крупные, почти округлые присоски 0,12 мм в ширину и 0,13 мм в глубину, отделены друг от друга продольной бородкой. Немногочисленные известковые тельца почти круглой формы, размером 0,007—0,015 мм.

Выделительная система представлена четырьмя продольными каналами, из которых вентральные лежат кнутри или под дорзальными и соединены поперечными анастомозами, устья которых находятся на некотором удалении от задней границы сегментов. От места слияния поперечные сосуды направляются назад, доходят почти до задней стенки сегмента и тогда уже следуют в поперечном направлении. Возле поперечного канала могут располагаться слепые или анастомозирующие коллатеральные ветви. Дорзальные и вентральные сосуды в сколексе имеют равный диаметр. Впереди от присосок оба сосуда данной стороны соединяются, образуя петлю. Обе петли (правая и левая) связываются каналом одинаковой с ними ширины.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, располагаются на границе между 1-й и 2-й четвертью длины края члеников. Половая клоака широкая, окружена мощными циркулярными и радиальными мышцами. Женское половое отверстие находится на дне клоаки, постерио-вентрально или вентрально от мужского. Половые протоки проходят между выделительными каналами, дорзально от нерва. Зачатки мужских и женских половых желез становятся заметны на расстоянии 0,5 мм от переднего конца. Закладка половых протоков проявляется в этом участке в виде скопления клеток, разрастающегося в направлении местоположения половой клоаки. Отдельные органы женской половой системы различимы на расстоянии 7—8 мм от сколекса; половые отверстия формируются на расстоянии 15 мм. Наличие спермы в семенных пузырьках и в семеприемнике отмечено на расстоянии 25 мм от переднего конца тела. Семенников 65—80. Они располагаются позади женских желез в едином поле, не достигая заднего края яичника и не выходя за линии экскреторных сосудов. Размер семенников 0,045—0,070 × 0,06 × 0,08 мм. Семепровод от области положения семенников направляется прямо вперед, проходит возле тельца Мелиса, над мостиком яичника, медиально от вагины, затем круто поворачивает в поральную сторону. Этот последний отрезок семепровода до его вхождения в бурсу цирруса образует многочисленные петли, заменяющие семенной пузырек. Сумка цирруса овальной формы, 0,100—0,142 мм длины и 0,080—0,100 мм толщины, обычно не достигает вентрального канала. Внутри сумки, если циррус вытянут, семепровод образует несколько петель. Вне бурсы, в районе пересечения с экскреторными каналами, он окружен секреторными клетками. Женские половые железы располагаются приблизительно по средней линии, в передней половине членика; задняя половина среднего поля, согласно рисунку, занята семенниками. Лопастный яичник состоит из двух крыльев, соединенных узким мостиком, причем апоральное крыло несколько длиннее порального. В развитом состоянии в члениках, уже содержащих сетчатую матку, яичник занимает 0,25 мм в ширину или 0,13—0,17 мм в длину. Позади яичника располагается округлое или овальное тельце Мелиса и довольно крупный желточник 0,12—0,15 мм ширины и 0,16—0,18 мм длины. От мостика яичника отходит короткий яйцевод, который загибается дорзально и сливается с вагиной. Канал оплодотворения представляет изогнутую широкую трубку, которая вначале расширяется, затем вновь сильно суживается и проникает в тельце Мелиса, где сливается с протоком желточника. Последний имеет вид короткого канала, проникающего в тельце Мелиса снизу. В результате слияния канала оплодотворения с протоком желточника образуется маточный канал. Он выходит из тельца Мелиса, направляется вперед над каналом оплодотворения и мостиком яичника и переходит в сетевидную матку, состоящую из редких ячей. Вагина тянется вентрально от бурсы цирруса; возле яичника она образует удлиненный семяприемник, переходящий в очень узкий канал, сливающийся с овидуктом. Яйца поодиночке заключены в округлые капсулы размером 0,050—0,060 × 0,035—0,045 мм. Капсулы занимают бо́льшую часть зрелых члеников, простираясь вентральчо от экскреторных сосудов в боковые поля. Размер яиц составляет 0,037 × 0,030 × 0,042 мм; размеры округлых онкосфер 0,025—0,030 мм. Яйца можно видеть на протяжении $^2/_3$ длины стробилы.

Литература: Johnston, 1932.

7. *Oochoristica bivitellobata* Loewen, 1940
(рис. 247)

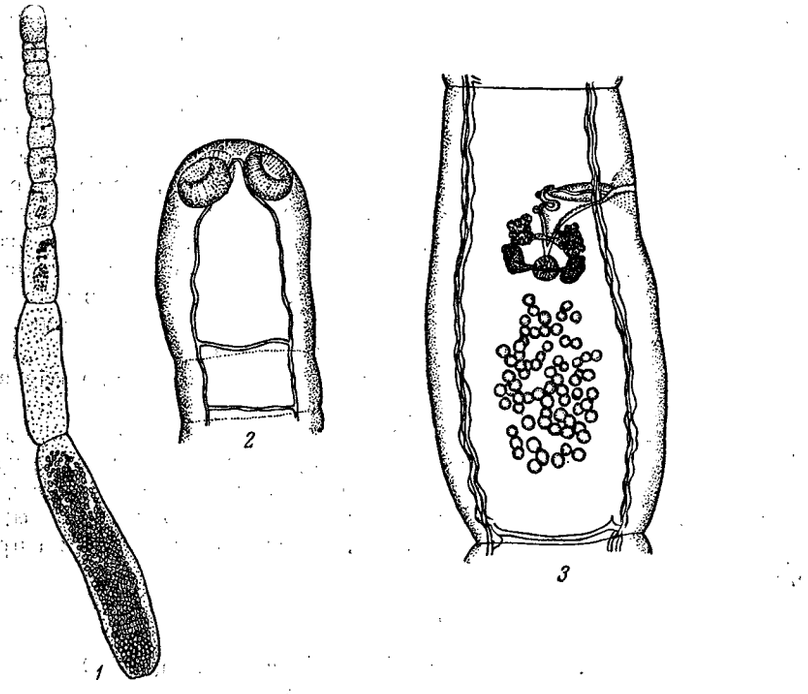
Хозяин: ящерица — *Cnemidophorus sexlineatus* (L.).

Место обнаружения: Стэрлинг (Канзас, Северная Америка).

Этот вид гельминтов, отличающийся двудольным строением желточника, является весьма обычным паразитом ящериц Канзаса. По данным Лёвена (1940), из 126 вскрытых экземпляров *Cnemidophorus sexlineatus* 90 экземпляров были инвазированы *O. bivitellobata*. Количество червей в одном кишечнике достигало 56, но у 11 хозяев обнаружено лишь по 1 цестоде (в среднем 11,3 экземпляра на одного хозяина). При этом замечено, что в случае множественной инвазии все экземпляры оказывались молодыми, и, наоборот, если черви были взрослыми, то число их редко превышало 6.

Длина кишечника ящерицы составляет всего 50 мм, тогда как длина взрослых гельминтов достигает 150 мм, поэтому в случае множественной инвазии черви сильно растягивают стенку кишечника, полностью закупоривая его просвет. Сколексы *O. bivitellobata* фиксируются к слизистой тотчас ниже привратника желудка.

Описание (по Лёвену, 940, стр. 511—512). Длина консервированных экземпляров достигает 150 мм, ширина 1,32 мм. В живом состоянии они способны вытягиваться до 250 мм. Округлый сколекс 0,396 (0,300—0,525) мм ширины, несет четыре мускулистые присоски 0,140 (0,115—0,178) мм в диаметре. Шейка 0,425 мм длины, 0,460 мм ширины. Зрелая стробила включает, максимум, 21 членик. Молодые сегменты вытянуты поперечно, гермафродитные вытянуты в продольном направлении; они имеют 2,39 (1,84—2,85) мм длины и 0,64 (0,45—0,84) мм ширины. Длина зрелых проглоттид во много раз превосходит их ширину и достигает 13 мм. У живых экземпляров они могут вытягиваться до 25 мм. Размеры фиксированных зрелых члеников составляют 8,95 (5,85—13,00) × ×0,9 (0,5—1,32) мм.



247. Oochoristica bivitellobata Loewen, 1940
1 — общий вид взрослой цестоды; *2* — сколекс с первым члеником; *3* — гермафродитный членик
(по Лёвену, 1940)

Экскреторные сосуды не имеют боковых ответвлений. Дорзальные каналы 0,003 мм, вентральные 0,015 мм ширины, образуют поперечный анастомоз в задней части члеников.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, располагаются на расстоянии $^1/_7$—$^1/_4$ длины бокового края от переднего угла сегмента. Половая клоака довольно мускулистая, 0,075—0,142 мм глубины, по ширине может равняться диаметру бурсы цирруса. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами. Половые железы достигают зрелости в 8—10-м члениках, причем зрелые гонады редкс бывают видны более чем в одном членике данной стробилы. Бурса цирруса 0,165 (0,138—0,264) мм длины и 0,075 (0,057—0,115) мм толщины, суживается к медиальному концу. Она проходит между экскреторными сосудами и может достигать средней линии. В каждом членике насчитывается 76 (от 48 до 106) семенников 0,050 (0,030—0,092) мм в диаметре. Все они располагаются позади женских половых желез, часто в два слоя, но не распространяются в стороны до линии экскреторных сосудов. Семепровод направляется от района расположения семенников прямо вперед, проходит между долями яичника, затем образует несколько извилин и проникает в сумку цирруса. Женские половые железы располагаются по средней линии во второй (считая спереди) четверти членика. Зрелый яичник 0,240 (0,198—0,280) мм ширины, отчетливо поделен на два крыла, имеющих слегка лопастное строение. Желточник также поделен на две широко расставленные боковые доли, соединенные узким перешейком 0,045(0,023—0,085) мм длины. Доли желточника иногда столь же далеко расставлены, как и доли яичника. Тельце Мелиса 0,068 (0,050—0,089) мм, имеет округлые очертания. Вагина проходит позади бурсы цирруса. Семеприемник отсутствует. Слегка овальные яйца 0,053 (0,033—0,072) мм, онкосферы 0,030 (0,023—0,046) мм в диаметре, эмбриональные крючья 0,0165 мм. Довольно часто встречаются личинки, обладающие 12 крючьями. Матка эфемерна.

Литература: Loewen, 1940.

8. *Oochoristica bresslaui* Fuhrmann, 1927

Хозяин: ящерица — *Tropidurus hispidus* (Spix).
Место обнаружения: штат Параиба (Бразилия).

Небольшое количество экземпляров этого вида было найдено один раз Фурманом (1927) и описано под именем *O. bresslaui*; позднее Меггит (1934) объединил его с видом *O. ameivae* (Beddard, 1914), однако Хьюес (1940) считает *O. bresslaui* самостоятельным видом. Мы также не склонны лишать ее видовой самостоятельности, учитывая некоторые морфолого-анатомические отличительные особенности *O. bresslaui* Fuhrmann, 1927.

Описание (по Фурману, 1927, стр. 393—395). Длина тела около 40 мм, ширина 0,8 мм. Сколекс очень маленький, 0,14 мм ширины, присоски — 0,054 мм в диаметре. Шейка 2 мм длины и 0,12 мм ширины. Сегментация в начале стробилы очень слабо выражена. Молодые членики на расстоянии 5 мм от сколекса имеют размеры 0,13×0,020 мм, на расстоянии 15 мм они становятся квадратными — 0,5×0,5 мм, зрелые вытянуты в продольном направлении — 1,2—2,5×0,8 мм. Слабо развитая продольная мускулатура состоит из тонких пучков и отдельных волокон, образующих один или два нечетко разграниченных слоя. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура, равным образом, выражена слабо. Известковые тельца отсутствуют.

Экскреторная система слагается из двух пар продольных стволов, из которых вентральные соединяются хорошо развитой сетью вторичных сосудов, распространяющейся вдоль всей вентральной поверхности проглоттид.

Половые отверстия находятся у задней границы передней трети края члеников. Около 60 семенников располагаются в один слой у дорзальной поверхности мозгового вещества, позади и по сторонам от желточника. Диаметр развитых семенников 0,040—0,060 мм. Семевыносящие канальцы соединяются над яичником, образуя сильно извитой семепровод. Семенные пузырьки отсутствуют. Удлиненная бурса цирруса открывается в глубокую половую клоаку. Бурса снабжена ретрактором, отходящим

от дна органа в направлении кнутри, вперед и дорзально. Глубоко рассеченный многолопастный яичник располагается по средней линии. Он незначительно смещен в поральную сторону, что свойственно подавляющему большинству видов рода *Oochoristica*. Яичник имеет 0,30 мм ширины; лопасти его распространяются на всю толщину медуллярной паренхимы. Довольно крупный лопастного строения желточник, 0,18 мм ширины, лежит позади яичника. Дорзально от него располагается тельце Мелиса. Молодая матка простирается вентрально от яичника. Вперед и назад от нее отходят многочисленные рукава, имеющие сеть анастомозов. Позднее онкосферы располагаются поодиночке в паренхиме. Зрелых члеников в распоряжении Фурмана не было.

Литература: Baer, 1927a; Fuhrmann, 1927; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; Meggitt, 1934.

9. *Oochoristica cryptobothrium* (Linstow, 1906) La Rue, 1914

Синонимы: *Ichthyotaenia cryptorbothrium* Linstow, 1906; *Oochoristica rostellata* (Zschokke, 1905) Baer, 1927, p. p.

Хозяин: змея — *Chrysopelea ornata* Russ.

Место обнаружения: остров Цейлон.

Описание (по Фурману, 1927, стр. 396—398). Длина 130 мм, ширина 2,48 мм. Сколекс 0,6 мм ширины. Продольно-овальные присоски 0,25×0,14 мм. Шейка 0,23 мм длины. Молодые членики 0,025 мм длины и 0,85 мм ширины, развитые гермафродитные 0,28—0,34×2,1—2,4 мм, зрелые членики — уже и длиннее. Кутикула толстая. Имеются немногочисленные известковые тельца, размером 0,008—0,012 мм. Продольная паренхимная мускулатура состоит из двух слоев. Внутренний слой слагается из более крупных пучков, включающих по 10—12 волокон. Внешний слой состоит из многочисленных мелких пучков, объединяющих по 2—3 волокна, и отдельных тонких волоконец. Поперечная и дорзо-вентральная мышечные системы слабо развиты. Экскреторная система состоит из двух пар боковых стволов. От вентральных стволов кнаружи и кнутри отходят боковые сосуды, образующие крупноячеистую сеть. Узкие дорзальные стволы 0,004 мм толщины располагаются кнаружи от вентральных.

Половые отверстия чередуются весьма неправильно, открываясь в передней трети края члеников. 80—90 сферических семенников, 0,06—0,08 мм в диаметре, лежат по бокам и позади от женских половых желез в дорзальной части членика. Бурса цирруса 0,080 мм длины и 0,06 мм толщины, снабжена мускулом-ретрактором.

Лопастный двукрылый яичник 0,36—0,40 мм ширины. Слаболопастный желточник располагается позади апорального крыла яичника. Он имеет 0,16 мм в поперечнике. Вагина располагается позади бурсы цирруса; между крыльями яичника она образует маленький семеприемник. Крупное тельце Мелиса лежит над желточником. Фурман пишет: «Образование матки и исчезновение яичника совершается очень быстро на протяжении немногих члеников. Вентрально расположенные ветви матки очень быстро теряют стенки и яйца оказываются в паренхиме, где они поодиночке залегают в паренхиматозных капсулах» (стр. 397), которые выходят в стороны за линии прохождения экскреторных сосудов, до нерва.

Мы сильно сомневаемся в существовании «паренхиматозных капсул», включающих по 1 яйцу, так как ни Фурман и никто из авторов, говорящих о «капсулах» не мог доказать существование у них собственной стенки. Онкосферы 0,02 мм в диаметре, окружены тонкой мембраной и снабжены тремя парами крючьев 0,009 мм длины. Последние развиты весьма неравномерно: медиальная пара очень слаба, в боковых парах находится по одному сильному крючку. Самые наружные крючья средних размеров.

Литература: Baer, 1927, Fuhrmann, 1927; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; La Rue, 1914; Linstow, 1906; Meggitt, 1934.

10. *Oochoristica elaphis* Harwood, 1932.

(рис. 245, *4*)

Хозяин: полоз — *Elaphe obsoleta lindheiteri* (Baird et Girard).

Место обнаружения: Гаустон (Техас).

Описание (по Гарвуду, 1932, стр. 39). Длина тела 65—75 мм; ширина менее миллиметра. Сколекс 0,35 мм ширины; присоски 0,145 мм в диаметре. Шейка 5—7 мм длины. Гермафродитные членики почти квадратны, 0,75 мм в длину и в ширину. Зрелые членики вытянуты продольно.

Половые отверстия располагаются в передней трети края проглоттид. Количество семенников варьирует от 30 до 53. Они располагаются полукругом позади желточника, частично налегая на него. Бурса цирруса 0,145 мм длины и 0,068 мм толщины. Семепровод сильно извивается снаружи и внутри бурсы цирруса. Он вместе с вагиной проходит между экскреторными сосудами. Женские половые железы залегают по средней линии. Двукрылый яичник находится в центре членика; он имеет около 0,3 мм ширины. Желточник очень широкий. Он подходит под слой семенников и распространяется в стороны почти так же далеко, как и яичник. Вагина открывается в половую клоаку позади бурсы цирруса. Она проходит, дугообразно изгибаясь между долями яичника, и оканчивается впереди желточника.

Зрелые членики заполнены яйцами 0,050 мм в диаметре. Диаметр онкосфер составляет около 0,034 мм. Гарвуд (Harwood, 1932) отмечает, что хозяин (полоз) несколько недель находится в неволе без пищи. Факт голодания мог отразиться на строении паразитов.

Литература: Harwood, 1932; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941.

11. *Oochoristica eumecis* Harwood, 1932

(рис. 245, *3*)

Хозяин: ящерица — *Eumeces fasciatus*.

Место обнаружения: Гаустон (Техас).

Этот паразит североамериканских ящериц, повидимому, идентичен *O. natricis* Harwood, 1932, и *O. americana*, Harwood, 1932. Для окончательного решения вопроса необходимо изучение дополнительного материала.

Описание (по Гарвуду, 1932, стр. 36—38). Единственный описанный экземпляр имел в длину 103 мм. Сколекс 0,5 мм ширины, заметно отделен от шейки. Присоски 0,22 × 0,26 мм. Шейка 2 мм длины и 0,35 мм ширины. Молодые и гермафродитные членики вытянуты в поперечном направлении. Размеры гермафродитных сегментов составляют 0,8—0,9 × 1,18—1,20 мм.

Половые отверстия располагаются в передней четверти края члеников. Половые протоки пролегают между экскреторными сосудами. В каждом членике 40—55 семенников, располагаются позади и по бокам от женских

половых желез и могут доходить до переднего края яичника. Удлиненно-овальная бурса цирруса 0,18—0,26 мм длины и 0,06—0,07 мм толщины. Семепровод образует петли внутри и вне бурсы цирруса. Женские половые железы располагаются по средней линии. Яичник двукрылый; его передний край находится на уровне генитальной поры. Вагина начинается у передней поверхности желточника, проходит вперед между долями яичника и затем загибается в направлении половой клоаки.

Автор вида указывает, что дорзально от тельца Мелиса имеется небольшой семеприемник. Мы сильно сомневаемся, что обнаруженное Гарвудом образование представляет собой семеприемник, и предполагаем, что описанное образование возникло за счет яйцевода. Основания к этому излагаем при описании *Oochoristica anolis*.

Литература: Harwood, 1932; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941.

12. *Oochoristica excelsa* Tubangui et Masilungan, 1936

(рис. 248)

Хозяин: ящерица — *Mabuya multifasciata*.

Место обнаружения: остров Лузон (Филиппины).

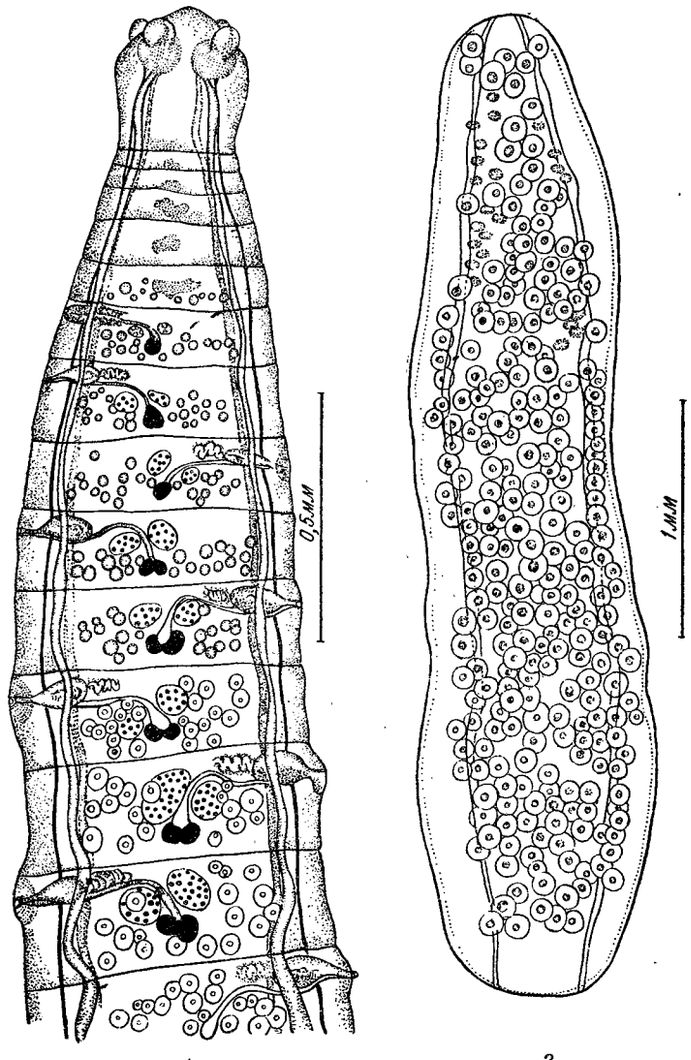
Описание (по Тубангуи и Мазилюнгену, 1936, стр. 75—77). Максимальная длина 26 мм; ширина 1,1 мм. Членики акраспедотного типа. Ширина молодых и развитых гермафродитных сегментов превосходит их длину; зрелые квадратны или же вытянуты в продольном направлении. Молодые проглоттиды 0,030—0,072 × 0,24—0,35 мм, гермафродитные — 0,095—0,247 × 0,038—0,62 мм, зрелые 1,9—4,7 × 0,55—1,1 мм. Сколекс 0,25 мм в диаметре. Присоски 0,075—0,088 мм. Шейка короткая.

Половые отверстия неправильно чередуются, располагаясь у задней границы передней трети бокового края члеников. Половая клоака отсутствует. Половые протоки проходят между главными продольными сосудами; 23—29 сферических семенников располагаются в задней половине бокового края проглоттид. Они заходят кпереди до уровня середины яичника. Семенники не выходят в стороны за линии экскреторных сосудов. Диаметр семенников 0,019—0,030 мм.

Овальная бурса цирруса 0,170—0,123 мм × 0,046—0,057 мм. В гермафродитных члениках бурса пересекает линию прохождения экскреторных каналов. Семепровод образует короткие петли.

Женские половые железы располагаются по средней линии, едва заметно смещены в поральную сторону. Двукрылый яичник разделен по линии прохождения половых протоков на две части. Размер крыльев яичника составляет 0,030—0,073 мм × 0,050—0,096 мм. Желточник лежит позади яичника. Ширина желточника 0,053—0,084 мм. Маленькое тельце Мелиса находится между яичником и желточником. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Авторы вида отмечают наличие семяприемника, в чем мы сильно сомневаемся. В 11—12-м члениках в паренхиме появляются яйца. В каждом зрелом сегменте можно видеть не менее 250 яиц, залегающих одиночно. Размер наружной оболочки, одевающей яйцо, которую авторы вида именуют «капсулой», составляет 0,084—0,107 мм. Онкосферы 0,038—0,046 × 0,030—0,034 мм. Длина эмбриональных крючьев 0,019 мм.

Литература: Tubangui et Masilungan, 1936.



248. Oochoristica excelsa Tubangui et Masilungan, 1936

1 — общий вид передней части тела; *2* — зрелый членик (по Тубангуи и Мазилюнген, 1936)

13. *Oochoristica fuhrmanni* Hughes, 1940

Синонимы: *Oochoristica brasiliensis* Fuhrmann, 1927, nec. *Oochoristica brasiliensis* (Janicki, 1904) Baer, 1924

Хозяин: ящерица — *Ameiva ameiva* Cope.

Место обнаружения: штат Пернамбуку, Бразилия.

Историческая справка. Первоописание вида сделано Фурманом (1927), который дал ему название *Oochorisica brasiliensis*. В 1940 г. Хьюес, как nomen praeoccupatum отбросил это видовое название и заменил на *O. fuhrmanni* Hughes, 1940.

Описание (по Фурману, 1927, стр. 395—396). Консервированный экземпляр паразита достигал 120 мм длины и 1,0 мм ширины, но при этом не имел сколекса и самых передних участков стробилы. Молодые членики 0,68 мм длины и 0,8 мм ширины, гермафродитные 1,3×1,0 мм, зрелые 3,5—1,0 мм. Бэр (1927а) определяет ширину гельминта в 1,5 мм. Продольная мускулатура стробилы слабая и состоит из мелких пучков, разбросанных в беспорядке в толще кортикальной паренхимы. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура также слабо развита. Известковые тельца не обнаружены. Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, причем вентральные сосуды соединены широкими ветвящимися поперечными анастомозами, расположенными не только у заднего края, но также и в средних участках членика, вентрально от семенников и яичника. Кроме того, существуют боковые анастомозы между дорзальными и вентральными сосудами каждой стороны.

Половые отверстия открываются в передней трети края членика. Половые протоки тянутся между экскреторными сосудами. Семенники в количестве 40—50 штук располагаются позади и по бокам от желточника. Они имеют 0,035 мм в диаметре. Семевыносящие канальцы образуют густую сеть. Семепровод извивается внутри бурсы цирруса. За пределами бурсы он также образует несколько петель, расположенных в дорзо-вентральном направлении и окруженных простатическими клетками. Овальная сумка цирруса 0,15 мм длины пересекает дном своим экскреторные сосуды. Она содержит толстостенный циррус. Крупные женские половые железы располагаются по средней линии. Слаболопастный яичник 0,3 мм ширины, компактный желточник 0,18 мм ширины. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Семеприемник отсутствует. Дорзально расположено крупное тельце Мелиса 0,060 мм ширины. При созревании онкосферы распространяются по всей медуллярной паренхиме и в боковых частях члеников выходят за линии экскреторных сосудов, достигая субкутикулярного слоя. Внешняя оболочка яйца толстая, достигает в поперечнике 0,046 мм, внутренняя 0,021—0,027 мм. Вокруг яиц в паренхиме образуются небольшие полости 0,050—0,080 мм в диаметре.

Литература: Baer, 1927a; Fuhrmann, 1927; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; Meggitt, 1934.

14. *Oochoristica gracewileyae* Loewen, 1940

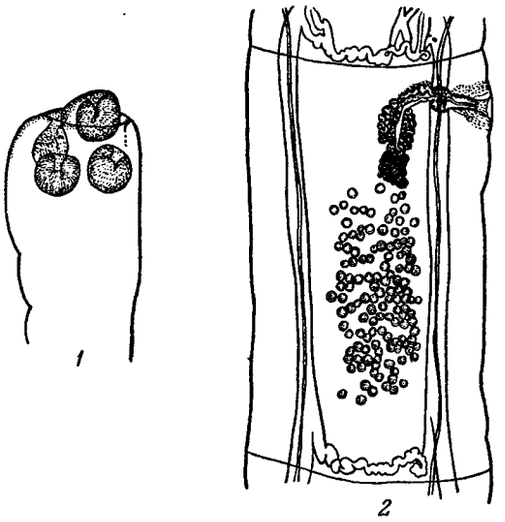
(рис. 249)

Хозяин: гремучая змея — *Crotalus atrox atrox* (Baird et Girard).
Место обнаружения: Техас.

Описание (по Лёвену, 1940, стр. 515). *O. gracewileyae* является самым крупным представителем семейства. Стробила может достигать около метра (более 850 мм) в длину и состоит из нескольких сот члеников. Ширина цепочки члеников незначительна — 1,5 мм. Сколекс 0,426 мм в диаметре; присоски 0,145—0,052 мм. Шейка имеется, 0,326 мм ширины. Стробиляция начинается на расстоянии 2,4 мм от сколекса. Молодые членики короткие; отношение длины к ширине у них составляет 1 : 10; гермафродитные сегменты слегка вытянуты продольно (отношение 3 : 2); у зрелых проглоттид отношение длины к ширине составляет 5 : 2.

Половые отверстия локализуются в пределах передней $^1/_{10}$ бокового края гермафродитных и зрелых члеников. Половая клоака 0,040—0,060 мм глубины. В члениках содержится по 113 (70—140) семенников, имеющих

0,072 (0,056—0,092) мм в диаметре. Все они располагаются в пределах среднего поля, позади желточника. Грушевидная бурса цирруса 0,256 (0,231—0,296) в длину и 0,125 мм в толщину. Она не заходит в среднее поле сегментов, но может пересекать продольные экскреторные сосуды. Последние не образуют ответвлений, но поперечные каналы могут давать анастомозирующие ветви. Вентральные продольные выделительные каналы 0,090—0,106 мм, дорзальные — 0,066 мм ширины. Семепровод извивается внутри и вне бурсы цирруса. Женские половые железы лежат в передней трети членика и сильно сдвинуты в поральную сторону, проявляя чередование вместе с половыми порами. Вагина открывается в половую клоаку обычно вентрально от бурсы цирруса. В среднем участке она ложится позади семепровода. Следуя в медиальном направлении, вагина отгибается кзади и возле желточника образует небольшой семеприемник (факт наличия семеприемника еще нуждается в подтверждении.—*А. С.*). Небольшой яичник слагается из многочисленных долек. Он имеет 0,260 мм в длину и 0,230 мм в ширину. Желточник 0,216 мм длины и 0,155 мм ширины располагается позади яичника. Он также слагается из многочисленных коротких долек.



249. Oochoristica gracewileyae Loewen, 1940
1 — сколекс; *2* — гермафролитный членик (по Лёвену, 1940)

Яйца распределяются в паренхиме, располагаясь поодиночке. В каждом зрелом членике насчитывается не менее 1000 яиц, заходящих в стороны от линии экскреторных сосудов. Диаметр яиц 0,060 мм, онкосферы 0,030 мм в поперечнике.

Литература: Loewen, 1940.

15. *Oochoristica hainanensis* Hsü, 1935

(рис. 250)

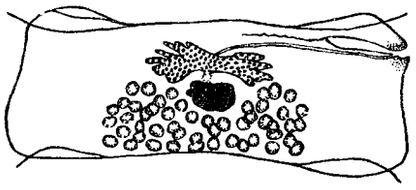
Хозяин: ящерица (вид не был определен).
Место обнаружения: Хайнань.

Этот вид по своему анатомическому строению весьма близок *O. truncata* (Krabbe, 1879), однако различия географического порядка удерживают нас от их объединения.

Описание (по Хсю, 1935, стр. 505). Длина тела 134 мм. Сколекс 0,352 мм в диаметре на уровне присосок. Выступающие округлые присоски 0,141×0,159 мм. Шейка 1,94 мм длины и 0,374 мм ширины позади сколекса. Начальный участок стробилы 1,2 мм длины содержит зачатки половых органов, но лишен внешней сегментации. Стробила состоит из 202 члеников. Первые хорошо отделенные членики вытянуты поперечно. Они имеют 0,096 мм длины и 0,720 мм ширины. Развитые половые железы занимают 27—49-й членики, которые имеют 0,240—0,440 мм длины и

0,640—1,3 мм ширины. Длина сегментов нарастает быстрее, чем ширина. Матка, содержащая яйца, появляется в 50-м членике, а яичник исчезает в 78-м сегменте. Продольная мускулатура состоит из двух концентрических слоев. Внутренний слой содержит около 60 пучков, включающих по 6—20 волокон. Внешний слой содержит пучки толщиною в 2—3 волокна, расположенные в беспорядке в кортикальной паренхиме. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура слабо развита.

Экскреторная система состоит из двух пар продольных стволов. Дорзальные сосуды 0,006 мм ширины, имеют, в сравнении с вентральными, более толстую стенку. Вентральные сосуды 0,020 мм ширины, они соединяются системой канальцев, распространяющейся на всю ширину сегмента, вентрально от половых желез. Канальцы смежных члеников не соединяются между собою. Главный латеральный нерв 0,027 мм ширины; он располагается иногда дорзально, иногда вентрально от бурсы цирруса.



250. Oochoristica hainanensis Hsü, 1935
Гермафродитный членик (по Хсю, 1935)

Половые отверстия неправильно чередуются и открываются в передней трети края члеников. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами то вентрально, то дорзально от нерва. В каждом членике насчитывается около 40—50 семенников 0,057 мм диаметром, расположенных в задней половине среднего поля, позади по сторонам от желточника доходя кпереди до заднего края яичника. Они лежат в один слой, временами налегая друг на друга. Семепровод извивается до впадения в бурсу цирруса и образует два оборота внутри последней. Бурса цирруса 0,188—0,205 мм длины и 0,043—0,050 мм толщины, пересекает вентральный экскреторный сосуд и доходит до наружной стенки дорзального сосуда поральной стороны. Наружным отверстием она открывается в щелевидную половую клоаку. Двукрылый яичник располагается по средней линии, ближе к переднему краю членика. Каждое его крыло состоит из 5—8 долей. Максимальная ширина яичника 0,45 мм. Овальный желточник 0,18 мм в диаметре, располагается позади перешейка яичника. Вагина открывается в половую клоаку позади бурсы цирруса. Она следует поперек членика до яичника, затем отгибается кзади и оканчивается возле хорошо развитого тельца Мелиса.

В зрелых члениках насчитывается около 3000 яиц, расположенных в 2—3 слоя. Яйца округлой формы, снабжены двумя оболочками. Наружная оболочка 0,030—0,032×0,037—0,040 мм, внутренняя 0,020—0,025×0,027 мм. Крючья онкосферы от 0,011 до 0,013 мм длины.

Вероятно, к этому же виду следует отнести экземпляры цестод, описанные Меггитом (1934, стр. 182) под именем *Oochoristica fibrata* Meggitt, 1927, от *Boyga multimaculata* (?). От типичного экземпляра *O. fibrata* эта форма отличается вдвое бо́льшим числом семенников. К сожалению, описание, предложенное Меггитом, в обоих случаях весьма неполно и поверхностно, что сильно затрудняет окончательное решение вопроса о систематическом положении обеих форм. Поэтому *O. fibrata* Meggitt, 1927, мы вынуждены рассматривать, как species inquirenda.

Приводим краткое описание экземпляров от *Boyga multimaculata* (?) по Meggitt, 1934.

Длина 55—69; ширина 0,6—0,8 мм. Диаметр сколекса 0,46 мм. Бурса цирруса 0,156—0,240 мм в длину и 0,082—0,114 мм в толщину, часто

достигает средней линии. Семенников 41—64; они располагаются, как и у *O. figurata*.

Наружная оболочка яйца 0,044—0,054 × 0,042—0,054 мм. Онкосферы 0,026—0,032 × 0,020—0,024 мм.

Литература: Hsü, 1935.

16. *Oochoristica indica* Mizra, 1945

(рис. 251)

Хозяин: ящерица — *Calotes versicolor*.

Место обнаружения: Люкнов (Индия).

Из числа видов цепней, населяющих Индо-Малайскую область, по анатомо-морфологическим признакам *Oochoristica indica* сближается с *O. hainanensis* Hsü, 1935, но отличается значительно бо́льшим числом лопастей яичника.

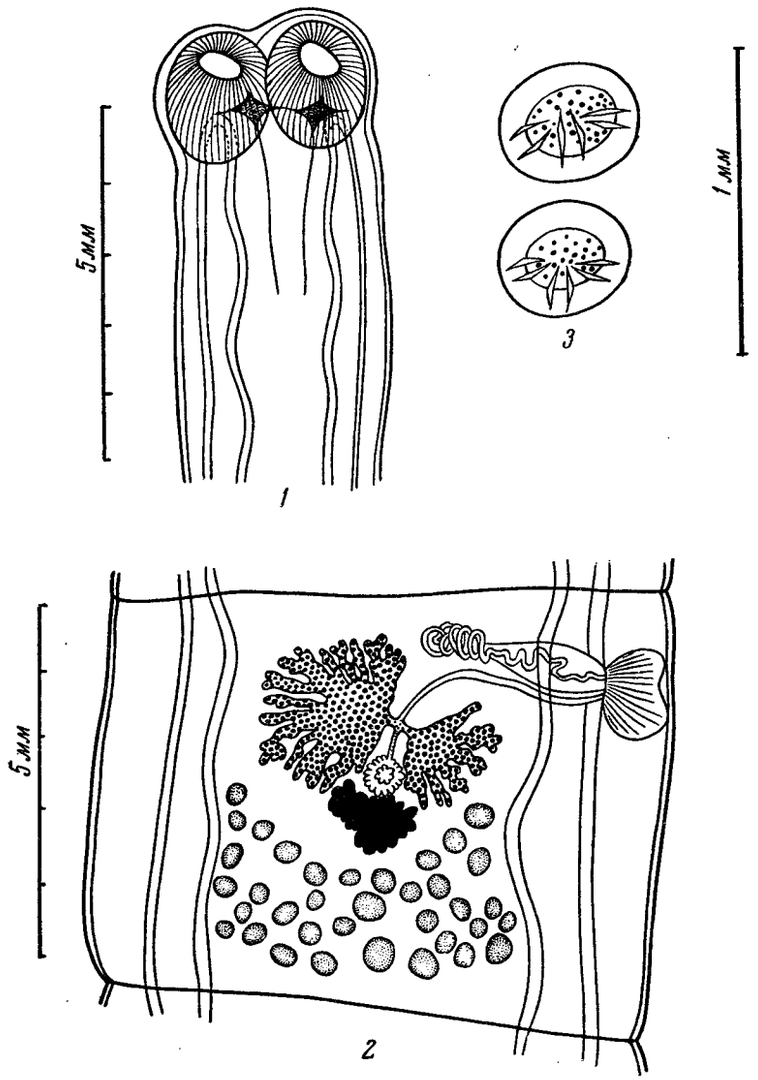
Сопоставляя данный вид с паразитами рептилий других зоогеографических областей, можно отметить, что по своему строению *O. indica* тождественна *Oochoristica truncata* или же *O. tuberculata*. В настоящее время мы воздерживаемся от их объединения, поскольку цикл развития и пути расселения представителей рода *Oochoristica* по земной поверхности еще не расшифрованы.

Описание (по Мизра, 1945, стр. 1—3). Длина варьирует в пределах от 136 до 200 мм; максимальная ширина — от 1,35 до 1,55 мм. Сколекс около 0,35 мм в диаметре; присоски 0,17—0,19 мм, лежат попарно на дорзальной и вентральной поверхностях сколекса. Шейка 6 мм длины. Молодые членики несколько вытянуты в ширину, более зрелые — продольно. Число члеников в одной стробиле составило 61. В молодых члениках зачатки яичника и семенников возникают одновременно. Те и другие половые железы созревают в районе 30-го членика. Экскреторная система представлена четырьмя каналами, причем наружные (очевидно, вентральные.—*А. С.*) тянутся более прямолинейно, а внутренние следуют волнообразно. Два канала данной стороны сливаются позади присосок (на рисунке — на уровне задней половины присосок.—*А. С.*). В стробиле все четыре канала тянутся обособленно, не давая никаких соединяющих сосудов.

Половые отверстия неправильно чередуются. Мускулистый половой атриум открывается в передней трети края проглоттид. Семенников 30—36, располагаются в один слой позади яичника. Семепровод кнутри от дна бурсы сильно извивается, а также и внутри бурсы. Последняя удлиненной формы, 0,22 мм длины, пересекает экскреторные сосуды, проходя между ними, причем внутренний (очевидно, дорзальный) сосуд и нерв ложатся сверху, а наружный снизу бурсы. Максимальная ширина яичника 0,39 мм, желточника — 0,15 мм. Семеприемник отсутствует. Матка не обнаружена.

В зрелых члениках яйца разбросаны по всей паренхиме между двумя наружными каналами. Половые железы при созревании редуцируются. Сначала исчезают яичник и желточник, затем семенники и семепровод с бурсой цирруса. Половая клоака сохраняется. Яйца округлые 0,042 мм в диаметре, с толстой наружной скорлупой и тонкой внутренней. Эмбриональные крючья 0,016—0,018 мм длины.

Литература: Mizra, 1945.



251. Oochoristica indica Mizra, 1945
1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик; *3* — яйца (по Мизра, 1945)

17. *Oochoristica khalili* Hamid, 1932

Хозяин: змея — *Psammophis shokari* Forscal.

Место обнаружения: Египет (зоосад в г. Гиза).

Описание (по Гамид, 1932, стр. 238—240). Целых экземпляров в оригинальном материале не было. Сколекс 0,46 мм ширины на уровне середины присосок. Имеется короткая, тонкая шейка. Ее размеры составляют 0,90 мм в длину и 0,46—0,80 мм в ширину. Описанные цепни были зафиксированы в сократившемся состоянии. Кутикула, покрывающая тело, 0,008 мм толщины. Паренхимная мускулатура всех направлений слабо развита. Проглоттиды вытянуты поперечно, средняя ширина их составляет 1,9 мм.

Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами. Семенники в количестве 52 (44—61) располагаются позади и по бокам от женских половых желез. Размер семенников составляет 0,030 в продольном и 0,063—0,079 мм в поперечном направлении. Отмеченная разница в размерах каждого семенника, повидимому, объясняется значительным сжатием стробилы за счет сокращения ее продольной мускулатуры (*A. C.*). Бурса цирруса 0,286—0,318 мм длины, достигает линии экскреторных сосудов. Семепровод представлен в виде тонкой, извилистой трубки.

Женские гонады располагаются по средней линии, локализуясь почти в середине члеников. Яичник состоит из двух неправильно овальных боковых долей. Компактный дольчатый желточник лежит позади мостика яичника. Вульва находится на дне клоаки, позади мужского отверстия. Вагина в виде тонкой трубки тянется позади семепровода. Семеприемник и тельце Мелиса не обнаружены. Яйца располагаются в паренхиме поодиночке. Личинки—онкосферы—одеты тремя округлыми оболочками; из них наружная 0,07—0,08 мм, эмбриофора 0,040—0,048 мм в диаметре.

Литература: Hamid, 1932; Meggitt, 1934; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941.

18. *Oochoristica lagrangei* Joyeux et Houdemer, 1927
(рис. 47)

Хозяин: ящерица — *Liolepis belliana* Gray.

Экстенсивность инвазии: из 34 обследованных 6 ящериц были заражены *O. lagrangei*.

Место обнаружения: Индокитай.

Описание (по Жуайе и Удемеру, 1927, стр. 291—294). Длина тела около 60 мм, максимальная ширина 2,5 мм, причем все изученные экземпляры находились в состоянии довольно сильного сокращения. Сколекс 0,4 мм; присоски — 0,18 мм в диаметре. Шейка имеется. Сегментация начинается на расстоянии 2,24 мм от переднего конца.

Кутикула достигает 0,010 мм толщины. Субкутикулярная мускулатура хорошо развита. Паренхимная продольная мускулатура состоит из двух слоев волокон, собранных в пучки. Внутренний слой состоит из 40 пучков, включающих по десятку волокон; во внешнем слое большое количество мелких пучков, состоящих из 2—3 волокон. Экскреторная система весьма своеобразного строения: узкие дорзальные сосуды спирально извиваются вокруг широких вентральных, боковые ветви которых образуют сложную сеть. Половые отверстия находятся в передней трети края члеников, половые протоки тянутся между экскреторными сосудами.

В каждом членике развивается 50—60 семенников, расположенных в задней половине среднего поля, позади и по сторонам от желточника. Размер семенников 0,045—0,050 мм. Семепровод извивается; его извилины заменяют внутренний и наружный семенные пузырьки. Тонкая длинная бурса цирруса пересекает экскреторные сосуды и далеко вдается в среднее поле членика. Она открывается в окруженную мышцами половую клоаку, имеющую около 0,085 мм глубины. Размеры бурсы цирруса составляют 0,250 мм в длину и 0,040—0,050 мм в толщину. Женские половые железы располагаются по средней линии. Яичник многолопастный, двукрылый. Вагина представляет трубку относительно константного диаметра 0,015—0,020 мм, проходящую позади мужского полового протока. Она окружена муфтой железистых клеток. Впереди желточника вагина образует кольцевой изгиб и расширяется, превращаясь в семеприемник. Мы сомневаемся в существовании семеприемника и высказываем предположение, не

является ли описанное расширение расширенным участком яйцевода. (*A. C.*).

Зрелые яйца распространяются по всему членику, располагаясь поодиночке. Размер яиц 0,050 мм, диаметр онкосферы 0,018—0,020 мм.

Литература: Joyeux et Houdemer, 1927; Meggitt, 1934, Hughes, 1940; Hughes etc., 1941.

19. *Oochoristica lygosomae* Burt, 1933
(рис. 46)

Хозяин: ящерица — *Lygosoma punctatum* L.

Место обнаружения: остров Цейлон.

Автор вида описывает и изображает на рисунке весьма своеобразные детали мужской и женской половой системы этого паразита цейлонских ящериц.

1. От тельца Мелиса, лежащего на дорзальной стороне желточника, отходит извитой самостоятельный проток, впадающий в оотип, в который с вентральной стороны вливается извитой проток желточника, имеющий 0,010 мм в диаметре. С боков туда же открываются два коротких яйцевода, обладающих мышечным сфинктером. Спереди в оотип открывается извитая трубка вагины, а дорзально из него выходит также извитая матка, отклоняющаяся в апоральную сторону. Подобного соотношения протоков женской половой системы нет ни у одного известного вида цестод.

2. Семепровод до вхождения в бурсу цирруса изображен в виде нескольких отдельных тонких канальцев, сливающихся только в момент проникновения в бурсу. Подобной множественности мужских половых путей также не отмечено у цепней.

Если все перечисленные детали строения действительно существуют, то данный вид заслуживает выделения в особый род или даже семейство, однако мы сомневаемся в достоверности анатомических сведений, изложенных в первоописании вида.

Лёвен (1940) в число синонимов *O. lygosomae* Burt, 1933, помещает *Oochoristica lygosomatis* Skinker, 1935. С нашей точки зрения такое объединение видов невозможно до тех пор, пока не будет доказано сходство в расположении половых протоков. На этом основании мы временно сохраняем оба названия в списке видов рода *Oochoristica*.

Описание (по Барту, 1933, стр. 1—7). Длина варьирует от 8 до 15 мм, максимальная ширина 0,6 мм. Стробила состоит из 34—35 члеников, из которых молодые и гермафродитные вытянуты в поперечном направлении, но у зрелых длина превосходит ширину в 3—4 раза.

Сколекс 0,26—0,30 мм ширины, незаметно переходит в шейку. Присоски 0,14 мм в диаметре, располагаются попарно — две на вентральной стороне и две на дорзальной. Зачаток яичника появляется ранее семенников на расстоянии 0,55 мм от переднего конца тела. Кутикула 0,006 мм толщины. Медуллярная паренхима отделена от корковой тонким слоем поперечной мускулатуры, поверх которой пролегают продольные волокна, собранные в 50 пучков.

Отмечена лишь одна вентральная пара продольных экскреторных каналов, проходящих под половыми протоками. Каналы сильно извиваются, причем отдельные петли могут заходить на дорзальную сторону половых протоков. На своем пути они принимают большое количество собирательных трубочек, а в задней части каждого сегмента соединяются посредством сильно извитого поперечного канала. Автор не отрицает

полностью возможности существования дорзальных сосудов, обнаружение которых при наличии богатой сети вторичных канальцев затруднительно.

Половые отверстия неправильно чередуются. Они открываются в передней трети края членика. Семенники немногочисленны (17—18). Они располагаются дорзально, позади женских половых желез, в составе одного непрерывного поля. Бурса цирруса 0,175 мм длины и 0,055 мм толщины, достигает средней линии стробилы. Она открывается в глубокую клоаку, отверстие которой обычно бывает замкнуто, а в проксимальной части содержится грушевидная полость. Семепровод извивается внутри и за пределами бурсы. Он окружен простатическими клетками. Семенные пузырьки отсутствуют. Развитый двукрылый яичник занимает $^1/_3$ ширины проглоттиды, располагаясь вентрально в средней ее части. Каждое крыло яичника состоит из 5—7 пальцевидных долек и открывается в оотип самостоятельным коротким яйцеводом, окруженным мышечным сфинктером. Яйцеклетки в яичнике при созревании достигают 0,010 мм в диаметре. Компактный желточник 0,78 мм ширины располагается позади яичника по средней линии тела. На дорзальной его поверхности находится сферическое тельце Мелиса диаметром 0,039 мм. Вагина, как и ее отверстие, располагается позади бурсы цирруса. Дистальная бо́льшая часть вагины имеет узкий просвет 0,0042 мм ширины и относительно толстую стенку, толщиною 0,0168 мм. На уровне дна бурсы стенка вагины истончается, а просвет увеличивается. Этот отрезок вагины завивается спиралью, выполняя роль семеприемника (?—*A. C.*).

Матка в виде короткой спиральной трубки отходит непосредственно от оотипа (?—*A C.*). Позднее она распространяется кзади и заполняется несегментированными яйцами, лежащими небольшими группами по 3—5 штук. Каждая группа отделяется от соседних перехватами матки, в результате чего каждое яйцо оказывается заключенным в отдельную капсулу (?—*A. C.*). Вполне зрелых члеников в изученном материале не было. Онкосферы 0,022 мм в диаметре, длина эмбриональных крючьев 0,011 мм.

Литература: Baer, 1935; Burt, 1933; Hughes, 1940; Hughes, etc., 1941.

20. *Oochoristica lygosomatis* Skinker, 1935

Синонимы: *Oochoristica parva* Baylis, 1929, nec *Oochoristica parva* (Janicki, 1904) Baer, 1935; *O. parva* (Sandground, 1926) Meggitt, 1934; *O. parva* Stunkard, 1938; *Oochoristica baylisi* Baer, 1935

Хозяин: ящерица — *Lygosoma chalcides.*

Место обнаружения: остров Ява.

Историческая справка. Означенный вид был первоначально описан Бэйлисом (1929) под именем *Oochoristica parva*, однако к этому времени в пределах рода *Oochoristica* уже имелось два вида цестод, носящих то же самое название. На основании абсолютной гомономии видовое имя было отброшено Бэром и заменено именем *Oochoristica baylisi*, 1935, но несколько раньше Скинкер (Skinker, 1935) для этого вида предложила имя *Oochoristica lygosomatis* Skinker, 1935. Впоследствии Лёвен (Loewen, 1940) идентифицирует этот вид с *O. lygosomae* Burt, 1933.

С нашей точки зрения сходство в размерах тела и количества семенников несомненно, однако отождествление *O. lygosomatis* и *O. lygosomae* в настоящее время невозможно, поскольку *O. lygosoma* по описанию Барта (Burt, 1933) обладает целым рядом особенностей качественного порядка, свойственных только ей одной.

Хьюес (1940) также считает *O. lygosomatis* особым видом. В его дифференциальном диагнозе основным отличительным признаком указано количество семенников, которое для *O. lygosomae* определяется цифрами 44—61. Эти данные, повидимому, ошибочны, так как в переописании вида говорится о наличии 17—18 семенников, а повторного описания *O. lygosoma* к этому времени, насколько нам известно, опубликовано не было.

Описание (по Бэйлису, 1929, стр. 262—263). Длина 8—11 мм; максимальная ширина 0,30—0,35 мм, одинакова почти на всем протяжении стробилы. Сколекс 0,22—0,24 мм; присоски 0,10—0,12 мм в диаметре. Сегментация начинается на расстоянии 2 мм от сколекса. Стробила зрелого экземпляра, уже отторгавшего членики, состоит из 43 сегментов, из которых 9 зрелых. Гермафродитные членики квадратны, взрослые вытянуты продольно.

Половая клоака 0,050 мм глубины, располагается у задней границы передней части края члеников. Семенники в количестве 14—18 штук лежат позади и по бокам от женских гонад. Эллипсоидная бурса цирруса 0,125 × × 0,07 мм. Зрелые яйца 0,0375—0,0400 × 0,0250—0,0275 мм в диаметре. Онкосферы 0,020—0,025 мм. Эмбриональные крючья 0,012—0,013 мм.

Литература: Baer, 1935; Baylis, 1929; Dollfus, 1932; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; Loewen, 1940; Skinker, 1935.

21. *Oochoristica natricis* Harwood, 1932

(рис. 245, *1*)

Хозяин: уж — *Natrix rhombifera* (Hallowell).

Место обнаружения: Гаустон (Техас).

O. natricis по морфологическим признакам почти тождественна *O. eumecis* и *O. americana*, но, учитывая принадлежность хозяев к разным отрядам рептилий и не имея натурального материала для исследования, мы временно воздерживаемся от их объединения в один вид.

Описание (по Гарвуду, 1932, стр. 35). Эти довольно крупные паразиты змей имеют 130 мм длины. Сколекс 0,5—0,6 мм в диаметре; овальные присоски варьируют в пределах от 0,16 × 0,22 до 0,20 × × 0,30 мм. Их больший диаметр ориентирован параллельно продольной оси стробилы. Шейка 0,30—0,35 мм ширины и 1—2 мм длины. Молодые членики очень короткие, развитые гермафродитные слегка вытянуты продольно.

Половые отверстия локализуются в передней трети бокового края членика. Половые протоки следуют между экскреторными каналами. Семенников 50—70; они располагаются полукругом позади желточника, занимая заднюю половину среднего поля членика. Бурса цирруса очень крупная, 0,65 — 0,90 × 0,18—0,22 мм, имеет овальную форму. Семепровод сильно извивается; его извилины заменяют собой наружный и внутренний семенные пузырьки.

Женские половые железы лежат в середине членика. Двукрылый яичник 0,6 мм ширины; желточник узкий, вытянут продольно. Он занимает место позади тельца Мелиса. Вагина открывается позади мужского отверстия. Вентрально от тельца Мелиса она образует небольшой семеприемник. Зрелые яйца располагаются поодиночке в паренхиме. Они имеют 0,042 мм в диаметре, онкосферы — 0,020 мм.

Литература: Harwood, 1932; Hughes, 1941; Hughes etc., 1941.

22. *Oochoristica osheroffi* Meggitt, 1934

Хозяин: змея — *Pituophis sayi*.

Место обнаружения: Омага (Индия).

Описание (по Меггит, 1934, стр. 182). Оригинальный материал состоял из большого количества экземпляров хорошей сохранности. Длина зрелых паразитов 60,2 мм, максимальная ширина 1—1,4 мм. Сколекс 0,37—0,40 мм. Гермафродитные проглоттиды сильно сжаты. Половые отверстия открываются в хорошо выраженную половую клоаку, расположенную у задней границы передней четверти бокового края членика. Семенники размером 0,048 — 0,080 × 0,036—0,072 мм располагаются полукругом в задней половине членика; они доходят к переди до середины яичника. Количество семенников 59—76 в каждом сегменте. Бурса цирруса 0,132 — 0,240 × 0,07—0,118 мм, в развитых гермафродитных члениках достигает или не достигает линии экскреторных сосудов, а в зрелых — пересекает ее.

Онкосферы 0,024 — 0,042 × × 0,022—0,036 мм. Диаметр капсулы, в которой помещается онкосфера 0,034—0,060 × 0,032—0,058 мм (Эти капсулы, видимо, соответствуют наружной оболочке яйца.— *А. С.*)

Литература: Meggitt, 1934; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941.

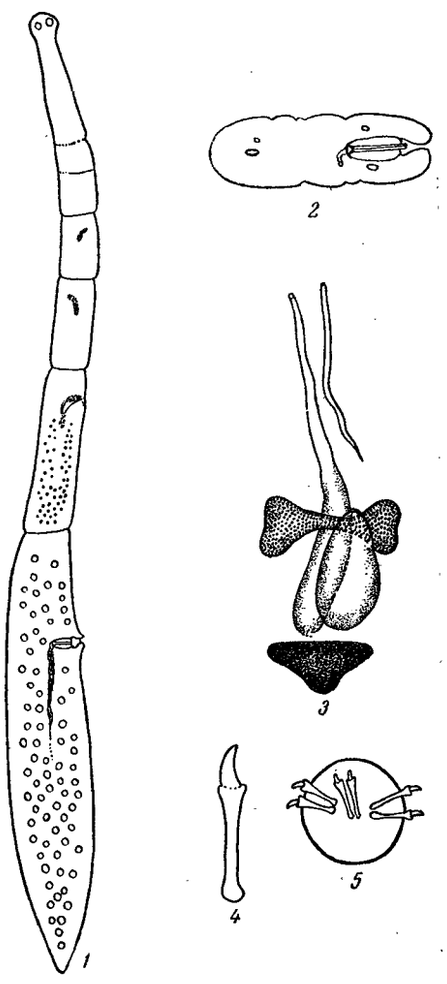
23. *Oochoristica parvovaria* Steelman, 1939

(рис. 252)

Хозяин: рогатая ящерица — *Phrynosoma cornutum* (Harlan).

Локализация: тонкий кишечник.

Место обнаружения: Оклахома (США).



252. Oochoristica parvovaria Steelman, 1939

1 — общий вид пестоды; *2* — поперечный разрез членика через бурсу цирруса; *3* — схема взаиморасположения женских половых органов; *4* — крючок онкосферы; *5* — онкосфера (по Стильмену, 1939)

По данным автора вида, *O. parvovaria* имеет мешковидную, продольно вытянутую матку. На этом основании следовало бы учредить для *O. parvovaria* особый род. Учитывая отсутствие четких контуров матки типичных представителей рода *Oochoristica* и кратковременность ее существования, мы не можем ее очертания считать надежным таксономическим признаком родового значения и временно оставляем *O. parvovara* в составе рода *Oochoristica*.

Описание (по Стилмену, 1939, стр. 452—454). Из кишечника ящерицы было извлечено 52 экземпляра цестод, измеренных в живом состоянии. Длина полных экземпляров, еще не отторгавших членики, составляет 17—22 мм. Стробила состоит из 5—7 сегментов, из которых 1—2 развитых гермафродитных и 1—2 зрелых. Сколекс 0,35 (0,32—0,38) мм ширины, незаметно переходит в шейку длиною 1,42—2,28 мм. Присоски 0,12 (0,11—0,13) мм в диаметре. При измерении фиксированных экземпляров размеры гермафродитных члеников составили 1,42 — 3,11×0,61—0,81 мм и зрелых — 3,6—6,1×0,68—1,15 мм, причем длина превосходит ширину у гермафродитных члеников в среднем в два раза, у зрелых — в шесть раз. Экскреторная система представлена двумя парами продольных стволов; наличие поперечных анастомозов ни на тотальном препарате, ни на срезах не установлено. Вентральные сосуды много крупнее дорзальных. На конце каждой стробилы все четыре сосуда сливаются, образуя короткий пузырек.

Половые отверстия локализуются в передней четверти длины края проглоттид. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами.

Семенники 0,027 (0,023—0,033) мм в диаметре; их число при подсчете в 10 члениках колеблется от 52 до 87; в среднем 69. Они располагаются преимущественно позади женских желез в два латеральных поля, соединяющихся у заднего конца сегмента. Бурса цирруса 0,236 (0,22—0,27) мм длины и 0,12 (0,11—0,13) мм толщины, проходит между экскреторными сосудами, почти достигая средней линии стробилы. Половая клоака грушевидной формы. Извивающийся семепровод тянется от дна бурсы кнутри и каудально. Яичник маленький, состоит из двух крыльев лопастного строения и мостика, связывающего крылья. Желточник располагается позади яичника. Матка имеет вид мешка, вытянутого по средней линии. Она распадается на «капсулы», разбросанные по всей площади зрелых члеников, где, кроме вагины, нет никаких остатков женских половых органов. Диаметр капсул (т. е. наружной оболочки яйца.—*А. С.*) 0,058 (0,049—0,071) мм; заключенные в них онкосферы имеют 0,034 (0,026—0,046) мм в поперечнике. Онкосферы плотно облегаются тонкой мембраной. Эмбриональные крючья имеют тонкую, расширенную у концов рукоятку и заостренное изогнутое лезвие.

Литература: Hughes, 1940; Hughes, etc., 1941; Steelman, 1939.

24. *Oochoristica parvula* (Stunkard, 1938) Stunkard, 1938.

Синонимы: *Oochoristica parva* Stunkard, 1938, not *O. parva* (Janicki, 1904) Baer, 1935, not *O. parva* (Sandground, 1926) Meggitt, 1934, not *O. parva* Baylis, 1929

Хозяин: *Coleonyx elegans* (Gray).

Место обнаружения: Юкатан (Центральная Америка).

Описание (по Хьюес, 1940). Стробила 25 мм длины и 0,77 мм ширины. Она включает около 65 проглоттид. Сколекс 0,240—0,250 мм в диаметре; присоски 0,070—0,086 мм ширины. Шейка 3—5 мм. Половые поры, неправильно чередуясь, открываются в передней четверти края члеников. 20—30 семенников располагаются позади и по сторонам желточника. Диаметр семенников 0,020—0,028 мм. Бурса цирруса 0,070—0,100 мм длины и 0,030—0,057 мм толщины.

Литература: Stunkard, 1938, 1938a; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941.

25. *Oochoristica phrynosomatis* (Harwood, 1932) Loewen, 1940

Синоним: *Diochetos phrynosomatis* Harwood, 1932

Хозяин: рогатая ящерица — *Phrynosoma cornutum* (Harlan).

Место обнаружения: Гаустон и Андерсон (Техас).

Этот вид был обнаружен дважды у рогатой ящерицы Северной Америки.

Гарвуд (Harwood, 1932), описывая *O. phrynosomatis*, установил для этого вида особый род *Diochetos* на основании учета особенностей строения экскреторной системы, выразившихся в том, что дорзальный и вентральный экскреторные каналы в задних участках стробилы местами сливаются. В сколексе и шейке имеются обычные две пары латеральных сосудов.

Мы представляем себе строение экскреторной системы этого вида несколько иначе: в стробиле дорзальный сосуд, повидимому, дегенерирует, а вентральный периодически отдает коллатерали, которые снова вливаются в главный ствол. Наличие боковых ответвлений вентральных сосудов отмечает и Гарвуд. Существование в шейке двух пар нормальных латеральных стволов подтверждает нашу точку зрения. На этом основании мы оставляем *Diochetos phrynosomatis* в составе рода *Oochoristica*, куда ее поместил Лёвен, 1940.

Описание (по Гарвуду, 1932, стр. 40—41 и Лёвену, 1940, стр. 511). Длина варьирует от 55 до 76 мм в длину и 1—2 мм в ширину. Сколекс 0,4—0,6 мм, присоски 0,145—0,160 мм в диаметре. Шейка имеется. Сегментация начинается на расстоянии 2 мм от сколекса, и почти тотчас же появляются зачатки половых желез. Все гермафродитные и зрелые членики сильно вытянуты в продольном направлении. Длина зрелых сегментов, еще не имеющих развитой матки, может превосходить их ширину в 5—6 раз и может достигать 8 мм у зрелых отторгнутых члеников.

Экскреторная система — см. выше.

Половые отверстия располагаются в передней трети края члеников. Число семенников варьирует от 160 до 180. Они располагаются в основной массе позади женских желез, проявляя тенденцию распределяться на две латеральных группы, между которыми по средней линии, позади желточника, остается узкое свободное пространство, не доходящее, однако, до задней границы членика. Некоторое количество семенников может находиться сбоку и даже впереди яичника, особенно в апоральной части сегмента.

Бурса цирруса имеет размеры 0,22—0,30×0,13—0,18 мм. Извивающийся семяпровод располагается медиально и кзади от дна бурсы цирруса. Двукрылый, относительно маленький лопастный яичник 0,25 мм ширины лежит несколько впереди от центра членика. Позади яичника находится небольшое тельце Мелиса и затем — желточник. Яйца располагаются в паренхиме одиночно. Они имеют 0,055 мм в диаметре. Размеры онкосфер 0,030 мм.

Литература: Harwood, 1932; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941, Loewen, 1940.

26. *Oochoristica rostellata* Zschokke, 1905

Хозяева: змеи — *Zamenis gemonensis* Laur., *Coluber jugularis* L., *Cerastes cornutus* (L.), *Malpolon monspessulane*.

Географическое распространение: Италия, Алжир.

Историческая справка. Данный вид был первоначально описан Чокке, 1905, от полоза — *Zamenis gemonensis* (Laur.) Италии (Неаполь) и назван *Oochoristica rostellata* Zschokke, 1905.

В 1914 г. Ля Рю (La Rue, 1914), производя ревизию цестод сем. *Ichthyotaeniidae-Proteocephalidae* (отряд *Tetraphyllidea*) установил, что один вид цестод цейлонских змей (*Chrysopelea ornata*), описанный Линстовым, как *Ichthyotaenia cryptobothrium* Linstow, 1906, в действительности относится к другому отряду (*Cyclophyllidea*) и перевел его в род *Oochoristica*. Бэр (1927) пошел в этом направлении еще дальше и соединил *Ichthyotaenia cryptobothrium* с *Oochoristica rostellata*.

Меггит (1934) считает *O. cryptobothrium* особым видом, однако Дольфю (1932) и Хьюэс (1940) поддерживают точку зрения Бэра.

По данным Фурмана (1927) цейлонская форма, известная в литературе под названием *O. cryptobothrium* (Linstow, 1904), отличается в 3—4 раза меньшими размерами бурсы цирруса. Со своей стороны, экземпляры Фурмана от *Chrysopelea ornata* мы рассматриваем в качестве особого вида — *Oochoristica cryptobothrium* (Linstow, 1904) La Rue, 1914.

Описание *Oochoristica rostellata* Zschokke, 1905 (по Бэру, 1927а, стр. 176—177). Длина тела от 60 до 130 мм. Ширина от 2 до 3 мм. Сколекс 0,8—1,0 мм в диаметре, присоски вытянуты продольно, 0,50×0,24 мм. Половые отверстия в передней трети края члеников. Половые протоки между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. В каждом членике имеется 86—100 семенников, расположенных позади и по бокам от женских половых желез, но не заходящих кпереди от яичника. Бурса цирруса 0,27—0,30 мм длины. Семепровод сильно извивается. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Женские половые железы располагаются медианно. Яичник двукрылый, лопастный. Желточник состоит из двух компактных боковых долей. Матка вначале трубчатая, затем распадается на яйценосные капсулы, заполняющие всю мозговую паренхиму.

Литература: Baer, 1927a; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; Meggitt, 1934.

27. *Oochoristica sobolevi* (Spassky, 1948) n. comb.

(рис. 10, 253, 254)

Синоним: *Skrjabinochora sobolevi* Spassky, 1948

Хозяин: ящерица прыткая — *Lacerta agilis L.*

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: Украина.

Интенсивность инвазии: от 1 до 5 экземпляров.

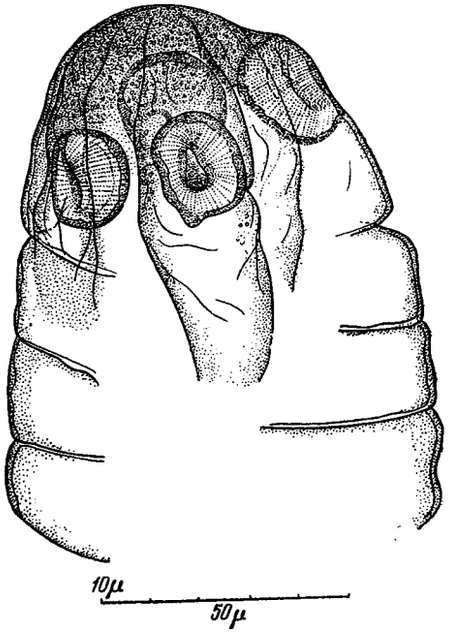
Описание вида было дано, согласно правилам зоологической номенклатуры, по одному экземпляру от ящерицы, в кишечнике которой было найдено две цестоды идентичного строения.

Изучив коллекцию *O. sobolevi*, состоящую из нескольких десятков экземпляров, добытых от *Lacerta agilis* в той же местности, мы имеем возможность несколько дополнить и уточнить описание.

Описание. Длина тела вполне зрелых экземпляров всего 10—15 мм, максимальная ширина 1—1,2 мм. Сколекс невооруженный 0,200—0,250 мм ширины, способен вытягиваться, несет четыре мышечных присоски 0,085—0,100 мм в диаметре. Присоски расположены на вздутиях сколекса, разделенных продольными щелями. Стробила акраспедотного типа состоит в среднем из 38 (37—52) члеников, коротких в начале и квадратных или продольно вытянутых на заднем конце. Шейка имеется; за ней следует участок стробилы, где заметна лишь внутренняя сегментация. Тело покрыто плотной кутикулой 0,004—0,008 мм толщины. Мускулатура стробилы состоит из двух концентрических слоев тонких пучков и отдельных

волокон продольного направления. Изолированные мышечные волокна встречаются также во всей толще кортикальной паренхимы.

Половые отверстия, неправильно чередуясь (1 : 8 : 1 : 7 : 1 : 1 : : 2 : 1 : 2), открываются на дне довольно глубокой половой клоаки. Последняя имеет такое же строение, как и у *Oochoristica agamae* в описании Дольфю (Dollfus, 1932). Глубина клоаки около 0,05—0,06 мм, ширина внутренней колбообразно расширенной части приблизительно равна толщине бурсы цируса и составляет 0,04 мм. Изнутри стенка клоаки выстлана кутикулой, поверхность которой покрыта густо расположенными сосочкообразными шипиками 0,0015—0,002 мм высоты и такого же диаметра. Снаружи клоаку одевает кольцевая зона мышечных волокон. Наружное отверстие клоаки локализуется у задней границы передней трети длины бокового края членика. Вульва располагается позади отверстия бурсы цирруса. Половые протоки проходят дорзально от экскреторного сосуда и нерва.

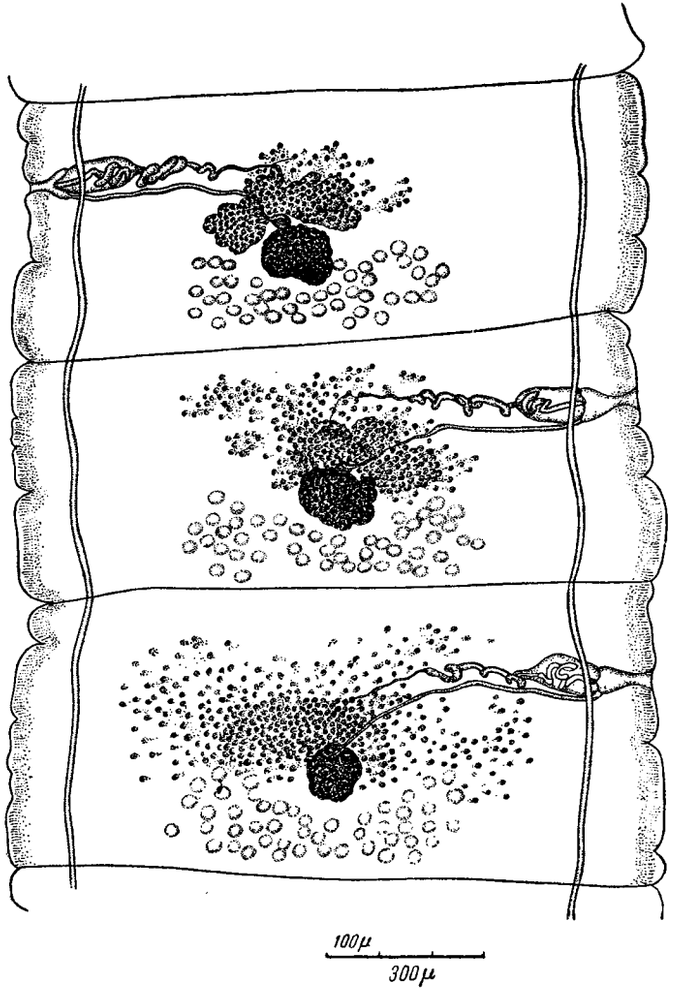


253. Oochoristica sobolevi (Spassky, 1948) n. comb.
Сколекс (по Спасскому, 1948)

В каждом членике развивается 18—23 семенника, которые залегают в среднем поле, располагаясь полукругом позади желточника. В развитом состоянии они имеют 0,02—0,033 мм в диаметре. Семепровод проходит между крыльями над мостиком яичника вперед и латерально, затем полого отгибается в поральную сторону и следует извилистым курсом впереди вагины, поперек членика. Наполненные спермой петли семепровода располагаются преимущественно в вертикальной плоскости. К моменту вхождения в полость бурсы цирруса семепровод суживается до 0,004 мм в диаметре и затем вновь расширяется до прежней величины (0,015—0,018 мм).

Бурса цирруса имеет вид овального мешочка 0,10—0,12 мм длины и 0,05—0,06 мм толщины, заполненного в проксимальной части петлями семепровода. В дистальной ее половине находится втянутый циррус, который во втянутом состоянии имеет длину 0,06 мм. Его плотная, покрытая кутикулой стенка резко отличается от стенки семепровода. Мышечная стенка бурсы цирруса очень тонкая, 0,002—0,004 мм толщины. Циррус относительно толстый, невооруженный. Женские половые железы залегают приблизительно в середине членика, на значительном удалении от передней и задней межсегментных границ. Яичник 0,17—0,20 мм ширины, состоит из нескольких десятков булавовидных долек, разделенных по ходу вагины на два слегка неравных крыла. Яичник содержит более сотни яйцеклеток, находящихся приблизительно на одинаковых стадиях развития. Позади яичника локализуется бугристый желточник, достигающий 0,112 мм в диаметре. Впереди желточника близ дорзальной мышечной

стенки залегает тельце Мелиса диаметром 0,07 мм. От центральной части яичника отходит изгибающийся, наполненный спермой яйцевод, образующий 2—3 вертикальные петли. Судя по наличию в ней большого запаса спермы, можно предполагать, что яйцевод выполняет и функцию семеприемника.



254. Oochoristica sobolevi (Spassky, 1947) n. comb.
Группа гермафродитных члеников. Показан процесс расселения яйцеклеток в паренхиме (по Спасскому, 1947)

Вагина четко подразделяется на две части: бо́льшую — копулятивную и меньшую — проводящую. Первая из них представляет почти прямую трубку 0,28—0,30 мм длины, одетую снаружи слоем грушевидных железистых клеток. В районе яичника внутренний конец копулятивного отдела воронкообразно суживается и переходит в проводящий отдел, имеющий вид тонкого, прямого, узкого капилляра, впадающего в восходящую петлю яйцевода. Ширина просвета копулятивной части вагины у внутреннего конца составляет 0,005 мм, тогда как у проводящей части она

едва достигает 0,001 мм. Длина проводящей части составляет около 0,07 мм. Ширина яйцевода около устья вагины в члениках с распавшимся яичником составляет 0,016 мм.

Полного развития мужские и женские половые железы достигают почти одновременно в районе 27-го членика, а в следующем сегменте почти все яйцеклетки оказываются в мозговой паренхиме членика. Вначале они занимают переднюю часть среднего поля, заднюю часть которого оккупируют семенники, но двумя члениками дальше кзади развивающиеся онкосферы распространяются на всю область мозговой паренхимы.

Исчезновение яичника сопровождается сильной редукцией желточника, остатки которого можно проследить до конца стробилы. В зрелых члениках из числа органов половой системы сохраняются лишь половая клоака, бурса цирруса, семепровод и женские половые протоки. Все остальное пространство занимают онкосферы, поодиночке вкрапленные в паренхиму. В каждом зрелом сегменте можно видеть от сотни до нескольких сот яиц с толстой, хорошо окрашивающейся гематоксилином наружной оболочкой. Эта оболочка обычно сминается, приобретая вид колпачка. Под ней вокруг онкосферы можно видеть еще две оболочки, также воспринимающих гематоксилин. Диаметр наружной оболочки яйца 0,034—0,050 мм, диаметр второй 0,022—0,032 мм. Длина эмбриональных крючьев 0,015—0,016 мм.

Литература: Спасский, 1948.

28. *Oochoristica thapari* Johri, 1934

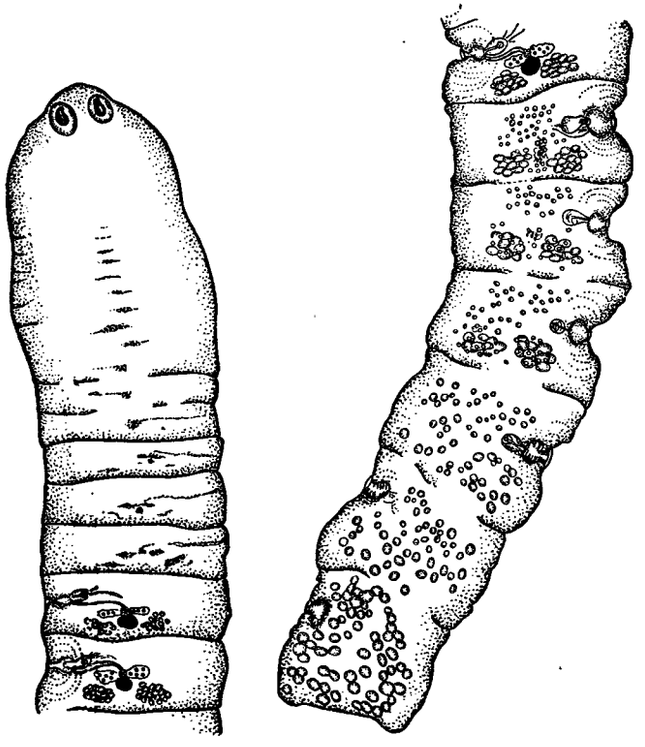
Хозяин: ящерица — *Calotes* sp.
Место обнаружения: Индия.
Описание (по Хьюес, 1940). Длина тела 21 мм, ширина 2 мм. Сколекс 0,305 мм ширины. Половые отверстия в передней трети длины края члеников. Половые протоки между экскреторными сосудами. Число семенников 48—62; они располагаются позади и латерально от яичника. Диаметр семенников 0,033—0,040 мм. Бурса цирруса 0,360—0,490 мм длины, далеко вдается внутрь членика, пересекая экскреторные сосуды.

Литература: Johri, 1934, Hughes, 1940; Hughes etc., 1941.

29. *Oochoristica theileri* Fuhrmann, 1924
(рис. 255)

Хозяева: агама — *Agama hispida* var. *distans*, хамелеон — *Chamaeleon tempeli* Tornier.
Место обнаружения: Претория, Танганайка (Африка).
Среди 40 экземпляров цестод этого вида, изученных Фурманом, один экземпляр отличался во много раз более крупными размерами. Если длина большинства паразитов составляла 4—8 мм, то размеры аберрантного индивидуума достигали 30 мм при тождестве анатомического строения. Обе формы автор относит к одному и тому же виду. Крупный экземпляр им описан как forma major.
Меггит (1934) этот вид сводит в синонимы *Ooch. trachycauri*. Мы их расцениваем как самостоятельные виды.
Описание (по Фурману, 1924, стр. 505—509). Типичная форма (forma minor). Длина зрелых экземпляров 4—8 мм; максимальная ширина 0,85 мм. Сколекс 0,3—0,4 мм; присоски 0,14 мм в диаметре. Сколекс

внешне не отделяется от стробилы, которая на всем протяжении имеет почти неизменную ширину 0,76—0,85 мм. Членики акраспедотного типа, слабо отграничены друг от друга; все они вытянуты в поперечном направлении, за исключением одного последнего. Продольная мускулатура развита чрезвычайно слабо. Она образует всего один слой, состоящий из 25 мелких пучков по 5—6 волоконец, между которыми разбросаны одиночные продольные волокна. Поперечная и дорзо-вентральная мускулатура



255. Oochoristica theileri Fuhrmann, 1924
Общий вид гельминта, разделенного на две части (по Фурману, 1924)

также очень слабая. Экскреторная система представлена четырьмя продольными стволами, из которых вентральные соединены тонкой сетью вторичных канальцев. Зачатки половых желез появляются неподалеку от сколекса; женские и мужские железы созревают одновременно в районе 15—18-го сегментов. В районе 16—19-го яичник почти полностью исчезает и начинается расселение яиц в паренхиме. Созревание яиц совершается в последующих 5—6 сегментах. Общее количество сегментов составляет 23—28.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются в средней трети края члеников. Половая клоака глубокая, по ширине равняется сумке цирруса. Изнутри она выстлана кутикулой, усаженной тонкими шипиками. От ее субкутикулярного слоя отходят радиальные мышечные волокна, исчезающие в паренхиме. 26—30 семенников располагаются целиком позади яичника в две латеральные группы. Бурса цирруса 0,12 мм длины, снабжена мускулом-ретрактором, имеет очень мускулистую сужженную дистальную часть, тогда как в проксимальной части слой мускулатуры тоньше. Выставленный мускулистый циррус имеет 0,04 мм толщины при основании. Базальная часть цирруса усажена шипиками так же, как и клоака. Семепровод образует рыхлые извилины. Яичник 0,20—0,24 мм ширины, незначительно сдвинут в поральную сторону. Он слагается из двух овальных боковых долей, из которых поральная несколько меньше апоральной. Почти округлый желточник 0,08—0,10 мм в диаметре, располагается позади мостика яичника. Тельце Мелиса 0,06 мм в диаметре. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Дистальный ее участок имеет толстую мускулистую стенку. В развитых гермафродитных члениках появляется мешковидная матка, которая в следующем сегменте образует отростки. Эти дивертикулы наполнены яйцами, однако в следующем сегменте разрушаются. Яйцеклетки первоначально в своем распространении ограничены средним полем членика, затем они выходят за линии экскреторных сосудов и даже за линии латеральных нервов. Зародыши одеты тонкой мембраной. Наружная оболочка яйца твердая, ломкая, 0,06 мм в диаметре. Внутренняя оболочка 0,04 мм. Если число яйцеклеток в яичнике не менее 200, то количество зрелых яиц не превышает 60—100 штук. Наблюдаются и такие стробилы, у которых в члениках не более 20 развитых яиц, сопровождаемых значительным количеством (до 70) мелких недоразвитых, имеющих вид известковых телец. Последние представляют собою абортированные яйцеклетки, которые, по мнению Фурмана, остались неоплодотворенными.

Проанализируем фактические данные Фурмана. Если в нормальных стробилах, где нет недоразвитых яиц, число яйцеклеток в яичнике превышает 200, а число развившихся зародышей не более 100, это значит, что более половины неоплодотворенных яйцеклеток просто рассасывается. Нам кажется более вероятным, что отмеченные выше недоразвитые яйца появляются из оплодотворенных яйцеклеток, которые не получили надлежащего развития вследствие того, что у цестод подсем. *Linstowiinae* нет специального органа, обеспечивающего необходимые условия для развития зародышей, т. е. матки, и яйца развиваются в паренхиме.

Литература: Baer, 1927a; Dollfus, 1932; Fuhrmann, 1924; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; Meggitt, 1934.

30. *Oochoristica trachysauri* (MacCallum, 1921) Baer, 1927
(рис. 256)

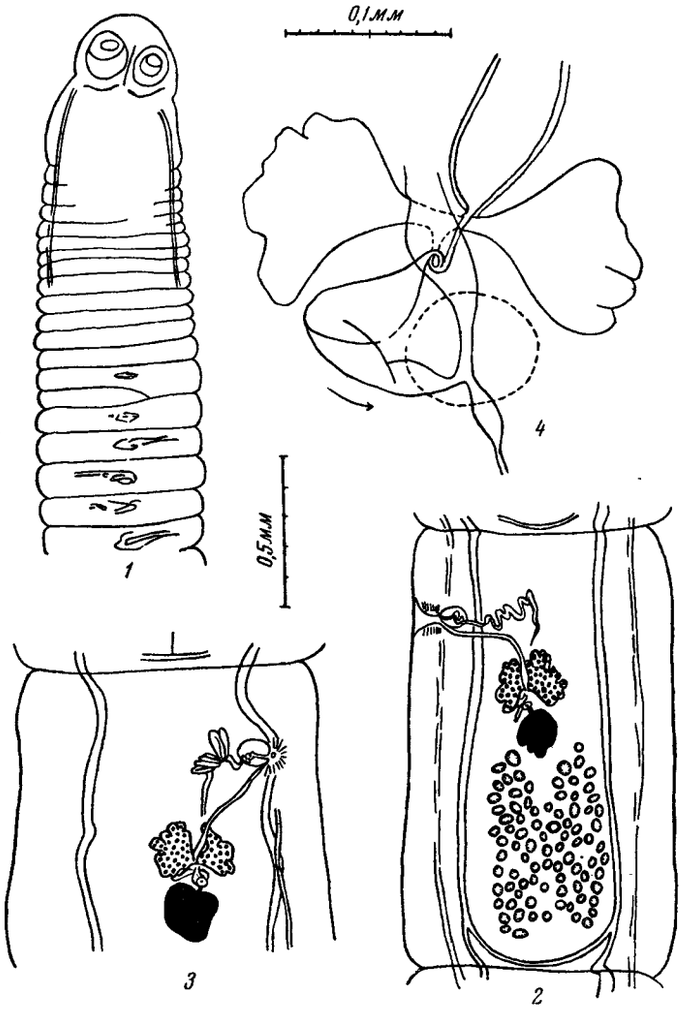
Синонимы: *Taenia trachysauri* MacCallum, 1921; *Taenia trachysuri* (MacCallum, 1921) Meggitt, 1934, ошибочно

Хозяин: ящерица — *Trachysaurus rugosus* Gray.

Историческая справка. Этот паразит был описан автором вида (MacCallum, 1921) под именем *Taenia trachysauri* по экземплярам, обнаруженным в кишечнике австралийской ящерицы из Нью-йоркского зоосада. Поэтому, с некоторой долей вероятности, его считают обитателем австралийского континента. В 1927 г. Бэр *T. trachysauri* поместил в род *Oochoristica* Lühe. В 1932 г. Джонстон (Johnston) опубликовал работу, где подобным образом описывает цестод—паразитов *Trachysauris rugisus* Gray, которых он, несмотря на значительные отличия в топографии половых органов, причисляет к *Oochoristica trachysauri* (MacCallum). Основные их морфологические различия сводятся к следующему:

а) длина тела *Taenia trachysauri* — около 50 мм; у экземпляров Джонстона она достигает 220 мм;

б) у *T. trachysauri* имеется в каждом членике 60 семенников, расположенных в две обособленные группы по типу *O. theileri*. У экземпляров Джонстона семенники располагаются в едином поле, не подающем каких-либо признаков разделения на два боковых участка;



256. Oochoristica australiensis sp. nov.

1 — передний конец тела, общий вид; *2* — гермафродитный членик; *3* — то же (семенники не изображены); *4* — схема расположения женских половых желез и их протоков (по Джонстону, 1932)

в) в отличие от *T. trachysauri*, экземпляры Джонстона обладают (?) семеприемником.

Меггит (Meggitt, 1934), имея в своем распоряжении первоописание *O. trachysauri* по признаку наличия двух обособленных групп семенников, объединяет этот вид с *O. theileri* Fuhrmann, 1924, и указывает последнюю в числе синонимов *O. trachysauri* (MacCallum). Однако Хьюес (1940) восстанавливает видовую самостоятельность *O. theileri*, поскольку эти

виды действительно имеют мало общего. Разделяя точку зрения Хьюес в отношении *O. theileri*, мы считаем необходимым выделить форму, описанную Джонстоном, в особый вид *Oochoristica australiensis* sp. nov. (рис. 256) в названии которого желаем оттенить его австралийское происхождение.

Описание *O. trachysauri* (по Бэру, 1927а, стр. 180). Длина тела около 50 мм, наибольшая ширина 1 мм. Сколекс 0,33 мм в диаметре, несет четыре выступающие присоски шириною 0,15 мм. Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются в передней трети латерального края сегментов.

Половые протоки пролегают между экскреторными сосудами. В каждом членике имеется около 60 семенников, расположенных в две группы позади и по сторонам от желточника. Бурса цирруса 0,18 мм длины, содержит довольно тонкий циррус. Семепровод за пределами бурсы слабо изгибается. Женские половые железы находятся в центре сегмента. Яичник отчетливо двукрылый. Семеприемник, очевидно, отсутствует.

Литература: Baer, 1927a; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; MacCallum, 1921; Meggitt, 1934.

31. *Oochoristica truncata* (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905

(рис. 257, 258)

Синонимы: *Taenia truncata* Krabbe, 1879; *Oochoristica agamae* Baylis, 1919; *Oochoristica africana* Malan, 1939; *Oochoristica africana* var. *ookiepensis* Malan, 1939

Хозяева: различные рептилии — *Agama agama colonorum* Daud., *A. inermis* Reuss. *A. hispida* var. *distans*, *A. sanguinolenta* Pall., A. sp., *Hemidactylus gleadovi* Murray, *Gerrosaurus flavigularis nigrolineatus*, *Cerastes vipera*, *Dendropus* sp., *Eryx jaculus*, *Psammophis brevirostris*, *Psammophis sibilans*, *Chameloen etieni*, *Ch. gracilis*.

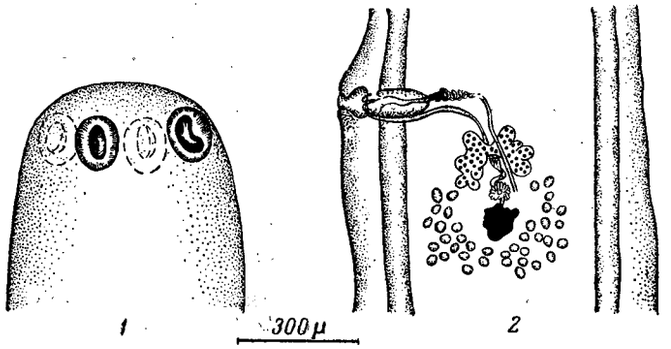
Географическое распространение: Африка, Средняя Азия.

Историческая справка. *Oochoristica truncata* (Krabbe, 1879) была впервые описана Краббе (1879) от агамы *Agama sanguinolenta* Pall. и желтопузика *Ophisaurus apus* Pall. Туркестана, по материалам экспедиции Федченко, но была сведена Бэром (1927) в синонимы *Oochoristica tuberculata* (Rudolphi, 1819). М. Люэ (1898), который пересмотрел типичные препараты *O. tuberculata* из коллекции Рудольфи, отмечает, что число семенников у *O. tuberculata* составляет около 20, тогда как у *O. truncata* число семенников достигает 40. В 1919 г. Бэйлис от агам Восточной Африки описал цестоду, весьма напоминающую *O. tuberculata* и назвал ее *Oochoristica agamae* Baylis, 1919. Современные авторы считают *O. agamae* видом, независимым от *O. tuberculata*, но идентифицируют его с цестодами южноамериканских рептилий, описанных Беддаром под именем *Oochoristica ameivae* Beddard, 1914. Основания для объединения *O. agamae* и *O. ameivae* мы считаем недостаточными.

По анатомо-морфологическим и эколого-географическим признакам *O. agamae* приближается к *O. truncata* (Krabbe.) Объединяя эти два вида, мы принимаем название *Oochoristica truncata*, а *O. agamae* помещаем в число синонимов. Вполне возможно, что *O. tuberculata* и *O. agamae* (*O. truncata*) идентичны, но, учитывая мнение цестодологов, имевших в своем распоряжении препараты того или другого вида, мы временно сохраняем их самостоятельность.

Сравнение описаний линстовиид различных материков показало, что *Oochoristica americana* Harwood, 1932, *O. eumecis* Harwood, 1932, *O. anolis* Harwood, 1932, от чешуйчатых гадов Северной Америки, а также *O. hainanensis* Hsü, 1935, и *O. fusca* Meggitt, 1927, от рептилий Юго-Восточной Азии морфологически сходны с *Oochoristica agamae* и представляют близкородственную группировку организмов.

Учитывая, что африканские, американские и южноазиатские формы в течение долгого времени существовали изолированно, можно ожидать возникновения географических разновидностей, а может быть, и видов рода *Oochoristica*. Однако отсутствие сведений по биологии и недостаточность анатомических описаний препятствуют точному установлению их



257. Oochoristica truncata (Krabbe, 1879)
1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик
(по Малан, 1939)

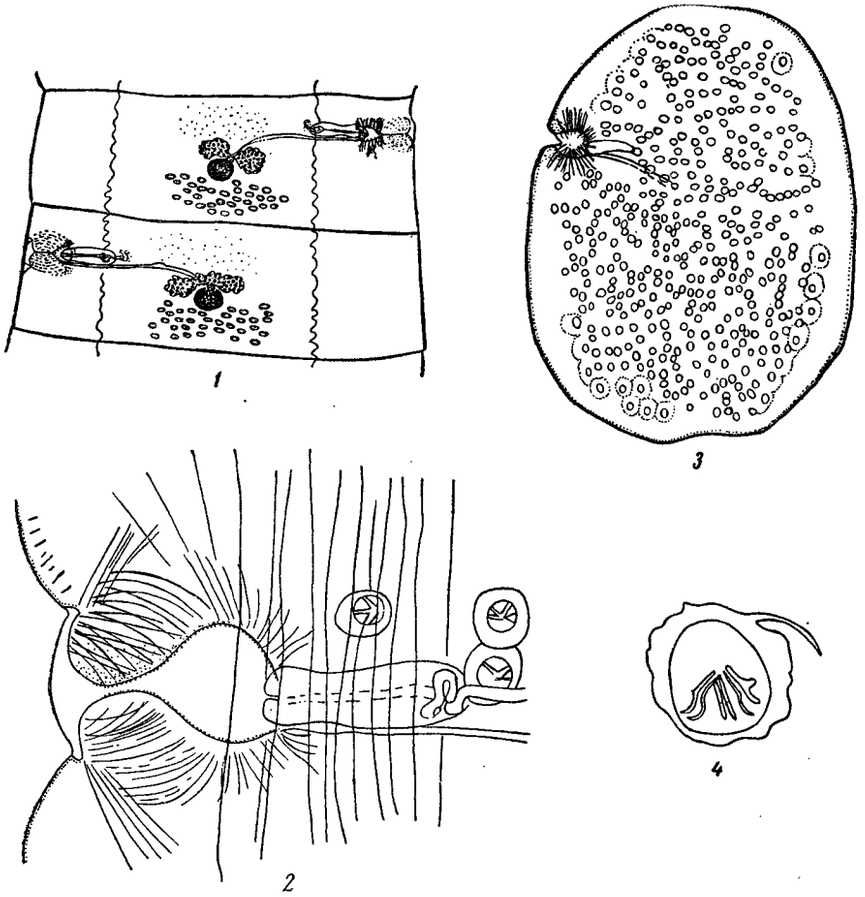
аксономических соотношений, тем более, что количественные и мерные признаки (число семенников, размеры органов) у всех трех форм варьируют приблизительно в одних и тех же пределах.

Во избежание ошибки мы временно рассматриваем каждую из этих форм отдельно в качестве самостоятельного вида. Имея в виду большое разнообразие в характере изменчивости морфолого-анатомических признаков цестод рептилий, относимых к роду *Oochoristica*, мы даем описание *O. truncata* по Рудину (Rudin, 1916), который изучил коллекцию оохористик от агамы *Agama sanguinolenta* Pall. бассейна Каспийского моря, т. е. от типичного хозяина. Однако объединение *O. truncata* с *O. agamae* Baylis, 1919, *O. africana* Malan, 1939, и с *O. africana* var. *ookiepensis* Malan, 1939, несколько расширяет границы вариабильности мерных признаков, что будет оговорено в каждом случае отдельно.

О п и с а н и е (по литературным данным). Длина тела достигает 40—50 мм (Мейлэн, 1939, для *O. africana* var. *ookiepensis* от скептейры указывает длину в 112—115 мм).

Наибольшая ширина стробилы 1,0—1,5 мм. Диаметр сколекса составляет 0,15—0,30 мм (Бэр, 1927, ширину сколекса *O. agamae* определяет в 0,45—0,60 мм, диаметр присосок — в 0,18 мм). Отмечаемые различия в размерах едва ли могут иметь существенное значение, поскольку Рудин специально обращает внимание на то, что тело паразита может сильно вытягиваться и сокращаться. Тот же автор указывает, что размеры молодых экземпляров, имеющих зрелые членики, значительно менее зрелых, уже отторгавших некоторое количество сегментов. Сколекс снабжен четырьмя овальными или округлыми присосками,

незаметно переходит в несегментированную шейку, которая также постепенно переходит в стробилу. Молодые членики вытянуты поперечно, гермафродитные могут быть квадратными, но чаще ширина превосходит длину в несколько раз. Зрелые сегменты обычно бывают вытянуты продольно. Мускулатура паренхимы хорошо развита. Продольные мышечные волокна в сколексе (на поперечном сечении) образуют одно непрерывное кольцо, но в стробиле располагаются в три четко разделенные друг от



258. Oochoristica truncata (Krabbe, 1879)
1 — гермафродитные членики; *2* — половая клоака и бурса цирруса; *3* — зрелый членик; *4* — зрелое яйцо
(по Дольфю, 1932)

друга слоя. Внутренний слой состоит из пучков, включающих по нескольку продольных волокон. Пучки второго (среднего) слоя включают, самое большее, по 2—3 волокна, тогда как внешний слой слагается из одиночных мышечных волокон. Поперечные волокна располагаются без определенного порядка, дорзо-вентральные выражены слабо.

Экскреторная система, по данным Рудина (1916), представлена двумя парами продольных стволов, которые при сокращении длины стробилы могут сильно извиваться, причем в одном членике они образуют не более 5—6 извилин каждый. Петли дорзального канала пересекаются с петлями вентрального. В шейке диаметр дорзальных и вентральных стволов

почти одинаков. В средней части стробилы диаметр дорзальных сосудов сокращается до 0,002 мм, а диаметр вентрального увеличивается до 0,015 мм.

В сколексе, в пространстве между присосками, обе пары стволов значительно приближаются к средней линии. У вершины сколекса каждый дорзальный сосуд петлеобразно переходит в соответствующий вентральный. Правая и левая петли соединяются между собой обычно с помощью одного поперечного канальца, но в одном случае Рудин отмечает наличие двух анастомозов: одного дорзального и одного вентрального. В задней части каждого членика вентральные сосуды соединяются посредством прямого поперечного канальца, который лишь в очень редких случаях вливается в продольные сосуды двумя устьями или образует коллатеральные ветви. В последнем членике вентральные сосуды сходятся в один медиальный канал. Прочие авторы [Бэр (1927), Мейлэн (1939) и др]. указывают, что экскреторные сосуды не имеют правильных поперечных анастомозов, но образуют сложную сеть анастомозирующих ответвлений.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, располагаются в передней трети бокового края сегментов. Половые протоки следуют между выделительными сосудами и дорзально от нерва. В каждом членике формируется от 20 до 40 семенников, расположенных в среднем поле, полукругом, позади яичника. По Мейлэн, 1939, число семенников у *O. agamae* от *Agama inermis* Южной Африки составляет 27—48.

Рудин, 1916, при описании бурсы цирруса подразделил ее на две различные по толщине и строению части. Как нам удалось выяснить, Рудин спутал грушевидный половой атриум, окруженный мышечной зоной, с бурсой цирруса, поэтому его указание, что бурса цирруса представляет собой мускулистый мешок, следует относить на счет половой клоаки. Форму клоаки и расположение мышечных волокон наглядно демонстрирует прилагаемый рисунок (по Дольфю, 1932). Размеры бурсы цирруса составляют 0,100—0,210 ×0,055—0,080 мм (сводные данные). В проксимальной (медиальной) части бурсы залегают извилины семепровода, а в дистальной (латеральной) помещается циррус. Дно бурсы может пересекать линию поральных экскреторных сосудов. Слегка извивающийся семепровод следует вместе с вагиной в поперечном направлении, параллельно переднему краю членика. Женские половые железы располагаются в средней части членика. Двукрылый яичник залегает несколько асимметрично, причем поральное крыло его слегка смещено кзади, а противоположное — кпереди. Позади яичника находятся тельце Мелиса и желточник. Последний имеет компактное строение. Вагина представляет собой тонкую трубку с довольно толстыми стенками и узким просветом. В латеральной части она имеет железистую оболочку; семеприемник, повидимому, отсутствует.

У этого вида ни Краббе, ни Рудин, изучая *O. truncata*, не обнаружили и не описали матку, а Дольфю в отношении матки пишет следующее: «Молодая матка в виде поперечно лежащей дисперсной массы ядер располагается впереди и вентрально от яичника; стенки матки не заметны». По нашему мнению, эта «дисперсная масса ядер» есть не что иное, как группа расположенных в паренхиме яйцеклеток. Подобную картину мы отмечаем и для других видов *Oochoristica*. Зрелые онкосферы (по Дольфю) 0,030—0,032 мм в диаметре. Каждая из них заключена в хитиноидную оболочку 0,050—0,060 мм в поперечнике. Яйца поодиночке располагаются в полостях паренхимы 0,100 мм шириной. В одних случаях паренхима плотно примыкает к оболочке яйца, а в других она отслаивается. Поскольку в обоих случаях членики находятся на одной и той же стадии развития, можно предположить, что отслоение паренхимы является следствием воздействия реактивов при обработке объекта.

Литература: Baer, 1927; Baylis, 1919; Hughes, 1940; Hughes etc., 1941; Meggitt, 1934; Rudin, 1916.

32. *Oochoristica whitentoni* Steelman, 1939
(рис. 44)

Хозяин: черепаха — *Terrapene triunguis* (Agassiz).

Локализация: тонкие кишки.

Интенсивность инвазии: 11 экземпляров в организме одного хозяина.

Место обнаружения: Оклахома (США).

Описание (по Стилмену, 1939, стр. 479—482). Все 11 изученных экземпляров не имели зрелых члеников. Длина молодых представителей вида достигает 275 мм в живом состоянии. Округлый сколекс 0,4 (0,36—0,44) мм, присоски 0,16 (0,15—0,18) мм в диаметре. Сегментация начинается, отступая 3,3 (2,9—3,6) мм от переднего конца головки. Стробила слагается из нескольких сот члеников. Молодые проглоттиды от 0,09 до 0,39 мм длины и 0,33—0,73 мм ширины, развитые гермафродитные 0,56—1,36 мм длины и 0,79—1,13 мм ширины.

Половые отверстия в передней трети края членика. Половые протоки между экскреторными сосудами. Дорзальные экскреторные каналы уже вентральных. Слегка ундулируя, они тянутся через всю стробилу, не образуя ветвей и анастомозов и почти не изменяя своего диаметра. Вентральные каналы в передней части стробилы также более или менее постоянного диаметра. В более развитых участках они образуют все более и более заметные расширения, расположенные у задней границы членика. От каждого расширения в медиальном направлении начинает отрастать слепой каналец на соединении с таким же отростком противоположной стороны. В результате возникают поперечные анастомозы вентральных каналов, которые отсутствуют в молодых участках стробилы. С возрастом поперечный канал образует ветвящиеся коллатерали, сеть которых усложняется по мере продвижения к заднему концу стробилы. В каждом членике развивается своя отдельная сеть анастомозирующих канальцев. В сколексе, впереди присосок, обе пары главных стволов соединены кольцевым сосудом.

Зачатки женских половых желез в виде овальных скоплений ядер образуются по средней линии стробилы. В каждом членике насчитывается 100—150 сферических семенников, расположенных полукругом позади женских желез, в пределах среднего поля. Семепровод возникает в районе желточника, направляется вперед, проходя между крыльями яичника, затем поворачивает порально и образует извилины как до вхождения, так и внутри бурсы цирруса. Последняя имеет 0,19 (0,13—0,23) мм длины и 0,09 (0,07—0,12) мм толщины. Диаметр семенников 0,04 (0,02—0,06) мм. Женские железы располагаются в середине членика. Двукрылый лопастный яичник 0,29 (0,13—0,86) мм ширины. Желточник овальный, в виде овальной, слегка лопастной массы, находится позади мостика яичника. Вагина в форме изогнутой трубки проходит позади мужского полового протока и открывается в клоаку позади бурсы цирруса. Тельце Мелиса располагается по средней линии между яичником и желточником.

Литература: Steelman, 1939.

33. *Oochoristica zonuri* Baylis, 1919

Хозяева: ящерицы — *Zonurus tropidosternus* Cope, *Gerrhosaurus major*, *G. zechi* Torn.

Место обнаружения: Восточная Африка, Северная Африка, Южная Европа (Италия, Испания).

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 180—181). Длина 80—120 мм, максимальная ширина 3 мм. Диаметр сколекса 0,9—1,0 мм, размер овальных присосок 0,50—0,35 мм. Последние членики стробилы почти квадратного очертания. Мускулатура типа *O. agamae*, слабо развита.

Половые отверстия в передней трети края проглоттид. Половые протоки пролегают между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. Семенники в количестве 60—90 штук располагаются позади и по бокам от женских половых желез; иногда несколько семенников апоральной стороны могут заходить кпереди от женских половых желез. Каждый семенник 0,08—0,10 мм в диаметре. Бурса цирруса 0,25 мм длины и 0,2 мм ширины, очень мускулиста. Семепровод перед впадением в бурсу цирруса сильно извивается. Половая клоака окружена сильной мускулатурой, позволяющей замыкать ее наружное отверстие. Яичник располагается в поральной половине сегмента. Он представляет собой компактное, слегка лопастное тело. Яйца заполняют всю медуллярную паренхиму, не выходя в кортикальный слой. Каждое яйцо окружено тремя оболочками.

Литература: Baer, 1927a; Baylis, 1919; Hughes, 1940, 1941; Meggitt, 1934.

Виды недостаточно описанные

34. *Oochoristica crassiceps* Baylis, 1920

Синонимы: *Oochoristica sigmoides* Moghe, 1926; *Oochoristica fusca* Meggitt, 1927

Хозяева: змеи — *Psammophis subtaeniatus* (Peters), *Eryx jaculus* (L.).

Меггит (1926) отмечает этот вид также у ящерицы — *Calotes versicolor* Daud.), Индия.

Географическое распространение: Африка.

Этот вид по своему анатомическому строению, географическому распространению и по списку хозяев сходен с *O. agamae*. В описании *O. crassiceps* (по Бэру, 1927) существуют сомнительные моменты.

Так, например: 1) размеры сколекса определяются цифрами 0,2—1,0 мм, тогда как диаметр присосок составляет всего 0,030×0,010 мм. Трудно представить себе цестоду 80 мм длины, присоски которой имели бы 0,010 мм в диаметре; если допустить перенос запятой на один знак вправо, то присоски окажутся шире сколекса.

2) Размеры онкосфер — 0,013 мм. У смежных видов они значительно крупнее.

Указанные особенности не позволяют идентифицировать *O. crassiceps* и *O. agamae* и заставляют нас рассматривать *O. crassiceps* в числе сомнительных видов.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 169—170). Длина тела варьирует в пределах от 28 до 80 мм; ширина от 0,8 до 1,4 мм, диаметр сколекса в пределах 0,2—1,0 мм, овальные присоски 0,03 × 0,01 мм (? *A. C.*).

Половые отверстия располагаются в передней трети бокового края члеников. Половые протоки залегают между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. Бэйлис (1920) наблюдал прохождение половых протоков вентрально от нерва, однако Бэр (1927а) считает это всего лишь вариацией, не заслуживающей особого внимания. В каждом членике 20—30 семенников, расположенных позади женских половых желез в две боковые группы, соединенные мостиком семенников в 1—2 ряда. Диаметр семенников около 0,05—0,06 мм. Семепровод сильно извивается. Бурса цирруса 0,15—0,17 мм длины и 0,02—0,07 мм толщины, открывается в довольно глубокий половой атриум. Вагина открывается позади мужского отверстия. Она не образует семеприемника. Яичник и желточник лежат один впереди другого по средней линии тела. Яичник разделен на два крыла, более или менее сильно рассеченных на доли. Яйца 0,027—0,030 мм в диаметре, эмбрион — 0,013 мм.

Литература: Baer, 1927; Baylis, 1920; Hughes, 1940; Meggitt, 1927, 1934 Moghe, 1926.

35. *Oochoristica* sp. Zschokke, 1905

Хозяин: агама — *Agama stellio*.

Литература: Hughes, Baker et Dawson, 1941.

36. *Oochoristica* sp. Southwell, 1922

Хозяин: ящерица — *Hemidactylus flaviviridis*.

Место обнаружения: Индия.

Литература: Southwell, 1922.

37. *Oochoristica* sp. Joyeux, 1923

Хозяин: змея — *Cerastes cerastes* (L.).

Литература: Joyeux, 1923.

38. *Oochoristica* sp. Joyeux, 1923

Хозяин: варан — *Varanus griseus* (Daud.).

Литература. Joyeux, 1923.

39. *Oochoristica* sp. Meggitt, 1927

Хозяин: ящерица — *Stellio vulgaris*.

Место обнаружения: Египет.

Описание (по Меггиту, 1927, стр. 321). Материал очень плохо сохранился. Половые отверстия неправильно чередуются, лежат в переди от середины края проглоттид. Бурса цирруса, очевидно, достигает экскреторных сосудов. Яйца в капсулах распределены по одному в каждой.

Литература: Meggitt, 1927.

40. *Oochoristica* sp. Meggitt, 1927

Хозяин: агама — *Agama* sp.
Место обнаружения: Каир.
Описание (по Меггиту, 1927, стр. 321). Несколько незрелых экземпляров, находящихся в плохом состоянии. Половые отверстия в передней трети края проглоттид. Бурса цирруса достигает линии экскреторных сосудов. 25—30 семенников достигают уровня переднего края яичника. Яичник в центре проглоттиды.

Среди видов рода *Oochoristica* лишь у *O. zonuri* и *O. megastoma* семенники достигают переднего края яичника. От первой *O.* sp. отличается меньшим числом семенников и меньшими размерами бурсы цирруса, от второй — меньшими размерами бурсы.

Литература: Meggitt, 1927.

41. *Oochoristica* sp. (Southwell, 1930) n. comb.

Синоним: *Linstowia* sp.

Хозяин: ящерица — *Hemidactylus flaviviridis.*
Место обнаружения: Калькутта (Индия).

Литература: Southwell, 1930.

42. *Oochoristica* sp. Baer, 1933

Хозяин: змея — *Lycophidion capense* Smith.
Место обнаружения: Танганайка.

Литература: Baer, 1933.

43. *Oochoristica* sp. Loewen, 1940

Хозяин: ящерица — *Crotaphytus collaris* (Say).
Место обнаружения: США.
Описание (по Лёвену, 1940). При вскрытии 22 экземпляров *Crotaphytus collaris* (Say), в четырех из них найдено по одному молодому экземпляру цестод, еще не имеющих зачатков половых желез.

Длина наиболее развитого экземпляра 3 мм, ширина 0,38 мм. Диаметр сколекса 0,32 мм, присоски 0,114 мм. Шейка 0,64 мм длины и 0,32 мм ширины. Число члеников — максимум 6.

Литература: Loewen, 1940.

Род VII. *Oschmarenia* gen. nov.

В 1927 г. Меггит описал от кенгуру новый вид цестод — *Thysanotaenia incognita*, которая характеризуется огромным мешковидным яичником, помещенным в центре членика, и семенниками, расположенными в две обособленные группы по бокам от женских половых желез.

Подобные соотношения деталей половой системы совершенно не свойственны типичному виду тизанотении — *Th. lemuris*. Более того, у гельминта, описанного Меггитом, не образуется паренхиматозных капсул, обволакивающих группы яиц. В связи с этим *T. incognita* следует исключить из состава рода *Thysanotaenia* Beddard, 1911, а также из подсем. *Inermicapsiferinae*.

По характеру строения этот вид должен относиться к подсем. *Linstowiidae*, в числе представителей которого односторонними половыми отверстиями обладают виды родов *Multicapsiferina* Fuhrmann и *Sobolevina*, gen. nov., населяющие кишечник птиц.

Род *Multicapsiferina* определяется положением женских половых желез и некоторого количества семенников кнаружи от вентрального экскреторного сосуда, род *Sobolevina*, gen. nov., отличается положением яичника в поральной половине среднего поля. Кроме того, у *Sobolevina*, gen. nov., многочисленные семенники занимают сплошное поле и окружают женские половые железы со всех четырех сторон. Таким образом, *Th. incognita* является представителем самостоятельного рода, который мы именуем *Oschmarenia*, gen. nov. в честь советского гельминтолога П. Г. Ошмарина.

Диагноз рода. *Linstowiinae* мелких или средних размеров. Членики краспедотного типа. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия односторонни. Семепровод образует извилины внутри и вне бурсы цирруса. Семенные пузырьки отсутствуют. Семенники располагаются позади или по сторонам от женских половых желез, в пределах среднего поля. Женские половые железы находятся по средней линии. Зрелые яйца по одному распределяются в толще паренхимы. Взрослые у млекопитающих.

Типичный вид: *Oschmarenia* (*Oschmarenia*) *incognita* (Meggitt, 1927), n. comb., у сумчатых Старого Света.

К роду *Oschmarenia*, gen. nov. мы относим также цестод хищных плацентарных млекопитающих: *Oochoristica oklahomensis* Peery, 1939, и *O. mephitis*, Skinker, 1935, которые отличаются от типичных видов родов *Oochoristica*, *Atriotaenia* и *Mathevotaenia* наличием односторонних половых отверстий.

Отвечая диагнозу рода *Oschmarenia*, все три вида отличаются друг от друга по целому ряду важных для систематики признаков.

1. *Oschmarenia incognita* (Meggitt, 1927), n. comb., отличается от двух упомянутых видов расположением семенников в две группы, далеко раздвинутыми массивными женскими половыми железами, имеющими не дольчатое, как у других видов, но мешковидное строение, а также обитанием у сумчатых млекопитающих.

2. *Oschmarenia oklahomensis* Peery, 1929, в свою очередь, отличается от обоих смежных видов наличием парного яйцевода и обращенным положением экскреторных сосудов.

На этом основании перечисленные формы мы считаем типичными видами трех различных подродов рода *Oschmarenia*, gen. nov.

Подрод 1. *Oschmarenia* subgen. nov.

Oschmarenia средних размеров. Семенники лежат в задних углах среднего поля, образуя две обособленные группы, разделенные крупными женскими половыми железами, имеющими мешковидную форму.

Взрослые — у сумчатых млекопитающих Восточной (Индо-Малайской) зоогеографической области.

Типичный вид: *Oschmarenia* (*Oschmarenia*) *incognita* (Meggitt, 1927 n. comb.

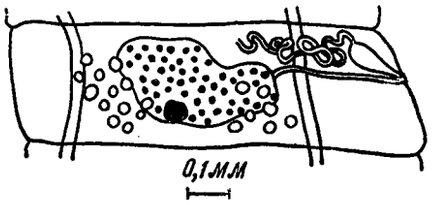
1. *Oschmarenia* (*Oschmarenia*) *incognita* (Meggitt, 1927) n. comb.
(рис. 259)

Синоним: *Thysanotaenia incognita* Meggitt, 1927

Хозяин: кенгуру — *Macropus ruficollis* Desm.

Место обнаружения: Рангун (Бирма).

Описание (по Меггиту, 1927, стр. 142). Длина тела 50 мм, ширина 0,9 мм. Сколекс невооруженный. Задние членики вытянуты в продольном направлении. Половые отверстия односторонни. Половая клоака слабо выражена. Грушевидная или цилиндрическая бурса цирруса 0,18—0,21 мм длины и 0,07—0,10 мм толщины, достигает линии прохождения нервного ствола. Семепровод образует петли внутри и за пределами бурсы цирруса. Основная масса извилин располагается кнаружи от экскреторных сосудов или над ними.



259. Oschmarenia (*O.*) *incognita* (Meggitt, 1927) n. comb.
Гермафродитный членик (по Меггиту, 1927)

Семенники распределяются в две обособленные группы по бокам от женских половых желез. Они локализуются в задней части членика, возле экскреторных сосудов, но не выходят за пределы среднего поля проглоттид, как это имеет место у *Multicapsiferina*. В поральной группе насчитывается от 5 до 7 семенников, а в апоральной — от 11 до 15, т. е. апоральная группа в два раза более многочисленна. Женские половые железы располагаются по средней линии. Яичник в виде большого, неправильной формы мешка. В развитом состоянии он занимает бо́льшую часть среднего поля, распространяясь в обе стороны до вентральных экскреторных сосудов. Матка эфемерна. Она быстро распадается на многочисленные тонкостенные капсулы, включающие только по одному яйцу. Капсулы располагаются в среднем поле членика. Строение экскреторной, мышечной системы, половых протоков и матки не описано.

Литература: Meggitt, 1927.

Подрод 2. *Inversia* subgen. nov.

Описывая *Oochoristica oklahomensis*, Пири (Peery, 1939) считает вентральной стороной гельминта ту, где располагаются более широкие экскреторные продольные сосуды, соединенные поперечными анастомозами, в которые вливаются добавочные продольные каналы. При этом он указывает, что семенники, семепровод и семеприемник располагаются вентрально.

Дорзальной стороной у цепней гельминтологи считают ту, у которой находятся семенники. Положение более широких экскреторных сосудов, по причине значительной изменчивости выделительной системы у цестод вообще и у *Linstowiinae* в особенности, не может иметь решающего значения для определения сторон стробилы. Так, например, в сем. *Paruterinidae* существуют формы, у которых более широкий «вентральный» сосуд на одной стороне стробилы располагается на обычном месте, т. е. вентрально, а на другой — дорзально от более узкого «дорзального». Поперечные каналы при этом по диагонали пересекают медуллярную

паренхиму. Подобное расположение каналов послужило мотивом для установления особого рода парутеринид—*Culcitella*. На этом основании мы предлагаем считать дорзальной стороной *O. oklachomensis* Peery, 1939, ту, где располагаются семенники, семепровод и тельце Мелиса, и, наоборот, поверхность, к которой приближен яичник, будем называть вентральной. При этом более широкие «вентральные» экскреторные сосуды оказываются на дорзальной стороне гельминта, а узкие «дорзальные» — на вентральной.

Изменение наименований сторон влечет за собой изменение ориентировки половых протоков и половых отверстий: выражение «половые протоки проходят или дорзально, или между экскреторными сосудами» заменяется выражением: «половые протоки проходят вентрально или между экскреторными сосудами». Положение половых отверстий «anteriosinistral» (т. е. спереди и слева) меняется на «anteriodextral» (т. е. спереди и справа).

В нижеприводимом описании вида мы сохраняем интерпретацию Пири, чтобы предоставить читателю возможность дать критическую оценку вышеизложенных замечаний.

Можно было бы высказать предположение, что отличительные особенности *O* (*I.*) *oklahomensis* представляют всего навсего результат тератологических изменений, однако факт обнаружения одновременно 15 идентичных экземпляров этого вида говорит о том, что описанные свойства не являются показателем его индивидуальной изменчивости. Тем не менее, мы выражаем пожелание автору вида проверить правильность опубликованных сведений и дать описание зрелых члеников *O.* (*I.*) *oklahomensis*, которые должны иметься в оригинальном материале Пири, поскольку в первоописании вида приведены размеры онкосфер без оговорки об их недостаточной зрелости.

Диагноз подрода *Oschmarenia* (*Inversia*) subg. nov. *Oschmarenia* средних размеров. Более узкие «дорзальные» экскреторные сосуды располагаются у вентральной поверхности мозгового вещества, а более широкие «вентральные» — у дорзальной поверхности. Имеются добавочные продольные сосуды, соединенные поперечными анастомозами и относящиеся к системе «вентральных» каналов. Семенники многочисленны, залегают в одном поле позади и по сторонам от женских половых желез, расположенных по средней линии. Яичник почковидной формы, рассечен по выпуклому краю. От его вогнутой поверхности отходят два (?) яйцевода, сливающиеся в один общий канал. Семеприемник имеется. Молодая матка в виде продольного ствола, направленного кпереди, дорзально от яичника.

Взрослые — у хищных млекопитающих Неоарктики (Северная Америка).

Типичный вид: *Oschmarenia* (*Inversia*) *oklahomensis* (Peery, 1939) n. comb.

1. *Oschmarenia* (*Inversia*) *oklahomensis* (Peery, 1939) n. comb.
(рис. 260)

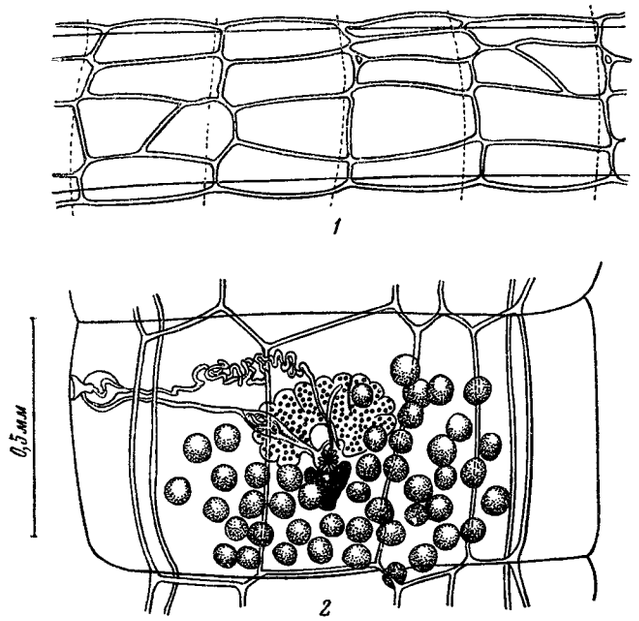
Синоним: *Oochoristica oklahomensis* Peery, 1939

Хозяин: скунс — *Spilogale interrupta* Rafinesque.

Место обнаружения: Оклахома (США).

У одного экземпляра пятнистой вонючки обнаружено при вскрытии 15 представителей этого вида цепней.

Описание (по Пири, 1939, стр. 487—490). Длина тела в живом состоянии составляет 29—124 мм; ширина 0,9—1,47 мм. При подсчете члеников одной стробилы 106 мм длины установлено, что она содержит около 200 проглоттид краспедотного типа. Края стробилы в средней части слегка зубчатые; по мере приближения к переднему и заднему концам зубчатость сглаживается. Невооруженный сколекс 0,508—0,705 мм в диаметре (все последующие измерения проводились на тотальном препарате, окрашенном борным кармином и смонтированном в канадском бальзаме).



260. Oschmarenia (I.) oklahomensis (Peery, 1939)
1 — схема расположения сосудов выделительной системы;
2 — гермафродитный членик
(по Пири, 1939)

Овальные присоски 0,222—0,296 × 0,195—0,225 мм в диаметре. Шейка отсутствует. Размеры члеников таковы: первый — 0,042 × 0,521 мм, десятый — 0,063 × 0,531 мм, сотый — 0,458 × 0,797 мм, сто пятидесятый — 0,776 × 1,200 мм, сто девяностый — 1,170 × 0,776 мм.

Половые отверстия располагаются в передней трети края члеников с левой стороны стробилы. Половые протоки пролегают или «дорзально» или между экскреторными сосудами, но это чередование отличается большой неравномерностью.

Зачатки половых органов становятся различимы в 20—25-м члениках, тогда как развитые половые органы занимают 110—120-й сегменты.

Экскреторная система имеет следующее строение: четыре главных латеральных канала тянутся через всю стробилу. «Вентральные каналы» крупнее «дорзальных» и соединяются поперечными анастомозами, расположенными в передней части каждого членика. Поперечные каналы смежных члеников соединяются 3—4 продольными каналами, положение которых в различных члениках бывает различно. Обычно один из них лежит порально и два апорально от средней линии. «Дорзальные» каналы анастомозов не имеют.

В каждом членике насчитывается 37—46 округлых семенников 0,070—0,094 мм в диаметре. Они лежат позади, по бокам и «вентрально» от женских половых желез. Бо́льшая часть семенников залегает в апоральной половине членика, где они могут распространяться кпереди за передний край яичника. Семепровод слагается из собирательных трубочек, объединяющих семевыносящие канальцы. Он возникает «вентрально» от желточника, тянется вперед по средней линии, «вентрально» от яичника, и матки; впереди яичника он загибается в поральную сторону, образует целый клубок извилин, пересекает экскреторные сосуды и поступает в сумку цирруса. Последняя сферической формы. В развитых гермафродитных члениках она имеет размеры 0,068—0,085 мм и дном своим никогда не достигает экскреторных сосудов. Внутри бурсы цирруса содержится извивающийся семепровод. Женские половые железы располагаются по средней линии, занимая середину членика. Яичник 0,211—0,318 мм ширины. Он имеет почти правильную почковидную форму, обращен вогнутостью назад. По выпуклому краю он рассечен на лопасти, но не поделен на два крыла.

На рисунке автор отчетливо изображает парный яйцевод, сходящийся в общий канал, принимающий недалеко от места своего возникновения проток семеприемника. Пири указывает в тексте, что «парный овидукт, общий овидукт, канал оплодотворения, железа Мелиса, желточник и ствол матки — видны на рисунке». Это замечание позволяет думать, что парный яйцевод не является изобретением художника.

Желточник 0,085—0,125 мм ширины, в виде компактного тела, залегает прямо позади середины яичника. Тельце Мелиса и «оотип» локализуются между желточником и яичником. Матка в гермафродитных члениках имеет вид продольно расположенного узкого канала, идущего от «оотипа» вперед, вентрально от яичника и яйцевода. Передний конец ее несколько отгибается апорально, оканчиваясь небольшим вздутием, расположенным у переднего края членика. Вагина тянется позади бурсы цирруса к средней линии, слегка отклоняясь в каудальном направлении. «Вентрально» от поральной половины яичника она образует удлиненный семеприемник 0,094—0,134 мм длины и 0,040—0,045 мм толщины.

Онкосферы 0,036—0,046 мм в диаметре.

Литература: Peery, 1939.

Подрод 3. *Morosovella* subgen. nov.

Диагноз. *Oschmarenia* мелких или средних размеров. Положение экскреторных сосудов обычное. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов. Семенники располагаются в едином поле позади и по сторонам от женских половых желез, в пределах среднего поля члеников. Женские половые железы лежат по средней линии или несколько порально от нее. Яичник лопастного строения. Яйцевод непарный. Семеприемник имеется.

Взрослые у хищных млекопитающих Африки и Америки.

Типичный вид: *Oschmarenia* (*Morosovella*) *mephitis* (Skinker, 1935). n. comb.

Определительная таблица видов подрода *Morosovella*

1 (2). Семенников 35—40. Бурса цирруса продолговатой формы. У виверрид Южной Африки . . . . . *Oschmarenia* (*Morosovella*) *genettae* (Ortlepp, 1937) n. comb. . . . . .стр. 589

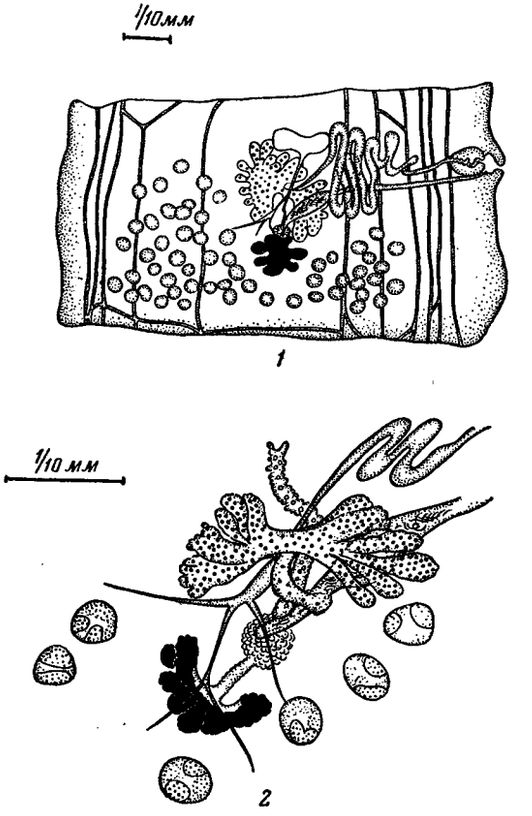
2 (1). Семенников 44—77. Бурса цирруса сферическая. У мустелид Северной Америки *Oschmarenia* (*Morosovella*) *mephitis* (Skinker, 1935) n. comb. . . . . стр. 588

1. *Oschmarenia* (*Morosovella*) *mephitis* (Skinker, 1935) n. comb.
(рис. 261)

Синоним: *Oochoristica mephitis* Skrinker, 1935

Хозяин: скунс — *Mephitis elongata.*

Место обнаружения: штат Георгия (США).



261. Oschmarenia (*M.*) *mephitis* (Skinker, 1935) n. comb.

1 — гермафродитный членик; *2* — схема расположения половых желез и их протоков (по Скинкер, 1935)

Этот своеобразный цепень был отнесен автором вида к роду *Oochoristica* Lühe, 1898. По наличию односторонних половых отверстий, расположению женских половых желез и семенников, а также по признаку обитания у млекопитающих мы исключаем ее из списка видов рода *Oochoristica* и помещаем в состав рода *Oschmarenia*, gen. nov., где она находит место в составе особого подрода *Morosovella*, subgen. nov. Наличие семеприемника делает невозможным сопричисление *O. mephitis* к роду *Mathevotaenia*, типичный вид которого семеприемника не имеет.

Описание (по Скинкер, 1935, стр. 60—63). Длина тела 11—25 мм, ширина до 1,3 мм. Максимальный диаметр сколекса 0,429—0,689мм. Присоски округлы или несколько вытянуты в продольном направлении, размером 0,159—0,220 × 0,130—0,183 мм. Число члеников зрелой стробилы 40—70. Молодые и гермафродитные сегменты несколько вытянуты в поперечном направлении; зрелые приблизительно квадратны. Максимальная ширина стробилы приходится на область вполне развитых гермафродитных члеников. Паренхимная мускулатура слабо развита.

Экскреторная система довольно сложного строения. На каждой стороне имеется несколько продольных каналов, обычно 4—6. Все каналы узкого диаметра, плохо различимы на тотальном препарате. Они варьируют в числе и в расположении. Наиболее латеральный сосуд удален от края стробилы на 0,110 мм. Продольные сосуды соединены поперечными анастомозами; при этом наблюдается тенденция к образованию общего поперечного анастомоза, расположенного в задней части каждого сегмента. Имеется небольшое количество известковых телец.

Половые отверстия, по Хьюес, 1940, односторонни. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов. Половая клоака хорошо выражена. Она располагается у задней границы передней трети бокового края у гермафродитных или в средней трети у зрелых проглоттид. В области ее расположения на поверхности тела образуется небольшой бугорок. Наибольший диаметр клоаки 0,035—0,040 мм. В каждом членике содержится от 44 до 77 слегка овальных семенников. Диаметр функционирующих семенников составляет около 0,040 мм. Они располагаются в задней половине среднего поля, позади и по сторонам от женских половых желез, распределяясь на две латеральные группы, соединенные позади желточника узкой полоской семенников. Апоральная группа в сравнении с поральной гораздо многочисленнее и далее распространяется кпереди. Бурса цирруса почти сферической формы, 0,055—0,065 мм длины, обычно достигает линии наружного продольного канала. Семепровод в развитых гермафродитных члениках образует крупные петли.

Женские половые железы занимают середину проглоттид. Молодой яичник отчетливо подразделен на два крыла. В более зрелых сегментах форма его более или менее вееровидна и непостоянна. Позади яичника залегает дольчатый желточник, имеющий в молодом возрасте почковидную или полулунную форму с выемкой у переднего края. Между названными железами локализуется круглое тельце Мелиса. В развитых сегментах ширина яичника 0,192 мм, ширина желточника 0,092 мм, диаметр тельца Мелиса 0,040 мм. Развитие яичника задерживается до момента полного формирования семенников, после чего яичник быстро созревает и неожиданно исчезает, когда яйца появляются в матке. От заднего края мостика яичника отходит овидукт. От тельца Мелиса кпереди тянется маточный ствол, окруженный крупными клетками, который впереди от яичника бифурцирует, образуя поперечную трубку. С поступлением яиц матка разрушается и яйца распространяются по всему сегменту. Вагина в виде прямой трубки открывается позади бурсы цирруса. Она образует заметный семеприемник 0,145—0,185 мм длины и 0,043—0,050 мм толщины, проходящий над поральным крылом яичника. Семеприемник и петли семепровода можно видеть в самых последних члениках. Зрелые онкосферы 0,030 мм в диаметре покоятся внутри оболочки яйца, которую автор вида считает производным матки.

Литература: Skinker, 1935; Hhuges, 1940.

2. *Oschmarenia* (*Morosovella*) *genettae* (Ortlepp, 1937) n. comb.
(рис. 262)

Синоним: *Anoplocephala* (s. l.) *genettae* Ortlepp, 1937

Хозяин: африканский хищник — генетта *Genetta rubiginosa* Puch.

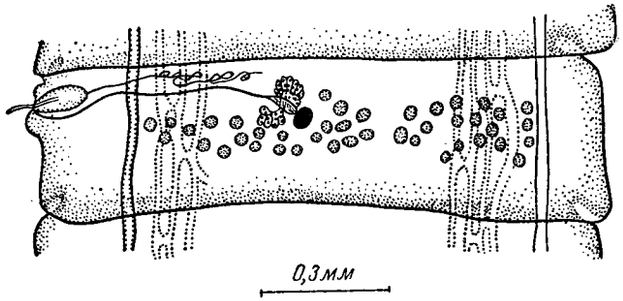
Локализация: тонкий кишечник.

Место обнаружения: Северный Трансвааль (Африка).

Историческая справка. В кишечнике генетты Ортлепп (1937) обнаружил один экземпляр невооруженной цестоды, оканчивающийся гермафродитными члениками. Отсутствие зрелых проглоттид и матки затрудняет определение систематического положения паразита. Ортлепп

условно его относит к роду *Anoplocephala* (senso lato), однако топография половых желез, наличие дополнительных экскреторных сосудов, отсутствие семенных пузырьков и строение стробилы свидетельствуют о принадлежности к сем. *Linstowiidae*. Мы изымаем *A. genettae* из рода *Anoplocephala* и помещаем условно в подсем. *Linstowiinae*. В пользу принятого решения говорит обнаружение паразита у хищных млекопитающих сем. *Viverridae*, у которых зарегистрировано еще три представителя *Linstowiinae*: *Mathevotaenia amphisbeteta*, *M. herpestis* и *M. ichneumontis*, но никогда не были встречены представители рода *Anoplocephala*. Вполне возможно, что этот вид относится к р. *Inermicapsifer*.

Описание (по Ортлепу, 1937, стр. 315—316). Длина молодого экземпляра 18 мм, наибольшая ширина 1,4 мм. Головка уплощена в дорзовентральном направлении, 0,56 мм ширины. Округлые присоски около



262. Oschmarenia (*M.*) *genettae* (Ortlepp, 1937) n. comb.
Гермафродитный членик (по Ортлепу, 1937)

0,23 мм в диаметре. Молодые и гермафродитные сегменты вытянуты в поперечном направлении. На каждой стороне стробилы имеется от трех до пяти продольных выделительных каналов, соединенных друг с другом посредством нерегулярно расположенных поперечных анастомозов. Самый наружный и самый широкий из этих каналов представляет вентральный экскреторный сосуд.

Половые отверстия односторонни, открываются на небольшом бугорке в области передней трети края члеников. Половые протоки проходят дорзально от экскреторных сосудов. 35—40 семенников располагаются позади и по сторонам от женских половых желез, расположенных возле средней линии. От 7 до 12 семенников лежат порально от середины яичника и 22—30 апорально. Наиболее крупные семенники достигают 0,04—0,05 мм в диаметре. Бурса цирруса 0,125 мм длины и 0,058 мм толщины. Она имеет грушевидную форму и дном своим далеко не достигает линии экскреторных сосудов. Циррус вооружен очень тонкими шипиками. Семепровод извивается и семенных пузырьков не образует (по рисунку). Лопастный двукрылый яичник лежит косо, порально от желточника, причем апоральное крыло его направлено кпереди и апорально. Вагина пролегает позади бурсы цирруса. Дистальная часть ее несколько утолщена, окружена сильно окрашивающимися клетками и усажена изнутри очень маленькими шипиками. В проксимальной части, между крыльями яичника, она образует грушевидный семеприемник, к внутреннему концу которого примыкает округлый желточник.

Литература: Ortlepp, 1937.

Род VIII. *Pancerina* Fuhrmann, 1899.

Синоним: *Panceria* Sonsino, 1895, not *Panceria* Andres, 1887

Данный род был описан Сонсино (Sonsino, 1895) под именем *Panceria*. Это название оказалось неприемлемым, поскольку ранее оно было присвоено одному из родов губок, и, как nomen praeoccupatum, отброшено и заменено родовым именем *Pancerina* Fuhrmann, 1899.

Диагноз. Linstowiinae средних размеров. В каждом членике два комплекта женских и мужских половых органов. Имеется две пары продольных экскреторных сосудов. Половые отверстия двусторонни. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. Женские и мужские железы залегают в боковых частях среднего поля. Многочисленные семенники располагаются в две латеральные, совершенно обособленные группы, окружая спереди и сзади соответствующий комплект женских половых желез. Семепровод сильно извивается внутри и за пределами бурсы цирруса. Семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы имеют лопастное строение; желточник располагается позади яичника. Яйца распространяются в толще паренхимы, где располагаются одиночно. Взрослые — в кишечнике рептилий Восточного полушария (бассейн Средиземного моря).

Типичный вид: *Pancerina varani* (Stossich, 1895) Fuhrmann, 1899.

1. *Pancerina varani* (Stossich, 1895) Fuhrmann, 1899
(рис. 24—*1*, 263)

Синонимы: *Taenia varani* Stossich, 1895; *Panceria arenaria* Sonsino, 1895; *Pancerina varani* (Stossich, 1895) Lühe, 1898

Хозяин: варан — *Varanus griseus* Daud.

Географическое распространение: бассейн Средиземного моря.

Описание (по Бэру, 1927, стр. 184—185). Тело гельминта 30—60 мм длины и 1—1,5 мм ширины. Сколекс 0,5 мм в диаметре, несет четыре крупные присоски 0,2 мм ширины. Паренхимная мускулатура слабо развита. Экскреторная система представлена четырьмя продольными стволами, из которых вентральные соединены в задней части каждого членика поперечным каналом.

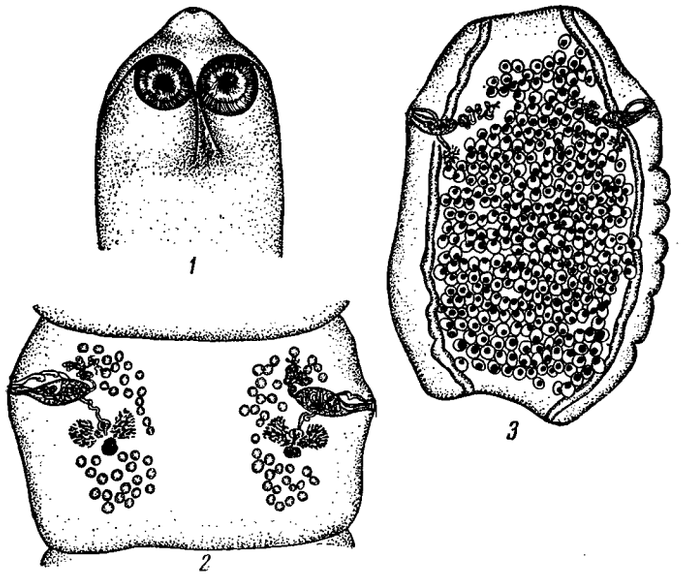
Половые отверстия двусторонни, открываются в передней половине боковых краев каждого членика. Половые протоки проходят между экскреторными каналами и дорзально от нерва.

В каждой латеральной группе насчитывается 30—40 округлых семенников 0,052 мм в диаметре. Они полукругом окружают соответствующий комплекс женских половых желез, располагаясь спереди, медиально и позади от последних. В связи с положением женских половых желез у самой латеральной границы среднего поля, кнаружи от них семенники отсутствуют. Семепровод до вхождения в бурсу цирруса сильно извивается. По данным Саутвела (Southwell, 1926), многочисленные извилины семепровода заполняют полость сумки цирруса, но Бэр (1927) изображает этот участок мужского полового пути в виде почти прямой трубки. В связи с отсутствием семенных пузырьков представления Саутвела нам кажутся более правдоподобными.

Яичники располагаются в непосредственной близости к экскреторным сосудам соответствующей стороны. По данным Саутвела, они имеют дву-

крылое строение и состоят из многочисленных пальцевидных долек. Небольшие компактные с бугристой поверхностью желточники лежат косо позади и апорально от мостика соответствующего яичника. Вагина открывается в клоаку вентрально от бурсы цирруса, причем Бэр изображает ее позади, а Саутвел впереди от последней.

Яйца распространяются в паренхиме. Бэр указывает, что яйца обычно располагаются в боковых полях членика, но на изображении, приводимом в работе Саутвела, зрелые яйца равномерным слоем заполняют все среднее поле членика и совершенно отсутствуют в боковых полях. Если учесть,



263. Pancerina varani (Stossich, 1895)

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (по Соутвелу, 1926)

что яйцеклетки из «матки» расселяются в толще медуллярной паренхимы некоторое длительное время, то становится понятна причина описанного разногласия: на первых стадиях расселения яйцеклеток они могут находиться исключительно в районе расположения породившего их яичника, т. е. в боковых частях среднего поля; по мере созревания яйца распространяются все дальше и дальше и, в конце концов, оккупируют всю область медуллярной паренхимы. Именно эту конечную стадию изображает Саутвел. Замечание Бэра о положении яиц в «латеральных полях» членика следует понимать не в точном смысле слова, а в более общей форме— как положение в боковых участках сегмента, поскольку Бэр очень часто отступает от принятой им схемы районирования членика. Таким образом, существенных противоречий в мнении цитированных авторов мы не находим и склонны полагать, что оба автора имели дело с представителями одного и того же вида цестод — *Pancerina varani* (Stossich).

Литература: Lühe, 1898; Baer, 1927; Southwell, 1926.

2. *Pancerina* sp. Meggitt, 1927

Меггит указывает на факт обнаружения *Pancerina* sp. у *Psammus arenaria* в Каире, однако в описании приводит лишь признаки родового порядка, как-то: наличие парного полового аппарата, распределение яиц в толще паренхимы.

Литература: Meggitt, 1927.

Род IX. *Semenoviella* gen. nov.

Род Semenoviella мы учреждаем для одного вида цестод южноамериканских рептилий, который был описан Рудольфи 130 лет тому назад под именем *Taenia amphisbaenae* Rudolphi, 1919. Зарубежные систематики его причисляют к роду *Oochoristica* по наличию чередующихся половых отверстий и по признаку одиночного расположения яиц в паревхиме после разрушения матки. Следует заметить, что последний признак характеризует подсем. *Linstowiinae* в целом. Чередование половых отверстий также свойственно не только представителям рода *Oochoristica*, но и целому ряду других родовых единиц данного подсемейства.

Родовыми признаками *Semenoviella* является кольцеобразное расположение семенников вокруг женских половых желез в сочетании с наличием сфинктера вагины, а также с непомерной длиной бурсы цирруса, пересекающей среднее поле членика.

Новый род мы называем в честь советского гельминтолога проф. В. Д. Семенова.

Диагноз рода. *Linstowiinae* небольших размеров. Стробила плоская, акраспедотные членики в гермафродитном и зрелом состоянии вытянуты продольно. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами и дорзально от нерва. Главные стволы экскреторной системы снабжены ответвлениями. Многочисленные семенники располагаются в дорзальной части мозговой паренхимы не только позади и по сторонам от женских желез, но и впереди последних, образуя почти полное кольцо. Семепровод описывает петли и извилины как за пределами, так и внутри бурсы цирруса. Семенные пузырьки отсутствуют. Бурса цирруса весьма мощно развита, пересекает среднее поле членика.

Женские половые железы находятся по средней линии в окружении семенников. На некотором удалении от вульвы вагина обладает крупным мышечным сфинктером. Матка распадается; зрелые яйца располагаются одиночно в паренхиме.

Взрослые — в кишечнике рептилий Южной Америки.

Типичный вид: *Semenoviella amphisbaenae* (Rudolphi, 1919) n. comb.

Semenoviella amphisbaenae (Rudolphi, 1819) n. comb.

(рис. 264)

Синонимы: *Taenia amphisbaenae* Rudolphi, 1819; *Oochoristica amphisbaenae* Rudolphi, 1819) Lühe, 1898

Хозяин: двуходка (безногая ящерица) — *Amphisbaena alba* L.

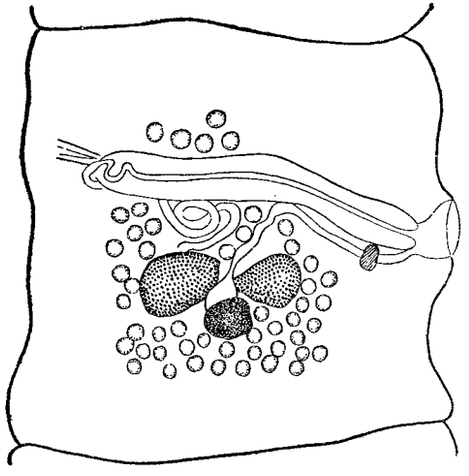
Географическое распространение: Южная Америка.

Описание (по Бэру, 1927, стр. 165—166). Длина тела 20—30 мм; ширина 1,2 мм сохраняется на протяжении почти всей стробилы. Сколекс

0,85—0,90 мм, присоски 0,23 мм в диаметре. Членики стробилы вытянуты продольно. Преобладание длины сегментов над шириной заметно даже в передней трети стробилы; длина задних сегментов в три раза превышает ширину. Главные стволы экскреторных сосудов образуют несколько вторичных ответвлений.

Половые отверстия неправильно чередуются, располагаясь в передней трети края члеников. Половые протоки пролегают между экскреторными сосудами, дорзально от нерва.

В каждом членике насчитывается 70—80 семенников диаметром 0,081 мм. Они занимают все пространство дорзально от женских желез, заходя спереди, сзади и с боков от них. Некоторое количество семенников лежит также впереди от вагины и бурсы цирруса. Сумка цирруса очень крупная, 0,95 мм длины и 0,11 мм толщины. Она снабжена сильным мускулом-ретрактором и содержит толстый вооруженный циррус. Дном своим бурса почти достигает апорального края членика. Семепровод образует крупные извилины, расположенные впереди от яичника, и затем направляется не к половой клоаке, но в противоположную — апоральную сторону, где проникает в сумку цирруса. Вагина проходит позади бурсы и открывается на дне половой клоаки также позади мужского полового отверстия. На некотором расстоянии от вульвы вагина имеет мышечный сфинктер. В латеральном отрезке она тянется параллельно стенке бурсы, затем у середины последней резко поворачивает назад и проходит между крыльями яичника. Яичник отчетливо поделен на два крыла. Компактный почковидный желточник располагается позади яичника. Зрелые яйца заполняют всю мозговую паренхиму и доходят до боковых краев сегмента. Диаметр яиц 0,067 мм; онкосферы 0,050—0,052 мм.



264. Semenoviella amphisbaenae (Rud., 1819) n. comb.
Гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

Литература: Baer, 1927, Lühe, 1898; Rudolphi, 1819.

Род X. *Sobolevina* gen. nov.

В 1927 г. Меггит описал от дрофы — *Otis houbara* цестоду *Inermicapsifer otidis*, которую отнес к роду *Inermicapsifer* по наличию односторонних половых отверстий. Строение зрелых члеников названного вида совершенно отличается от таковых *Inermicapsifer*. Подобно *Multicapsiferina linstowi*, здесь яйца располагаются одиночно. Однако *Inermicapsifer otidis* Meggitt, 1927, обособляется от рода *Multicapsiferina* положением яичника в пределах среднего поля. Далее, желточник *Multicapsiferina* располагается кнутри, а у данного вида позади яичника. Существенной отличительной особенностью *M. linstowi* является также расположение значительной части семенников за пределами среднего поля, тогда как у *I. otidis* вся масса семенников находится кнутри от экскреторных сосудов. Указанные отличия имеют, по меньшей мере, родовое значение, что определяет необходимость выделения *I. otidis* из рода *Inermicapsifer* в особый род *Sobolevina*, gen. nov., который помещаем в подсем. *Linstowiinae*. Название рода мы даем в честь советского гельминтолога проф. А. А. Соболева, под руководством которого мы сделали первый шаг в гельминтологию.

Таким образом, в составе подсем. *Linstowiinae* оказываются два рода паразитов птиц: *Multicapsiferina* Fuhrmann, 1922, и *Sobolevina*, gen. nov.

В описании их типичных видов есть указание, что матка распадается на тонкостенные капсулы, содержащие по одному яйцу. У типичных представителей подсемейства от рептилий и млекопитающих яйца залегают непосредственно в паренхиме. Поэтому принадлежность родов *Multicapsiferina* и *Sobolevina*, gen. nov., к подсем. *Linstowiinae* находится под сомнением и нуждается в проверке. Повидимому, они представляют собой аберрантные формы давайнеид (*Davaineidae*).

Диагноз. *Linstowiinae* (?) средних размеров. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия односторонни. Семенники многочисленны, располагаются целиком в пределах среднего поля членика, окружая со всех четырех сторон женские половые железы, лежащие в поральной половине сегмента, кнутри от экскреторных сосудов. Яйца многочисленны, располагаются одиночно в тонкостенных капсулах (?), заполняющих все среднее поле, но не выходящих за линии прохождения экскреторных сосудов.

Взрослые у дрофиных птиц (*Otidiformes*).

Типичный вид: *Sobolevina otidis* (Meggitt, 1927) n. comb.

1. *Sobolevina otidis* (Meggitt, 1927) n. comb.

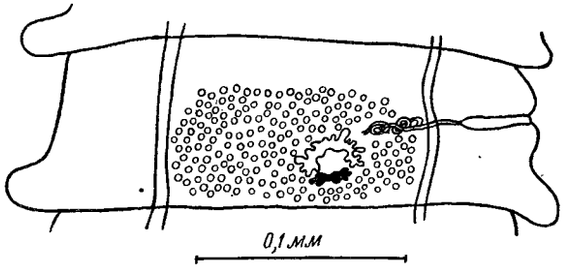
(рис. 265)

Синоним: *Inermicapsifer otidis* Meggitt, 1927

Хозяин: дрофа — *Otis houbara*.

Место обнаружения: Египет.

Описание (по Меггиту, 1927, стр. 319, рис. 5). Длина 100—200 мм, ширина 4—5 мм. Диаметр сколекса 0,51—0,56 мм. Половые поры односторонни, открываются в передней трети края члеников. Половая клоака маленькая, без сфинктера. Бурса цирруса 0,22 мм длины, достигает или не достигает линии экскреторных сосудов.



265. Sobolevina otidis (Meggitt, 1927) n. comb.
Гермафродитный членик (по Меггиту, 1927)

Около 100 семенников располагаются в пределах среднего поля и полностью окружают женские железы, за исключением места прохождения половых протоков. Семепровод образует многочисленные извилины. Многолопастный яичник имеет вид молодого месяца с вырезкой сзади и располагается в задней половине среднего поля, порально от средней линии. Позади него лежит двудольный желточник. Каждая доля последнего имеет лопастное строение.

Зрелые яйца располагаются поодиночке в тонкостенных капсулах, занимающих почти всю мозговую паренхиму в пределах среднего поля, но не доходящих в стороны до линии экскреторных сосудов.

Строение паренхимной мускулатуры экскреторной и нервной системы, а также матки автором вида не описано, поэтому систематическое положение паразита не можем считать окончательно установленным.

Литература: Meggitt, 1927.

ПОДСЕМЕЙСТВО II. *INERMICAPSIFERINAE* LOPEZ-NEYRA, 1943

Ревизия подсемейства *Inermicapsiferinae*

Данное семейство обосновал Лопец-Нейра (Lopez-Neyra, 1943) и включил в его состав два рода — *Inermicapsifer* и *Thysanotaenia*. Однако другие зарубежные цестодологи продолжают рассматривать эти два рода в составе подсем. *Linstowiinae*, сем. *Anoplocephalidae*. Мы, со своей стороны, исключаем их не только из подсем. линстовиин, но выносим за границы сем. *Anoplocephalidae*, так как *Inermicapsifer* имеет больше сходства с *Davaniidae*, чем с *Anoplocephalidae*. С аноплоцефалидами их объединяет, по сути дела, лишь отсутствие вооружения сколекса.

До последнего времени принадлежность цестод к роду *Inermicapsifer* определялась по наличию эфемерной матки, паренхиматозных капсул, односторонних половых отверстий, по расположению женских гонад в поральной половине сегмента и прохождению половых протоков между экскреторными сосудами. Признак эфемерности матки, как теперь выяснилось, является таксономическим признаком целого семейства, а наличие паренхиматозных капсул определяет принадлежность к подсем. *Inermicapsiferinae*, L.-Neyra. Остальные разделы диагноза рода *Inermicapsifer* в старом его изложении также носят слишком общий характер. Так, например, у цепней любого семейства половые отверстия могут лежать или с одной стороны стробилы, или с обеих, а половые протоки в отношении экскреторных сосудов способны образовать только три комбинации, т. е. проходить вентрально, дорзально или между сосудами. Наоборот, в диагнозе рода не значится ни одного облигатного признака, присущего только этому роду.

Поскольку определение родовой принадлежности линстовиид проводилось ранее на основании признаков семейственного и подсемейственного порядка, вполне естественно предполагать, что в составе рода *Inermicapsifer* было объединено несколько самостоятельных родовых единиц. И, действительно, в пределах рода *Inermicapsifer* (в старых его границах) наблюдается большое разнообразие форм.

Сопоставляя морфолого-анатомические особенности разных видов, мы видим чрезвычайно пеструю картину.

а) Длина тела зрелых экземпляров варьирует от 5 мм (*I. apospasmation*) до 0,3 м (*I. hyracis*).

б) Число члеников стробилы изменяется от десятка (*I. lopas*) до 300 (*I. hyracis*).

в) Половые отверстия располагаются то у заднего угла членика (группа «*pagenstecheri*», Bischoff, 1913), то в середине (у большинства видов группы «hyracis» Bischoff, 1913), то у его передней границы (*I. muricola*).

г) Экскреторная система варьирует и по количеству и по расположению как главных стволов, так и боковых ответвлений.

д) Количество семенников в иных случаях определяется единицами (*I. aberratus*), в других — сотнями (*I. hyracis*).

е) По разнообразию расположения семенников род *Inermicapsifer* может соперничать с любым подсемейством цепней. Так, у *I. aberratus* семенники занимают лишь апоральную половину сегмента; у *I. hyracis* они тянутся непрерывной полосой вдоль заднего края членика, позади женских половых желез; у *I. settii* и многих других они распределяются в две компактные группы по бокам от яичника. Наконец, у всех представителей группы «pagenstecheri» семенники рассредоточены по всей медуллярной паренхиме и заходят даже кпереди от яичника и половых протоков. В отношении границ среднего поля семенники располагаются различно: у *I. leporis* и др. семенники не выходят за линии прохождения экскреторных сосудов, а у видов группы «pagenstecheri» они заходят и в боковые поля, достигая латеральной границы мозговой паренхимы.

ж) Сходную картину изменчивости представляют нам и паренхиматозные капсулы, число которых варьирует от 16 (*I. settii*) до нескольких сот (*I. hyracis*). Однако в этом признаке особенно резко проявляется не только видовая, но также индивидуальная изменчивость.

В подсем. *Anoplocephalinae* принадлежность к тому или иному роду определяется главным образом по форме матки; в отношении *Inermicapsiferinae* этот критерий оказывается непригодным, так как матка их существует весьма кратковременно, не имеет четко выраженных стенок и гранипы ее могут причудливо изменяться, причем форма матки зависит от степени зрелости членика. Поэтому нам приходится строить систему этой группы на других, подчас еще слишком мало изученных признаках. В связи с этим предлагаемая система подсемейства носит весьма ориентировочный характер.

В диагностике видов рода *Inermicapsifer* Бэр (1927) рекомендует опираться на данные о расположении семенников и половых отверстий. Бишоф (Bischoff, 1913), а вслед за ним и Бэр (1927) распределяют виды этого рода на три группы, которым эти авторы не придавали родового значения, прилагая к родовой единице критерий подсемейства.

1. Группа «pagenstecheri» — семенники распределяются по всей медуллярной паренхиме, окружая женские половые железы с четырех сторон.

2. Группа «hyracis» — семенники располагаются позади женских желез во всю ширину сегмента.

3. Группа «settii» — семенники лежат по бокам от женских гонад в две совершенно обособленные группы.

4. Кроме того, Бэр выделяет особо вид *Inermicapsifer aberratus*, у которого все семенники находятся в апоральной части членика.

Проанализировав состав этих четырех групп, мы отмечаем следующее: 1) Группа «pagenstecheri» содержит три вида паразитов *Hyracoidea*, которые резко отличаются от всех других не только положением семенников

вокруг женских гонад, но также локализацией половых отверстий близ заднего угла членика. Кроме того, у всех трех видов семенники занимают не только среднее поле проглоттиды, но и боковые поля.

2) *In. aberratus*, паразитирующий у грызунов, как по количеству, так и по расположению семенников, среди всей массы видов не имеет себе подобных.

3) *In. settii* не является изолированным и по расположению семенников связан серией переходных форм с типичными представителями группы «hyracis»:

а) у ряда видов (*I. apospasmation, I. lopas, I. leporis, I. muricola, I. prionodes*) на том или ином участке стробилы семенники также распределяются в две группы, но последние не разграничены столь широким интервалом, как у *I. settii*;

б) у *In. leporis* семенные фолликулы закладываются на территории двух обособленных полей, но на определенной стадии развития, когда женские гонады еще не достигли зрелости, оба поля могут временно сливаться, а затем снова разделяться разросшимися женскими железами;

в) у *In. lopas*, наоборот, зачатки семенников занимают одно сплошное поле, но впоследствии зрелые семенники распределяются на две группы.

Таким образом, в составе рода *Inermicapsifer* существует не четыре, а только три обособленные категории видов:

во-первых, *I. pagenstecheri, I. tanganyikae* и *I. norhalli* со свойствами, описанными выше для группы «pagenstecheri»;

во-вторых, *I. aberratus*, отличающийся расположением семенников апорально от желточника;

третья категория обнимает всех представителей группы «hyracis» вместе с *I. settii*.

Этим трем категориям мы склонны придавать родовое значение.

В пределах третьей категории видов, в свою очередь, выявляются две подгруппы, различаемые по наличию или отсутствию семенников в латеральных полях проглоттиды. Этот признак имеет немаловажное значение в систематике цепей семейства *Avitellinidae*. К сожалению, за недостатком сведений мы не имеем возможности проверить, в какой степени данный признак взаимоувязан с другими, и сделать более определенные систематические выводы. В настоящее время мы ограничиваемся только разбивкой цестод третьей категории на группы (см. стр. 600).

Таким образом, в составе подсем. *Inermicapsiferinae* мы различаем четыре рода:

1. *Inermicapsifer* Janicki, 1910,
2. *Thysanotaenia* Beddard, 1911,
3. *Metacapsifer*, gen. nov.,
4. *Pericapsifer*, gen. nov.

Мы предлагаем следующий диагноз подсемейства *Inermicapsiferinae*.

Диагноз. *Linstowiidae*. Наружная сегментация отчетливо выражена. Членики краспедотного типа. Молодые и гермафродитные сегменты вытянуты в поперечном направлении. Известные ныне представители обладают одинарным половым аппаратом и односторонними половыми отверстиями. Семенники, как правило, многочисленны, располагаются в среднем поле члеников, но могут распространяться латерально от экскреторных сосудов. Семепровод образует извилины как внутри, так и за пределами бурсы цирруса. Обособленные семенные пузырьки отсутствуют. Матка в виде поперечной трубки или мешка неправильных, изменчивых очертаний, быстро разрушается. При этом яйца свободно распространяются в медуллярной паренхиме. Позднее небольшие группы яиц облекаются толстостенными капсулами, стенки которых слагаются из паренхиматозных клеток. Капсулы формируются за счет местных разращений медуллярной паренхимы.

В имагинальной стадии паразитируют в кишечнике млекопитающих (даманы, грызуны, приматы), в том числе и человека.

Типичный род: *Inermicapsifer* Janicki, 1910.

Определительная таблица родов подсемейства *Inermicapsiferinae*

1 (2). Женские половые железы располагаются по средней линии тела. Семенники располагаются позади и по бокам от женских половых желез. Паразиты полуобезьян и человека . . . . . род *Thysanotaenia* Beddard, 1911 . . . . . стр. 620

2 (1). Женские половые железы располагаются порально от средней линии.

3 (4). Порально от желточника семенников нет. Паразиты мышевидных грызунов. . род *Metacapsifer*, gen. nov. . . . . стр. 617

4 (3). Порально от женских половых желез и, в частности, порально от желточника, семенники имеются. . . . . .

5 (6). Семенники, занимая все среднее поле членика, окружают женские половые железы, причем часть семенников залегает впереди яичника и впереди вагины. Паразиты даманов . . . . . род *Pericapsifer*, gen. nov. . . . . стр. 618

6 (5). Впереди яичника и впереди вагины семенники отсутствуют. Паразиты даманов и грызунов . . . . . род *Inermicapsifer* Janicki, 1910 . . . . . стр. 599

Род I. *Inermicapsifer* Janicki, 1910

Историческая справка. Этот род установлен Яницким в 1910 г. для цестод дамана. В 1912 и 1913 гг. Бишоф (Bischoff) опубликовал работу, в которой излагает результаты обширного исследования по этой группе гельминтов. Проведя ревизию рода, Бишоф устанавливает синонимику для видов, известных ранее, и описывает восемь новых видов и подвидов рода *Inermicapsifer*. При этом число видов рода *Inermicapsifer* достигло двенадцати.

Бэр (1924) переносит в род *Inermicapsifer* некоторые виды, числящиеся ранее под другими родовыми названиями (*Zschokkeella, Anoplocephala*), описывает новые виды: *Inermicapsifer norhalli, I. aberratus* и вместе с тем переводит целый ряд видов, установленных Бишофом (1912) и Беддаром (1912), в синонимы. В результате, общее количество видов осталось попрежнему 12, но состав их претерпел качественные изменения. Если в работе Бишофа (1913) фигурировали в качестве представителей рода *Inermicapsifer* только паразиты даманов — *Hyracoidea*, то Бэр включил сюда три вида цестод, обитающих у африканских грызунов (*I. aberratus, I. arvicanthidis, I. guineensis*). Кроме того, сюда же ошибочно был включен паразит цесарки — *Multicapsiferina linstowi* (Parona), которую Бэр позднее (1927) исключил из рода *Inermicapsifer*, восстановив род *Multicapsiferina*.

В последующие годы было описано еще два вида — *Inermicapsifer tanganyikae* Baer, 1933, от дамана и *I. leporis* Ortlepp, 1938, от зайца.

В настоящей работе мы разукрупняем род *Inermicapsifer*, выделяя из его состава род *Metacapsifer*, gen. nov., с типичным видом *I. aberratus* Baer, 1924, и род *Pericapsifer*, gen. nov. с типичным видом *I. pagenstecheri* (Setti, 1897). Вместе с тем мы предлагаем восстановить видовую самостоятельность *I. abissinicus* Bischoff, 1912, а также рассматривать

в качестве особого вида малоазиатского представителя рода *Inermicapsifer*, который был первоначально описан под именем *I. interpositus* var. *sinaitica* Bischoff, 1912.

Меггит (Meggitt, 1927) установил новый вид нестод — *Inermicapsifer otidis* от дрофы, отмечая впервые *Inermicapsifer* у класса птиц. Однако при ближайшем рассмотрении мы установили, что *I. otidis* по отсутствию паренхиматозных капсул не должен оставаться в составе подсем. *Inermicapsiferinae*, и переводим его в подсем. *Linstowiinae*, на правах самостоятельного рода — *Sobolevina*, gen. nov.

В 1938—1943 гг. Коури описал новый вид — *Inermicapsifer cubensis* (Kouri, 1938). Этого эндемичного паразита кишечника человека мы относим к роду *Thysanotaenia*.

В результате перечисленных преобразований в составе рода *Inermicapsifer* мы насчитываем опять-таки 12 видов, которые по расположению семенников можно разделить на две группы.

1. Группа «hyracis» — семенники не выходят в стороны за границы среднего поля члеников. Виды: *I. hyracis*, *I. leporis* и, если судить по рисунку — *I. prionodes*.

2. Группа «apospasmation» — семенники распространяются в стороны до латеральных границ мозгового вещества, переходя линию положения экскреторных каналов. Сюда относятся прочие девять видов рода *Inermicapsifer*.

Диагноз рода *Inermicapsifer* (по Бэру, 1927, с нашими изменениями и дополнениями). *Inermicapsiferinae*. Сколекс снабжен четырьмя присосками, способными втягиваться в глубь сколекса. Членики краспедотного типа. Экскреторная система представлена продольными стволами, от которых отходят анастомозирующие вторичные ответвления. В типичной форме с каждой стороны стробилы имеется два продольных сосуда. Половой аппарат одинарный, половые отверстия односторонни, половые протоки проходят между экскреторными сосудами, дорзально от нерва. Женские половые железы находятся порально от средней линии. Семенники многочисленны, располагаются позади или по бокам от женских половых желез и могут распределяться в две латеральные группы, из которых апоральная более многочисленна. Семепровод извивается за пределами и внутри бурсы цирруса. Обособленные семенные пузырьки отсутствуют. Семеприемник узкий, может отсутствовать. Матка эфемерна, в виде поперечно расположенной трубки или мешка изменчивых очертаний со слабо выраженными стенками. После распадения матки яйца распространяются в мозговой паренхиме. В зрелых члениках яйца небольшими группами заключены в паренхиматозные капсулы, развивающиеся в результате местных разращений паренхимы.

Взрослые — у даманов (Hyracoidea) и грызунов (Rodentia) Старого Света.

Типичный вид: *Inermicapsifer hyracis* (Rudolphi, 1810) Janicki, 1910.

Определительная таблица видов рода *Inermicapsifer*

1 (13). Семенники распределяются на две группы, лежащие по сторонам от женских половых желез.
2 (7). Половые отверстия располагаются в задней трети бокового края членика . . .
3 (4). Семенники апоральной группы тянутся узкой поперечной полосой шириною в 2—3 семенника в задней половине членика. Длина тела около 20 мм. Бурса цирруса 0,12 мм. В зрелых члениках около 30 капсул, содержащих по 5 яиц. Паразиты даманов . . . . . .
Inermicapsifer prionodes Bischoff, 1912 . . . . . стр. 614

4 (3). Апорально от яичника семенники залегают более или менее компактной группой, которая располагается не только в задней, но и в передней половине членика.
5 (6). Размеры мелкие, 6—10×1,1 мм; число члеников стробилы 12—15. Семенники в молодых члениках располагаются непрерывной полосой. Паразиты даманов
Inermicapsifer lopas Bischoff, 1912 . . . . . стр. 611
6 (5). Размеры крупнее, 13—23×1,2—2,0 мм; членików стробилы 30—70. Полоса семенников в молодых сегментах прерывается позади женских желез. Паразиты даманов . . . . . .
Inermicapsifer settii Janicki, 1910 . . . . . стр. 615
7 (2). Половые отверстия в передней или средней трети края членика.
8 (12). Паразиты грызунов.
9 (10). Паразиты зайцев. Длина тела 15—25 мм; половые поры в средней трети края члеников. Семенники залегают в пределах среднего поля. В зрелых члениках формируется по 40—50 капсул, содержащих до 10 яиц каждая . . . . . .
Inermicapsifer leporis Ortlepp, 1938 . . . . . стр. 609
10 (9). Паразиты мышевидных грызунов. Половые поры в передней трети края членика. Длина 90—120 мм. Семенники выходят за линии экскреторных сосудов. Капсулы содержат около 20 яиц каждая . . . . . .
Inermicapsifer muricola (Baylis, 1915) n. comb. . . . . стр. 612
12 (8). Паразиты даманов. Длина 20 мм, число семенников 20—36. Бурса цирруса 0,27 мм. Число капсул 18—34. Число яиц в капсулах — по 7 . . . . . .
Inermicapsifer apospasmation Bischoff, 1912 . . . . . стр. 604
13 (1). Семенники лежат непрерывной полосой вдоль заднего края как молодых, так и развитых члеников.
14 (17). Паразиты грызунов.
15 (16). Семенников 30—50. Количество капсул от 10 до 50 . . . . . .
Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924 . . . . . стр. 606
16 (15). Семенников 70—130, количество капсул 30—130 . . . . . .
Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924 . . . . . стр. 607
17 (14). Паразиты даманов.
18 (19). Размеры крупные; длина 350, ширина до 7 мм. Семенников 90—140. В зрелых члениках до 300 капсул, содержащих по 4—6 яиц . . . . . .
Inermicapsifer hyracis (Rud.) Janicki, 1910 . . . . . стр. 601
19 (18). Размеры мельче.
20 (21). Длина 65 мм. Длина бурсы цирруса 0,45 мм. У даманов Малой Азии . . . .
Inermicapsifer sinaitica, n. sp. . . . . стр. 616
21 (20). Длина 17—40 мм. Длина бурсы 0,15 мм. У африканских даманов.
22 (23). Присоски 0,20 мм ширины. Количество семенников 50—60. Число капсул от 22 до 35, число яиц в капсулах 8—10 . . . . . .
Inermicapsifer abissinicus Bischoff, 1912 . . . . . стр. 603
23 (22). Присоски 0,36 мм, число капсул 75, число яиц в капсулах 5—7 . . . . .
Inermicapsifer interpositus Janicki, 1910 . . . . . стр. 608

1. *Inermicapsifer hyracis* (Rudolphi, 1810) Janicki, 1910

(рис. 64, 266)

Синонимы: *Taenia hyracis* Rudolphi, 1810; *Arhynchotaenia critica* Pagenstecher, 1878, nec Setti; *Anoplocephala hyracis* (Rudolphi, 1810) Moniez, 1891; *Taenia* (*Anoplocephala*) *ragazzi* Setti, 1891; *Anoplocephala hyracis* var. *hepatica* Nassonow, 1897; *Inermicapsifer capensis* Beddard, 1912; *Hyracotaenia hyracis* Beddard, 1912; *Zschokkeella hyracis* (Beddard) Beddard, 1912; *Zschokkeella capensis* (Beddard) Beddard, 1912; *Inepmicapsifer criticus* (Pagenstecher, 1878) Bischoff, 1913

Хозяева: даманы — *Procavia abissinicus*, *P. capensis* Pall. *P. syriacus* Schreb., *Procavia* sp.

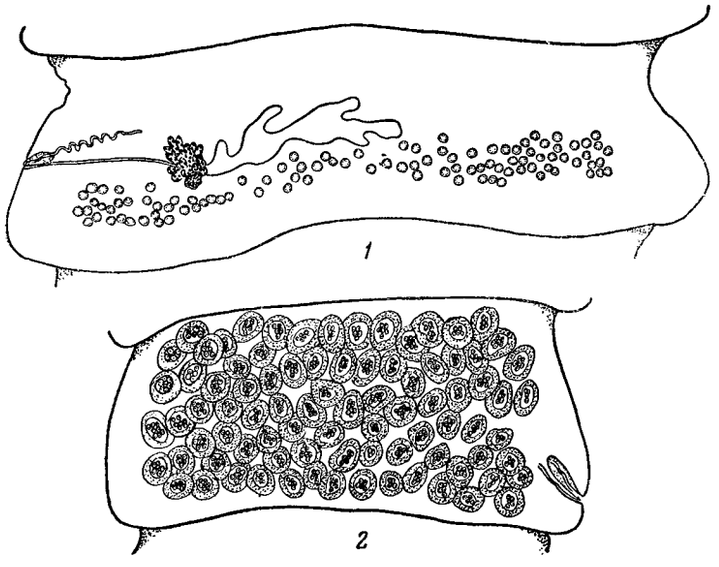
Географическое распространение: Восточная и Южная Африка.

Интенсивность инвазии: Бэр (1927а, стр. 151) указывает, что этот вид встречается почти всегда в больших количествах экземпляров.

Историческая справка. *I. hyracis* является одним из наиболее распространенных паразитов дамана. Он впервые был описан

Рудольфи (1810) как представитель рода *Taenia*. В более позднее время он был встречен различными авторами и часто описывался под новыми именами, перечень которых можно видеть в списке синонимов. Со времени опубликования работы Яницкого (1910) вид *T. hyracis* принят в качестве типа рода *Inermicapsifer*.

Следует заметить что *I. capensis* Beddard, 1912, по утверждению Беддара, отличается расположением семенников в две обособленные группы, тем не менее Бэр помещает его в число синонимов *I. hyracis*. Зная, что Бэр имел доступ к оригинальным препаратам Беддара, мы не рискуем выделять *I. capensis* в качестве самостоятельного вида.



266. Inermicapsifer hyracis (Rud., 1810)

1 — гермафродитный членик; *2* — зрелый членик (по Бэру, 1927)

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 151—152, и Бишофу, 1912, стр. 576—593). Червь достигает 350 мм длины. Ширина варьирует в пределах от 2 до 7 мм. Округлый сколекс 0,6 мм в диаметре. Присоски 0,2 мм ширины целиком погружены в ткань сколекса. Они могут находиться на дне глубокой впадины, края которой почти смыкаются, и присоски оказываются прикрыты с поверхности слоем паренхимы и кутикулы сколекса. Эта особенность подмечена почти у всех видов данного рода.

Стробила состоит из нескольких сот члеников, ширина которых в передних и средних отделах превосходит их длину. Волокна продольной мускулатуры разбросаны в кортикальной паренхиме без особого порядка. Временами они сходятся в небольшие пучки, не образующие непрерывного слоя. Поперечная мускулатура выражена слабо, тогда как дорзовентральные волокна очень многочисленны. Известковые тельца разбросаны по всей паренхиме. Экскреторная система представлена двумя парами латеральных стволов, соединенных посредством сложной сети анастомозирующих вторичных канальцев, пронизывающих всю паренхиму до самой кутикулы и оплетающих внутренние органы. Наличие правильных поперечных каналов не установлено. Дорзальные сосуды лежат внутри от вентральных.

Половые поры располагаются, по данным Бишофа (1913) и Бэра (1927а), в середине членика, но на рис. 35 Бэр их изображает в области средней трети бокового края. Семенники многочисленны (90—140). Они залегают узкой непрерывной полосой вдоль заднего края членика, позади женских половых органов, не выходя за пределы среднего поля. Бурса цирруса 0,16—0,20 мм длины, лежит в толще корковой паренхимы. Семепровод извивается как снаружи, так и внутри бурсы. При созревании мужских половых желез извилины внутри сумки цирруса могут сильно раздуваться спермой. Семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы располагаются в поральной половине среднего поля кнутри от экскреторных сосудов. Яичник состоит из тесно сближенных лопастей. Желточник находится позади и дорзально от яичника. Вагина открывается позади и вентрально от бурсы цирруса. В дистальной части она покрыта изнутри мелкими ресничками, а в проксимальной образует узкий длинный семеприемник. Зрелые яйцеклетки из яичника переходят в матку, имеющую вначале вид поперечной трубки, которая затем образует многочисленные выросты, становится более широкой и вскоре распадается. Первое время яйца разбросаны на сравнительно небольшой площади, а затем распространяются на всю область мозговой паренхимы. При этом они, по данным Беддара (1912), располагаются непосредственно между паренхиматозными клетками. В зрелых члениках содержится по 80—300 капсул, заполняющих всю медуллярную паренхиму и выходящих в стороны за линии прохождения экскреторных сосудов. Капсулы развиваются из локальных скоплений ядер. Каждая капсула содержит по 4—6 яиц.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Barrois, 1890; Beddard, 1912; Bischoff, 1912, 1913; Blanchard, 1891; Janicki, 1910; Joyeux et Mathias, 1926; Meggitt, 1927, Pagenstecher, 1898; Setti, 1891, 1898.

2. *Inermicapsifer abissinicus* Bischoff, 1912

Синонимы: *Anoplocephala critica* Setti, nec Pagenstecher, 1878; *Inermicapsifer abissinicus* Bischoff, 1913; *Inermicapsifer interpositus* (Janicki, 1910) Baer, 1927

Хозяин: *Procavia* sp.

Место обнаружения: Эритрея (Восточная Африка).

Историческая справка. В 1912 г., заново изучив препараты цестод, которые были определены Сетти (Setti) как *Anoplocephala critica*, а затем — *I. interpositus*, Бишоф (1912) описал по ним новый вид — *Inermicapsifer abissinicus* Bischoff, 1912. Описание этого вида было им повторно опубликовано с пометкой «n. sp.» в 1913 г.

Бэр (1927а) на основании сходства в строении мужской половой системы идентифицировал его с видом *In. interpositus* Janicki, 1910. Поскольку *I. abissinicus* по целому ряду признаков заметно отличается от *I. iterpositus*, мы считаем необходимым восстановить его видовую самостоятельность.

Описание (по Бишофу, 1912, стр. 751—758; 1913, стр. 223—233).

Длина тела от 17 до 40 мм, наибольшая ширина 3 мм. В отличие от *In. interpositus*, сколекс крупный, 1,5—1,7 мм в диаметре. Присоски, наоборот, небольшие, 0,20 мм. Стробила содержит до 80 сегментов. Половые отверстия располагаются в середине бокового края члеников. В них

развивается по 50—60 семенников. Последние располагаются узкой полосой вдоль заднего края членика. Бурса цирруса 0,15 мм длины.

В зрелых сегментах содержится от 22 до 35 паренхиматозных капсул (в среднем 24—26), имеющих 0,20 мм в диаметре. Каждая капсула включает по 8—10 яиц.

Литература: Baer, 1927; Bischoff, 1912, 1913.

3. *Inermicapsifer apospasmation* Bischoff, 1912

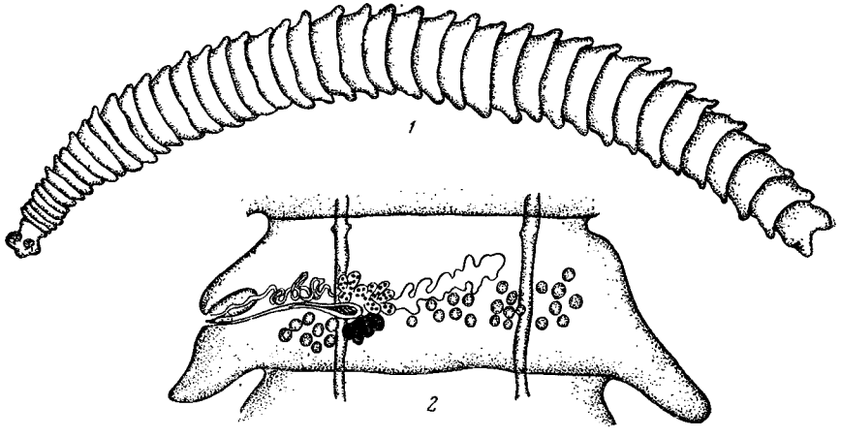
(рис. 267, 268)

Синонимы: *Inermicapsifer apospasmation* Bischoff, 1913; *Inermicapsifer parvulus* Bischoff, 1912; *Inermicapsifer parvulus* Bischoff, 1913

Хозяева: даманы — *Procavia brucei* (Gray), *Procavis* sp.

Место обнаружения: Абиссиния (Африка).

Историческая справка. Этот вид Бишоф описал, как новый, дважды. Первоописание опубликовано в 1912 г., а в 1913 г. вышла вторая работа того же автора, где описание вида дается в более развернутой форме. Видовое название в обоих случаях сопровождается пометкой



267. Inermicapsifer apospasmation Bischoff, 1912

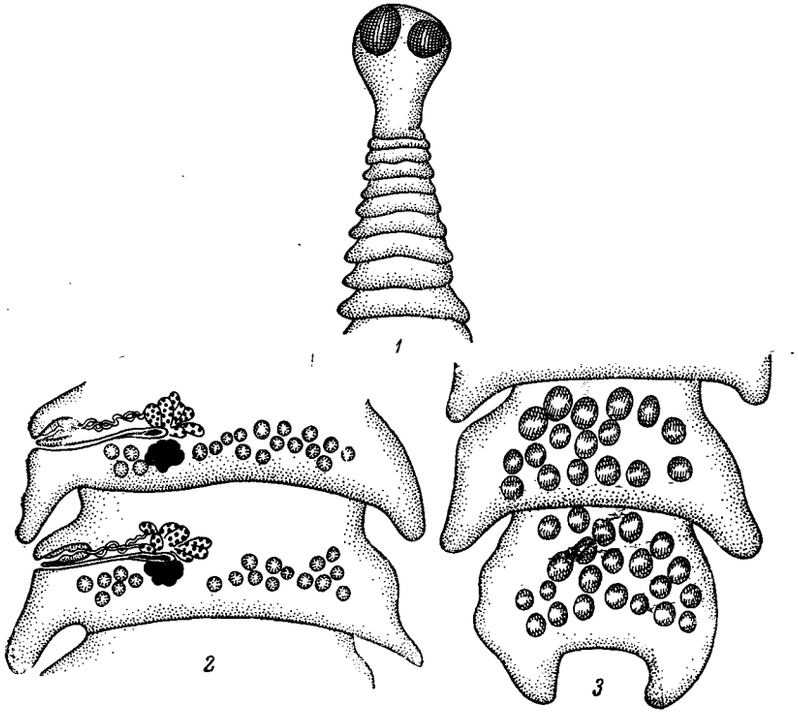
1 — общий вид цестоды; *2* — гермафродитный членик (по Бишофу, 1913)

«nov. sp.», поэтому *I. apospasmation* Bischoff, 1913, мы вынуждены поместить в число синонимов, к числу которых Бэр (1924) относит еще *I. parvulus* Bischoff, 1912. Этот последний также был описан, как новый, два раза.

Описание (по Бишофу, 1912, стр. 754—755 и 1913, стр. 239—243). Длина до 18 мм, ширина 1—3 мм. Стробила состоит из 25—50 члеников, вытянутых в поперечном направлении, за исключением последних, которые почти квадратны. Края стробилы резко зубчаты, так как задние углы члеников сильно выступают. Сколекс 0,5 мм ширины, отчетливо отделен от стробилы. Он несет четыре присоски диаметром 0,21—0,27 мм, сидящие в глубоких впадинах.

Половые отверстия располагаются в середине края члеников. Половые органы появляются в передней четверти стробилы и быстро достигают

зрелости. В каждом членике развивается 20—36 семенников, расположенных по бокам от женских половых желез в две неравные группы. Они распространяются в обе стороны до боковых границ медуллярной паренхимы, выходя за линии экскреторных сосудов. В связи с тем, что женские половые железы смещены в поральную сторону и лежат у самой границы



268. Inermicapsifer apospasmation Bischoff, 1912

1 — передний конец тела со сколексом; *2* — гермафродитные членики; *3* — зрелые членики (по Бишофу, 1913)

среднего поля, поральная группа семенников весьма немногочисленна, причем семенные фолликулы здесь не заходят кпереди за линию прохождения вагины. В отличие от *I. settii*, апоральная группа семенников этого вида далеко не достигает передней границы членика.

Овальная бурса цирруса 0,12—0,15 мм длины. Семепровод образует многочисленные извилины, которые, если судить по рисунку, располагаются в основной массе за пределами среднего поля с поральной стороны стробилы. Несколько петель семепровода располагаются также и внутри сумки цирруса.

Яичник имеет лопастное строение и располагается впереди желточника. Вагина тянется в поперечном направлении позади мужского протока и сумки цирруса. В проксимальной части она несколько расширяется, образуя тонкостенный сильно вытянутый семеприемник. Матка распространяется в апоральном направлении от комплекса женских половых желез и ложится кпереди апоральной группы семенников. Зрелые членики полностью заполнены паренхиматозными капсулами, содержащими по 5—10 яиц. Число капсул варьирует от 12 до 34. Они имеют округлые

или овальные очертания. Размер их, по данным Бэра (1927a), составляет 0,20 × 0,12 мм.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Bischoff, 1912, 1913.

4. *Inermicapsifer arvicanthidis* (Kofend, 1917) Baer, 1924

Синонимы: *Anoplocephala arvicanthidis* Kofend, 1917; *Anoplocephala arvicanthidis* Kofend, 1923

Хозяева: африканские грызуны — *Arvicanthis testicularis* Sundev, *Arvicanthis* sp., *Lemniscomys grisella*, *L. striatus* L., *Mus moggi*, *Mus rufinus* Temm., *Golunda campanae* Huet., *Otomys irroratus* Brants., *Rattus* sp., *Steatomys pratensis* Peters, *Hybomys univittatus* Pet., *Mastomys erythroleucos* Temm., *Taterona kempi* Wroughton. В одном случае этот паразит грызунов отмечен у человека.

Географическое распространение: Восточная, Западная и Южная Африка.

Историческая справка. Этот довольно обычный паразит африканских грызунов был первоначально описан как *Anoplocephala* (?) *arvicanthidis* Kofend 1917, но позднее Бэр (1924) установил его принадлежность к роду *Inermicapsifer*.

Описание (по Кофенд, 1923, стр. 6—8). Изученный материал состоял из пяти отдельных обрывков, принадлежащих, вероятно, одному экземпляру.

Длина более 70 мм, причем ширина не достигает и 2 мм. Трапецевидные плоские членики очень короткие. Даже у зрелых члеников ширина почти в четыре раза превосходит длину.

Стробиляция начинается на расстоянии 1,8 мм от вершины сколекса. Первые членики, 0,070 мм длины, 0,66 мм ширины, уже содержат зачатки половых органов. У зрелых члеников при длине 0,29 мм, ширина у переднего края составляет 1,37 мм, у заднего — 1,45 мм. Под очень тонкой кутикулой располагается слабо развитый кольцевой слой субкутикулярной мускулатуры, за которым следует продольный слой, состоящий из очень тонких тесно расположенных волокон. В кортикальной паренхиме распространены пучки продольной мускулатуры. Только в средних участках членика можно видеть их расположение в два более или менее правильных концентрических слоя, снаружи которых еще имеются отдельные мышечные волокна. Между двумя продольными слоями часто видна прослойка поперечных волокон. Внутренний поперечный слой почти полностью отсутствует. Дорзо-вентральные мышцы хорошо развиты. В кортикальной паренхиме в большом числе находятся маленькие (0,004 × 0,006 мм) известковые тельца слоистого строения.

Главный латеральный нерв округлого сечения 0,017 мм толщины.

Экскреторная система состоит из отчетливо заметных восьми дорзальных и восьми вентральных продольных стволов, имеющих почти одинаковый диаметр. На конце каждого членика все эти каналы связываются поперечными перемычками и, что особенно интересно, в этом месте каждая боковая пара сосудов соединяется еще посредством дорзо-вентрального анастомоза.

Половые отверстия односторонни, открываются несколько позади середины бокового края каждого членика. Половая клоака узкая. Половые протоки следуют дорзально от нерва, между экскреторными сосудами. Грушевидная бурса цирруса направлена перпендикулярно или под косым углом к краю членика. Она имеет 0,140—0,150 мм длины и доходит

внутренним концом до нервного ствола. Толщина бурсы в среднем 0,052 мм, причем 0,015 мм падает на долю мускулатуры, которая состоит из трех слоев: 1) слабый внешний, продольного направления, 2) средний сильный, кольцевой и 3) внутренний, снова продольный. От мышечного слоя отходит ретрактор цирруса. Овальные семенники распределяются на две группы: около 40 семенников находится на апоральной стороне и около 10 на поральной. Они вытянуты в продольном направлении.

Семевыносящие канальцы образуют анастомозирующую сеть, особенно развитую на антипоральной стороне; семепровод залегает в передней трети проглоттиды. Вначале он прямолинеен, затем образует многочисленные крупные, окруженные простатическими клетками извилины.

Женские половые железы располагаются порально от средней линии. Вагина открывается позади мужского полового протока. Дистальная часть вагины окружена сильной кольцевой мускулатурой; под ней располагается слой паренхиматозных клеток и затем эпителий с плоскими ядрами. В средней части вагина суживается, но вскоре вновь расширяется, образуя двойной семеприемник, за которым следует узкий канал, впадающий в яйцевод.

Глубоко рассеченный яичник слагается из длинных долек, вливающихся в подковообразный мостик, обращенный выпуклой стороной кверху и апорально. От середины мостика вентрально отходит яйцевод. Он отгибается в дорзальном направлении и сливается с каналом семеприемника. Канал оплодотворения принимает проток желточника и проникает в тельце Мелиса, прободая его в вертикальном направлении. Из тельца Мелиса выходит узкий маточный проток. Развитая матка имеет вид поперечной трубки с отходящими назад многочисленными отростками. В зрелых члениках содержится 40—50 паренхиматозных капсул, включающих по 11—13 яиц.

Литература: Baer: 1925, 1927a; 1933; Fuhrmann, 1943; Joyeux et Baer, 1930; Kofend, 1917, 1923; Oldham, 1931.

5. *Inermicapsifer guineensis* (Graham, 1908) Baer, 1924

Синонимы: *Davainea guineensis* Graham, 1908; *Thysanosoma gambianum* Beddard, 1911; *Thysanotaenia gambianum* Beddard, 1911; *Zschokkeella gambianum* Beddard, 1912; *Inermicapsifer zanzibarensis* Meggitt, 1921; *Zschokkeella guineensis* (Graham, 1908) Southwell et Maplestone, 1921

Хозяева: грызуны — *Cricetomys gambianum* Wather., *Dasymys nudipes*, *Mus damarensis* de Winson, *Rattus rattus* (L.), *R. norvegicus* (Erxl.), *Mastomys coucha* (Smith), *Rhabdomys pumilio* (Spar.), *Pelomys flater*.

Географическое распространение: Восточна , Западная и Северная Африка.

Историческая справка. Этот широко распространенный вид описан Граамом (Graham, 1908) как представитель рода *Davainea*, однако Саутвел и Мэплстоун, 1921, доказали его принадлежность к подсем. *Linstowiinae* (в старом его значении), но причислили к роду *Zschokkeella* Ransom, 1909 (= *Multicapsiferina*), что нельзя считать правильным, поскольку у последнего яйца располагаются одиночно.

Бэр (1924) установил истинное систематическое положение вида в составе рода *Inermicapsifer* Janicki, 1910.

Бэр относит в число синонимов этого вида также *In. zanzibarensis* Meggitt, 1921, и *Zschokkeella muricola* Baylis, 1915, однако за последним мы считаем возможным сохранить видовую самостоятельность.

Описание (по Бэру, 1927а, стр. 154; и Беддару, 1911, стр. 651—660). Длина тела до 174 мм; наибольшая ширина 6 мм. Стробила состоит из многочисленных поперечно вытянутых члеников, которые на заднем ее конце несколько удлиняются и становятся толще. Шейка отсутствует. Округлые присоски глубоко погружены в ткань сколекса.

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов и богато разветвленной сетью вторичных канальцев. Дорзальный сосуд в сколексе ложится дорзально, а затем — латерально от более широкого вентрального. Мускулатура стробилы как у *I. hyracis*.

Половые отверстия локализуются в передней половине или в середине латерального края члеников.

Семенников 70—130; они располагаются во всю ширину сегмента по бокам и позади от женских половых желез, доходя в стороны до линии главных нервных стволов. Основная масса семенников сосредоточена в апоральной группе. По данным Беддара (1911), в некоторых члениках порально от яичника семенники могут отсутствовать. Бурса цирруса небольшая. Семепровод образует многочисленные сложные извилины.

Женские половые железы располагаются в поральной половине членика. Беддар (1911 и 1912) утверждает, что у *Thysanotaenia gambianum* женские половые железы располагаются между экскреторными сосудами, лежащими в одной горизонтальной плоскости: порально от наружного (дорзального) и кнаружи от внутреннего (вентрального). Этот признак у прочих аноплоцефалят имеет родовое значение. Однако мы временно оставляем эту форму в составе рода *Inermicapsifer*, опасаясь, что Беддар мог принять за вентральный сосуд одну из крупных коллатеральных ветвей, которые он обнаружил в молодых члениках и не мог проследить на всем протяжении стробилы.

Матка с неясными стенками предшествует стадии образования капсул. Она имеет вид трубки, протянутой поперек всего сегмента, не образуя отростков или сети. Полость матки постепенно исчезает, и яйца оказываются лежащими поперечной полосой в паренхиме. В зрелых члениках имеется от 30 до 130 паренхиматозных капсул, включающих по 7—12 яиц. Капсулы образуются, как и у *I. muricola*, из местных уплотнений паренхимы.

Литература: Baer, 1924, 1927a, 1933; Beddard, 1911; Fuhrmann, 1943; Joyeux et Baer, 1930, 1936; Joyeux et Mathias, 1926; Meggitt, 1921; Oldham, 1931; Southwell et Maplestone, 1921.

6. *Inermicapsifer interpositus* Janicki, 1910

Хозяин: жиряк — *Procavia capensis* Pall.

Место обнаружения: Трансвааль (Южная Африка).

Историческая справка. Вид *I. interpositus* был установлен Яницким в 1910 г.

В состав этого вида Бэр (1927а) вводит также *Inermicapsifer abyssinicus* Bischoff, 1912, и *I. interpositus* var. *sinaitica* Bischoff, 1912. Последняя отличается от основной формы в три раза более крупной бурсой цирруса, размерами тела, количеством паренхиматозных капсул и паразитированием в организме особого вида хозяев. Сходство между ними проявляется лишь в количестве семенников. К этому следует добавить, что основная форма обитает на юге Африки, тогда как вариация — *sinaitica* встречается на полуострове Синай, т. е. в Малой Азии, будучи отделена от ареала первой широким пространством суши и морем. Эти формы встречаются

в совершенно различных климатических поясах. Учитывая отмеченные выше особенности, мы считаем более правильным рассматривать азиатскую форму в качестве особого вида *Inermicapsifer sinaitica*, sp. nov.

Сравнивая основную форму с абиссинской, мы находим, что последняя отличается вдвое более крупным сколексом, но вдвое более мелкими присосками, несколько меньшим числом семенников и втрое меньшим числом капсул, каждая из которых содержит вдвое большее количество яиц. Если число капсул в членике может варьировать, не отражаясь серьезно на судьбе каждого отдельного зародыша, то этого нельзя сказать в отношении числа яиц в капсулах, поскольку оно должно определять количество личинок, получаемое данной особью промежуточного хозяина.

Описание (по Бишофу, 1913). Длина стробилы до 40 мм, максимальная ширина 3,5 мм, стробила слагается приблизительно из 130 члеников. Диаметр сколекса 0,8—1,0 мм. Присоски —0,36 мм, погружены в углубления сколекса.

Половое отверстие открывается в середине края членика. Длина бурсы цирруса 0,15 мм; 50—80 семенников располагаются равномерным слоем вдоль заднего края членика. Число яйцевых капсул составляет 75. Они содержат по 5—7 яиц.

Литература: Baer, 1925, 1927a; Meggitt, 1927; Bischoff, 1912, 1913; Vevers, 1922.

7. *Inermicapsifer leporis* Ortlepp, 1938

(рис. 269)

Хозяин: *Lepus capensis vernayi* Roberts.

Локализация: тонкие кишки.

Место обнаружения: штат Оранж (Южная Африка).

В тонком кишечнике одного зайца было найдено до 50 экземпляров цестод, описание которых (по Ортлеппу, 1938, стр. 30—33) приводим ниже.

Длина тела от 15 до 25 мм, максимальная ширина 1,01—1,07 мм. Сколекс 0,50—0,64 мм ширины, округлые выступающие присоски 0,23—0,28 мм в диаметре. Короткая шейка 0,25—0,30 мм длины и 0,34—0,41 мм в поперечнике. Стробила состоит из 75—90 члеников. Передние членики сильно вытянуты в ширину; гермафродитные имеют размеры 0,30 × 0,73 мм; зрелые вытянуты продольно (0,84—0,90 × 0,73—0,82 мм).

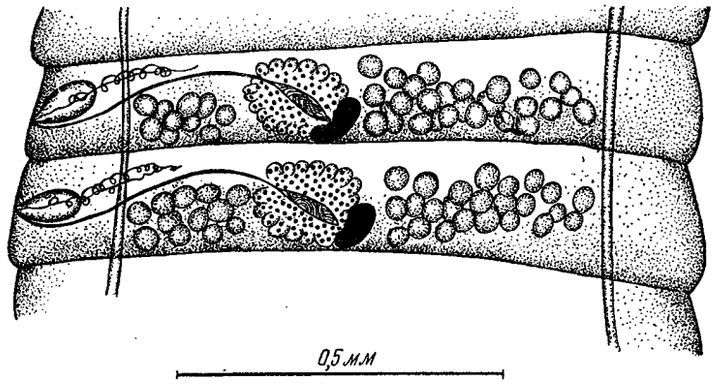
Кутикула 0,004—0,006 мм толщины. Многочисленные неравномерно разбросанные волокна продольной мускулатуры пронизывают всю толщу кортикальной паренхимы, не образуя оформленных слоев. Вертикальные и поперечные волокна хорошо выражены.

Экскреторная система представлена двумя парами латеральных стволов, лежащих в одной горизонтальной плоскости. Вентральные каналы в задней половине стробилы пролегают на расстоянии 0,21—0,29 мм от бокового края, имея диаметр около 0,02 мм. Дорзальные каналы, 0,006 мм ширины, находятся на половине расстояния между вентральным каналом и краем стробилы.

Половые отверстия односторонни, открываются в средней трети края члеников; в зрелых сегментах они могут занимать более каудальное положение. Половые протоки проходят дорзально от нерва и вентрального экскреторного сосуда.

Зачатки половых органов появляются вскоре после образования первых члеников. Сначала возникают зачатки женских половых желез и половых протоков. Семенники становятся заметны 15 сегментами позднее, а достигают полного развития в 35—40-м членике. Последние шесть проглоттид содержат зрелые капсулы с яйцами.

В каждом членике закладывается 35—40 овальных семенников, расположенных в две обособленные группы по бокам от женских половых желез. В ходе развития они быстро увеличиваются в размерах и могут распространяться кзади от яичника. Тогда обе группы могут смыкаться, но на протяжении лишь нескольких сегментов, так как разрастающийся



269. Inermicapsifer leporis Ortlepp, 1938
Гермафродитные членики (по Ортлепу, 1938)

яичник снова их раздвигает в обе стороны. Поральная группа слагается из 10—13 семенников, остальные входят в состав апоральной группы. Семенники не выходят латерально за линии экскреторных сосудов, а кпереди — за передний край яичника, и располагаются по толщине слоя в 1—2 семенника, размеры которых составляют 0,050—0,065×0,040—0,048 мм. У развитых семенников герминативные клетки сдвинуты к одному полюсу; все остальное пространство заполнено спермой. Овальная мускулистая бурса цирруса 0,11—0,15 мм длины, максимальный диаметр, 0,05 мм, приходится на ее проксимальную половину. Она может достигать линии экскреторных сосудов. Циррус невооруженный. Семепровод извивается вне и внутри бурсы цирруса. Основная масса петель семепровода располагается в дорзо-вентральном направлении в пределах среднего поля членика. Мускулистая вагина открывается позади и вентрально от бурсы. Стенка ее в дистальной части изнутри покрыта нежными ресничками. После вхождения в среднее поле членика она теряет мускулатуру и расширяется, образуя веретеновидный семеприемник.

Женские половые железы располагаются порально, возле средней линии. Многолопастный яичник 0,16 мм длины и 0,17 мм ширины. Овальный компактный желточник размером 0,07×0,09 мм, лежит позади и вентрально от яичника, ближе к средней линии членика.

Матка возникает в виде поперечной трубки, но очень скоро распадается. В каждом членике образуется 40—50 капсул, содержащих до

10 яиц каждая. Они заполняют весь членик и выходят в стороны за линии экскреторных сосудов.

Литература: Ortlepp, 1938.

8. *Inermicapsifer lopas* Bischoff, 1912.

(рис. 270)

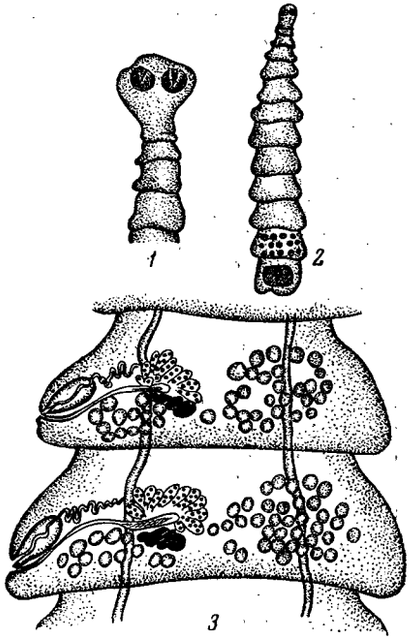
Синоним: *Inermicapsifer lopas* Bischoff, 1913

Хозяева: даман (жиряк) — *Procavia brucei* (Gray).

Место обнаружения: Восточная Африка.

Представители этого вида хранились в одной склянке с экземплярами *I. prionodes* и *I. apospasmation* и, вероятно, были извлечены из кишечника одного и того же хозяина.

Описание (по Бишофу, 1913, стр. 243—245). Длина не более 10 мм, наибольшая ширина 1,1 мм, число члеников стробилы 12—15. Округлый сколекс 0,48 мм в диаметре, четко отделен от стробилы. Присоски 0,21 мм, располагаются на дне небольших карманов. Стробиляция начинается непосредственно позади сколекса; членики краспедотного типа, быстро достигают максимальной ширины. Все они, за исключением последних, слегка вытянуты в поперечном направлении.



270. Inermicapsifer lopas Bischoff, 1912
1 — передний конец тела со сколексом; *2* — общий вид зрелой цестоды; *3* — гермафродитные членики (по Бишофу, 1913)

Половые отверстия располагаются в задней трети края сегментов. В каждом членике развивается до 60 семенников, которые в молодых участках стробилы, где женские гонады еще не достигли окончательных размеров, располагаются непрерывной полосой вдоль заднего края проглоттид; позднее они распределяются на две группы. Апоральная группа более многочисленна, распространяется до передней границы членика. Меньшая, поральная группа находится позади вагины, порально от желточника. Семепровод образует многочисленные извилины. Относительно крупная бурса цирруса 0,21 мм длины располагается почти параллельно боковому краю проглоттиды. Довольно крупные женские половые железы лежат в поральной половине членика. Яичник в апоральном направлении может достигать средней линии. Матка очень быстро распадается. В зрелых члениках образуется 12—20 капсул, содержащих по 12—15 яиц каждая. Размеры капсул 0,15—0,18 мм.

Литература: Baer, 1927; Bischoff, 1912, 1913.

9. *Inermicapsifer muricola* (Baylis, 1915) n. comb.
(рис. 271)

Синонимы: *Zschokkeella muricola* Baylis, 1915; *Inermicapsifer guineensis* (Baylis, 1915) Baer, 1927, p. p.

Хозяин: «крыса», вероятно, *Rattus rattus* (L.).

Локализация: кишечник.

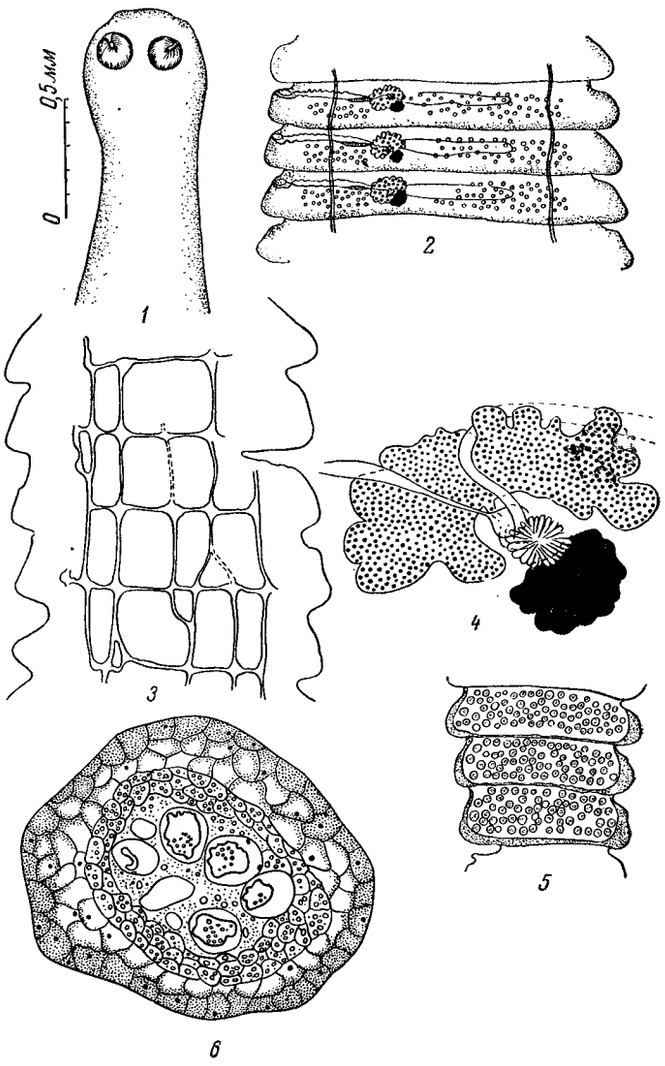
Место обнаружения: Золотой Берег (Африка).

Историческая справка. Названный паразит был впервые описан Бейлисом (1915) как представитель рода *Zschokkeella* Ransom, 1909, который позднее сведен в число синонимов рода *Multicapsiferina* Fuhrm. Бэр (1927) этот вид относит в синонимы *Inermicapsifer guineensis*. Учитывая некоторые своеобразные особенности *Zschokkeella muricola*, как-то: расположение семенников в две обособленные группы, большое количество яиц в капсулах, иное строение экскреторной системы, мы считаем необходимым представить его в качестве самостоятельного вида рода *Inermicapsifer* Janicki, 1910.

Описание (по Бэйлису, 1915, стр. 40—50). Тело 90—120 мм длины, сильно суживается кпереди и переходит в тонкую (0,4 мм) шейку, оканчивающуюся круглой головкой 0,55 мм ширины. Наибольшая ширина стробилы составляет 3,5 мм. Присоски 0,17 мм в диаметре, могут глубоко погружаться в ткань сколекса. При этом отверстия присосок оказываются на одном уровне с поверхностью головки. Внешняя сегментация заметна отчетливо на расстоянии 3 мм от сколекса, но зачатки женских желез, появляющихся ранее мужских, видны на расстоянии 1,2 мм. Стробила имеет около 230 поперечно вытянутых члеников. Молодые сегменты $0{,}12 \times 0{,}80$ мм, гермафродитные $0{,}47 \times 3{,}5$ мм, зрелые несколько уже и длиннее. Мускулатура стробилы развита слабо; продольные мышечные волокна не образуют оформленного слоя. Экскреторная система весьма своеобразного строения. Дорзальные сосуды неизменного диаметра тянутся почти прямолинейно по всей длине стробилы, не образуя ветвей и анастомозов. На половине расстояния между дорзальным сосудом и краем членика проходит латеральный нерв. Вместо пары главных вентральных каналов видна целая система анастомозирующих продольных канальцев, соединенных между собой поперечными анастомозами на границе члеников. В местах соединения имеются расширения — «узлы». Всего насчитывается 4—5 продольных вентральных каналов, распределенных по всей ширине мозговой паренхимы. Половые отверстия открываются у переднего угла, повидимому, с левой стороны сегментов.

Половые протоки проходят под дорзальным сосудом, дорзально от нерва. Многочисленные семенники располагаются в две неравные группы по бокам от женских желез, лежащих слева от средней линии. Семенники заходят в стороны за линии экскреторных сосудов до самых латеральных границ медуллярной паренхимы. Апоральная группа более многочисленна, причем в пределах группы семенники убывают в количестве по мере приближения к женским железам. Диаметр семенников 0,0375 мм. Семепровод извивается и семенных пузырьков не образует. Грушевидная тонкостенная бурса цирруса имеет размеры $0{,}100 \times 0{,}060$ мм. Циррус кажется невооруженным. Небольшой компактный яичник в форме полумесяца, обращен выпуклым слегка лопастным краем кпереди и порально. В его задней впадине расположено тельце Мелиса, в которое проникают яйцевод и проток желточника. Позади яичника лежит желточник, смещенный в апоральную сторону. От тельца Мелиса следует маточный проток, направляющийся сначала вперед и кверху, затем книзу и вправо.

Он огибает передний край яичника и, постепенно расширяясь, незаметно переходит в матку. Вагина открывается позади бурсы цирруса. Она в дистальной части имеет узкий просвет, но в проксимальной части образует



271. Inermicapsifer muricola (Baylis, 1915) n. comb.

1 — сколекс с шейкой; *2* — группа гермафродитных члеников; *3* — экскреторная система участка стробилы; *4* — женские половые железы; *5* — группа зрелых члеников; *6* — разрез паренхиматозной капсулы с яйцами (по Бэйлису, 1915)

тонкостенное веретеновидное расширение, которое переходит в узкий канал, образующий на внутреннем конце второе округлое расширение, принимаемое автором вида за семеприемник. Мы склонны считать семеприемником веретеновидное расширение, учитывая строение его стенки, а второе расширение, повидимому, представляет собой петлю яйцевода,

которая на тотальном препарате воспринимается глазом как округлый резервуар на конце вагины.

На ранних стадиях развития матка имеет вид неправильно ветвящейся трубки, затем принимает форму поперечно расположенного мешка, занимающего среднее поле членика. Границы матки никогда не бывают отчетливо видны, и форма ее определяется по расположению яиц. Она существует на протяжении 28 сегментов, затем быстро распадается, и яйца оказываются разбросанными в паренхиме. Вскоре появляются небольшие уплотненные участки ткани, равномерно расположенные по всей медуллярной паренхиме. Каждый такой участок является результатом локального размножения клеток и окружает отдельные небольшие группы яиц. В конечном счете вся медуллярная паренхима оказывается заполненной паренхиматозными капсулами 0,3 мм в диаметре, содержащими по 20 яиц. Стенки капсул состоят из двух слоев клеток. Клетки наружного слоя крупнее, имеют мелкозернистую плазму. Внутренний слой состоит из более мелких паренхиматозных клеток, содержащих большое количество относительно крупных гранул. Яйца с тонкими оболочками располагаются в центре капсулы, окруженные губчатой массой, не имеющей отчетливых границ клеток.

Литература: Baer, 1927a; Baylis, 1915.

10. *Inermicapsifer prionodes* Bischoff, 1912.

(рис. 272)

Синонимы: *Inermicapsifer prionodes* Bischoff, 1913; *Inermicapsifer prionodes* var. *intermedia* Bischoff, 1912 и 1913

Хозяева: жиряки — *Procavia brucei* (Gray), *Procavia* sp.

Места обнаружения: Африка (Rikwa-See и Masalala).

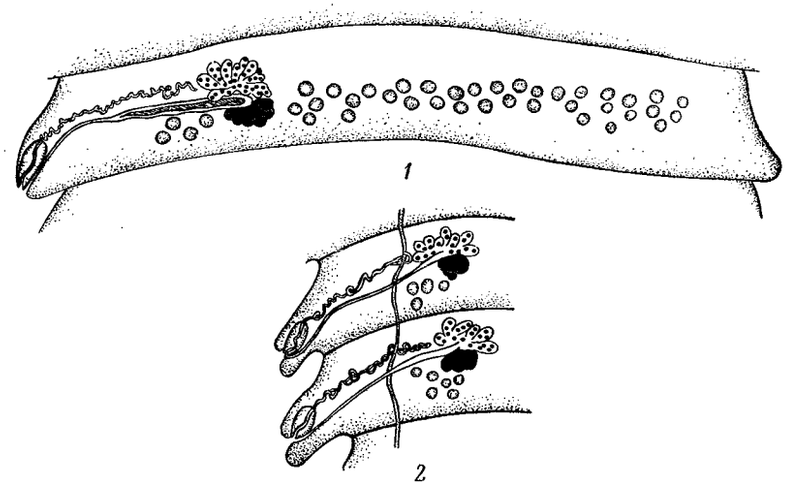
Этот вид был описан Бишофом дважды, в 1912 и в 1913 гг. с пометкой «sp. nov.», поэтому *I. prionodes* Bischoff, 1913, помещаем в число синонимов.

Описание (по Бишофу, 1913, стр. 232—234). Длина тела достигает 20 мм, максимальная ширина 2,5 мм. Сколекс 0,78 мм ширины, несет четыре присоски 0,34 мм в диаметре, сидящие на дне карманов. Стробила содержит около 90 члеников неправильно трапецевидной формы, вытянутых в поперечном направлении. Отношение длины к ширине сегментов почти на протяжении всей стробилы составляет 1 : 10; лишь у последних сегментов оно изменяется до 1 : 6.

В начале стробилы диаметр всех четырех выделительных сосудов одинаков и равен 0,02 мм. Ширина дорзального сосуда, пролегающего кнаружи и дорзально от вентрального, на всем протяжении остается почти неизменной. Вентральный канал расширяется незначительно. Даже в средней части стробилы ширина обоих сосудов местами почти одинакова (0,020 и 0,026 мм). Вентральный канал образует многочисленные боковые ветви.

Половые отверстия располагаются у вершины заднего угла члеников. Половые протоки в дистальной трети несколько отгибаются кзади. Половые железы достигают полного развития приблизительно у конца передней трети длины стробилы. Около 40 семенников узкой полосой (в 2—3 ряда) тянутся вдоль заднего края члеников, от правой границы мозгового вещества до левой, и, повидимому, пересекают линии прохождения экскреторных сосудов.

Рисунки, приводимые Бишофом (1913) как для основной формы, так и для var. intermedia, демонстрируют, что полоска семенников разделена отчетливо на две части, причем поральная группа содержит всего 4—5 семенников, лежащих порально от желточника, позади вагины. Семепровод образует многочисленные петли и извилины. Бурса цирруса 0,12 мм длины, располагается почти параллельно поральному краю членика, дном кпереди и медиально.



272. Inermicapsifer prionodes Bischoff, 1912
1 — гермафродитный членик; *2* — поральная часть гермафродитных члеников (по Бишофу, 1913)

Яичник и желточник типичного строения располагаются в поральной половине сегмента. По данным Бэра (1927a), вагина открывается позади отверстия бурсы и образует удлиненный семеприемник.

В зрелых члениках содержится 26—28 капсул, 0,13—0,15 мм в диаметре, заключающих по 5 яиц.

Бишоф (1912 и 1913) по экземплярам из Восточной Африки (Masalala) описывает *I. prionodes* var. *intermedia*, в члениках которой содержится до 40 капсул; последнее отличие столь несущественно, что мы, следуя за Бэром (1927a), не считаем нужным приводить здесь описание вариации.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Bischoff, 1912, 1913.

11. *Inermicapsifer settii* Janicki, 1910

(рис. 273)

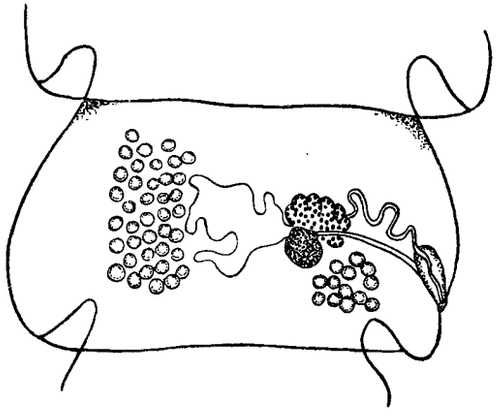
Хозяин: жиряк — *Procavia capensis* Pall.

Географическое распространение: Юго-западная Африка.

Описание (по Бэру, 1927, стр. 157). Длина 13—23 мм, ширина 1,2—2,0 мм. Диаметр сколекса 0,7 мм, ширина присосок 0,3 мм. Число члеников стробилы 30—70.

Половые отверстия располагаются в задней трети латерального края проглоттид. Семенники в количестве 55 штук распределяются на две четко разграниченные группы, между которыми имеется широкое про-

странство, завитое женскими половыми железами и маткой и совершенно свободное от семенников. Апоральная группа сравнительно с поральной в несколько раз более многочисленна. Бурса цирруса 0,15 мм длины.



273. Inermicapsifer settii Janicki, 1910
Гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

В зрелых члениках содержится по 8—25 паренхиматозных капсул, включающих по 5—6 яиц. По данным Бишофа (1912 и 1913), число яиц в каждой капсуле равняется 15.

Литература: Baer, 1924, 1927; Bischoff, 1912, 1913, Janicki, 1910.

12. *Inermicapsifer sinaitica* sp. nov.

Синонимы: *Inermicapsifer interpositus* var. *sinaitica* Bischoff, 1912; *Inermicapsifer interpositus* var. *sinaitica* Bischoff, 1913

Хозяин: жиряк—*Procavia syriaca* Schreb.

Место обнаружения: на полуострове Синай (Малая Азия).

Цестоды этого вида впервые описал Бишоф в 1912 и в 1913 гг. в качестве вариации *In. interpositus*.

По соображениям, изложенным на стр. 608, мы устанавливаем для них новый вид, название которого подчеркивает особенности его географического распространения.

Описание (по Бишофу, 1913, стр. 231—232). Длина тела до 65 мм, наибольшая ширина 5 мм. Округлый сколекс 0,88 мм в диаметре, отделен от стробилы узкой шейкой. На сколексе, в глубине кармапов, располагается четыре присоски 0,26 мм в поперечнике. Стробила содержит около 200 члеников, сильно вытянутых в поперечном направлении. Отношение длины к ширине в средней части стробилы у них составляет 1 : 12.

Половые отверстия открываются несколько позади середины края члеников. Бурса цирруса необычайно сильно развита и достигает 0,45 мм длины. Семенники, как и у *In. interpositus*, тянутся узкой полосой вдоль заднего края членика, но в апоральной части сегмента несколько более скучены. В зрелых члениках содержится 70—80 капсул, включающих по 5—7 яиц.

Наибольший диаметр капсул составляет 0,16 мм.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Bischoff, 1912, 1913.

Виды недостаточно описанные

Inermicapsifer gondokorensis (Klaptocz, 1906) Bischoff, 1913.

Синоним: *Taenia* (*Anoplocephala*) *gondokorensis* Klaptocz, 1906

Хозяин: жиряк — *Procavia slatini* Sas.

Место обнаружения: Гондокора (Африка).

Литература: Bischoff, 1913; Klaptocz, 1906.

Род II. *Metacapsifer* gen. nov.

В 1924 г. Бэром была описана под именем *Inermicapsifer aberratus* Baer, 1924, цестода от мыши *Mus moggi*, отличающаяся полным отсутствием семенников на поральной стороне сегментов. По наличию односторонних половых отверстий и паренхиматозных капсул, включающих по нескольку яиц, она была отнесена к роду *Inermicapsifer* Janicki, 1910.

Как было указано выше, образование паренхиматозных капсул представляет совершенно особое направление в развитии паренхиматозной ткани цестод отряда *Cyclophyllidea* и может служить диагностическим признаком для сравнительно крупных систематических групп порядка подсемейства. Признак расположения семенников имеет немаловажное значение в определении родовой принадлежности в любой группе цепней (*Cyclophyllidea*). Помимо того, *I. aberratus*, Baer, 1924, обладает весьма ограниченным (6—7) количеством семенников. Далее, цестоды рода *Inermicapsifer*, за редким исключением, являются паразитами дамапов (*Hyracoidea*), иногда, как *I. aberratus*, свойственны мышевидным грызунам. Все это позволяет выделелить его в особый род (или подрод).

Диагноз. *Inermicapsiferinae* небольших размеров. Членики стробилы вытянуты в поперечном направлении. Половой аппарат одинарный, половые отверстия односторонни. Семенники сравнительно немногочисленны, располагаются в апоральной половине членика, порально от женских желез; как впереди, так и позади от вагины семенники отсутствуют. Прочие признаки соответствуют диагнозу рода *Inermicapsifer* Janicki, 1910.

Взрослые в кишечнике африканских мышевидных грызунов (семейства *Muridae*).

Типичный и единственный вид: *Metacapsifer aberratus* (Baer, 1924) n. comb.

1. *Metacapsifer aderratus* (Baer, 1924) n. comb.

Синоним: *Inermicapsifer aberratus* Baer, 1924

Хозяин: *Mus moggi*.

Место обнаружения: Трансвааль (Южная Африка).

Описание (по Бэру, 1924, стр. 244—245; 1927, стр. 152).

Длина 13 мм; наибольшая ширина 0,6 мм. Стробила содержит около 125 сегментов. Диаметр сколекса 0,32 мм, присосок — 0,14 мм. В каждом членике содержится всего только 6—7 довольно крупных семенников, размером 0,65×0,30 мм, которые лежат целиком в апоральной части членика. Почти прямолинейно идущий семепровод внутри бурсы цирруса семенных пузырьков не образует. Бурса цирруса 0,10×0,05 мм, откры-

вается в хорошо очерченный половой атриум. Женские половые железы в поральной половине сегмента. Яичник маленький, лопастный. Желточник компактный. Матка быстро распадается. В каждом членике формируется около шести паренхиматозных капсул, содержащих по 3—6 яиц.

Литература: Baer, 1924, 1926, 1927a.

Род III. *Pericapsifer* gen. nov.

Диагноз. *Inermicapsiferinae*. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия односторонни. Семенники многочисленны, распределяются по всей ширине медуллярной паренхимы, выходя в стороны за границы среднего поля. Они располагаются не только позади и по бокам, но также и впереди от женских половых желез и впереди от вагины. Прочие признаки соответствуют диагнозу рода *Inermicapsifer*.

Взрослые — у даманов (*Hyracoidea*).

Типичный вид: *Pericapsifer pagenstecheri* (Setti, 1897) comb. nov.

Кроме того, в состав рода мы включаем *P. norhalli* (Baer, 1924) comb. nov. и *P. tanganyikae* (Baer, 1933) comb. nov.

Определительная таблица видов рода *Pericapsifer*

1 (2). Размеры очень мелкие (4—6 мм); семенников не более 50, число капсул с яйцами в каждом зрелом членике 16—30 . . . . . *Pericapsifer norhalli* (Baer, 1924) n. comb. . . . . стр. 619

2 (1). Размеры более крупные, свыше 15 мм; семенников более сотни.

3 (4). Семенников 120—180; бурса цирруса 0,27 мм. Число капсул 30—100. Число яиц в каждой капсуле от 8 до 10 . . . . . *Pericapsifer pagenstecheri* (Setti, 1897) n. comb. . . . . стр. 618

4 (3). Семенников 180—200. Длина бурсы 0,33—0,37 мм, число капсул 80—90 . . . *Pericapsifer tanganyikae* (Baer, 1933) n. comb. . . . . стр. 620

1. *Pericapsifer pagenstecheri* (Setti, 1897) n. comb.

(рис. 274)

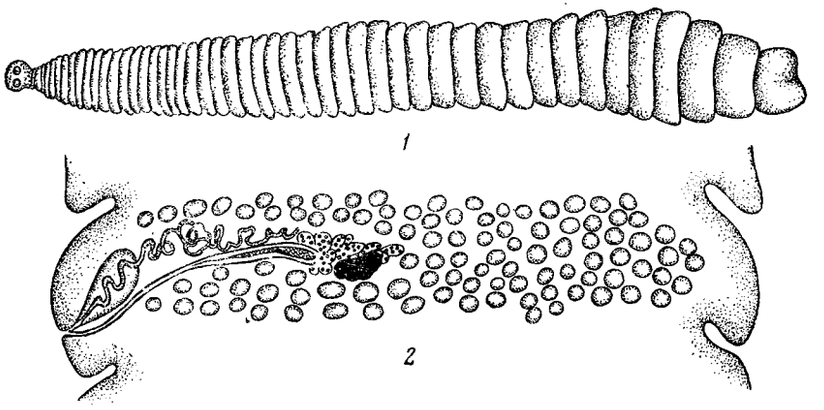
Синонимы: *Anoplocephala pagenstecheri* Setti, 1897; *Inermicapsifer pagenstecheri* (Setti, 1897) Janicki, 1910; *Hyracotaenia procaviae* Beddard, 1912; *Inermicapsifer paronae* Bischoff, 1912; *Inermicapsifer paronae* Bischof f, 1913

Хозяева: даманы — *Procavia capensis* Pall., *P. brucei* Cray.

Места обнаружения: Эритрея и Схоа (Африка).

Историческая справка. Вид был установлен Сетти под именем *Anoplocephala pagenstecheri* Setti, 1897. Яницкий (1910) его перевел в род *Inermicapsifer*, но мы предлагаем считать типом рода *Pericapsifer*, n. gen. В число синонимов этого вида Бэр относит *Hyracotaenia procaviae* Beddard, 1912, и *Inermicapsifer paronae*, который был описан Бишофом как новый вид два раза — в 1912 и 1913 гг.

Описание (по Бишофу, 1912, стр. 753—754; 1913, стр. 237—239). Длина 15—70 мм; наибольшая ширина 3—4 мм. Сколекс 0,55—0,75 мм, отчетливо отделен от стробилы. Присоски 0,23—0,28 мм, глубоко вдавлены в сколекс. Членики вытянуты поперечно. Гермафродитные сегменты имеют 0,91 мм длины и 3 мм ширины, задние — почти квадратные. Половые отверстия локализуются в задней трети членика. Около 40—50 семенников распределены по всей медуллярной паренхиме — впереди, позади и по сторонам от женских гонад, и распределяются в стороны от экскреторных сосудов. Крупная грушевидная бурса цирруса 0,27 мм длины, направлена внутренним концом косо вперед и к средней линии. Семяпровод сильно извивается внутри и особенно за пределами бурсы.



274. Pericapsifer pagenstecheri (Bischoff, 1912) n. comb.

1 — общий вид цестоды; *2* — гермафродитный членик (по Бишофу, 1913)

Женские гонады лежат в среднем поле, возле поральных экскреторных сосудов. Вульва находится вентрально и позади мужского отверстия, вагина пролегает вентрально от бурсы цирруса. Она образует длинный узкий семеприемник. Матка неправильной формы, существует кратковременно. После разрушения матки в каждом членике образуется от 30 до 80 капсул 0,15—0,25 мм в диаметре. Они содержат по 6—10 яиц.

Первые зачатки половых органов видны на расстоянии до 5 мм от сколекса.

Литература: Baer, 1924, 1927a; Bischoff, 1912, 1913.

2. *Pericapsifer norhalli* (Baer, 1924) n. comb.

Синоним: *Inermicapsifer norhalli* Baer, 1924

Хозяева: даманы — *Procavia capensis* Pall., *Procavia* sp.

Географическое распространение: Восточная и Южная Африка.

Описание (по Бэру, 1927a, стр. 155—156). *P. norhalli* является самым маленьким представителем рода. Его размеры составляют всего 4—6 мм в длину и 0,95 мм в ширину. Зрелая стробила состоит всего из 12—15 сегментов. Диаметр сколекса 0,63 мм, ширина присосок 0,23 мм.

Половые поры локализуются в задней половине края члеников. Семенники в количестве 27—30 экземпляров располагаются, как и у *P. pagenstecheri*, по всей медуллярной паренхиме, не только по сторонам и позади, но также и впереди от женских желез.

Бурса цирруса относительно крупная, 0,25 мм длины. Матка эфемерна, быстро разрушается. В зрелых члениках содержится от 16 до 30 капсул, включающих по 5—10 яиц.

Литература: Baer, 1924, 1924a, 1927a.

3. *Pericapsifer tanganyikae* (Baer, 1933) n. comb.

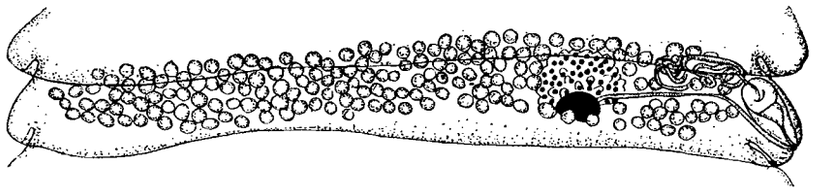
(рис. 275)

Синоним: *Inermicapsifer tanganyikae* Baer, 1933

Хозяин: жиряк — *Procavia landemanni* Brauer.

Место обнаружения: Танганайка.

Описание (по Бэру, 1933, стр. 47—48). Длина тела 15—30 мм, максимальная ширина 5—7 мм. Сколекс 0,9 мм в диаметре, присоски 0,38 мм. Ширина члеников значительно превосходит их длину, но общий вид стробилы сильно варьирует в зависимости от степени сокращения мускулатуры.



275. Pericapsifer tanganyikae (Baer, 1933) n. comb.
Гермафродитный членик (по Бэру, 1933)

Половые отверстия односторонни, располагаются в задней трети латерального края члеников. Сумка цирруса хорошо развита, имеет 0,33—0,37 мм длины и 0,09—0,16 мм толщины. Семепровод образует клубок извилин вне бурсы и несколько петель внутри последней. Циррус не вооружен. От 180 до 200 семенников занимают всю дорзальную часть мозговой перенхимы, за исключением зоны расположения женских половых желез, сильно приближенных к поральному краю членика. Некоторое количество семенников находится и впереди, порально и позади женских гонад. Яичник массивный многолопастный, лежит на половине расстояния между средней линией и краем членика. Компактный желточник располагается позади яичника. Вагина открывается позади отверстия сумки цирруса. Семеприемник отсутствует. Матка распадается. В каждом членике формируется 80—90 паренхиматозных капсул, содержащих по 10 яиц размером 0,038—0,019 мм.

Литература: Baer, 1933.

Род IV. *Thysanotaenia* Beddard, 1911

Историческая справка. Род *Thysanotaenia* был установлен Беддаром (Beddard, 1911) для двух видов цестод — *Thysanotaenia gambianum* Beddard, 1911, и *T. lemuris* Beddard, 1911. Первый вид, как после выяснилось, является синонимом *Inermicapsifer guineensis*, второй долгое время оставался под сомнением. В 1925 г. Бэр, изучив типичные препараты, выразил предположение, что *Thysanotaenia lemuris* является представителем рода *Raillietina*. Позднее Жуайе и Бэр (Joyeux et Baer, 1927) на новых экземплярах *Th. lemuris* подтвердили самостоятельность рода *Thysanotaenia*.

Указанные французские авторы помещают род *Thysanotaenia* в подсем. *Linstowiinae*. На основании сходства в строении половой системы и по наличию паренхиматозных капсул, его мы рассматриваем вместе с родом *Inermicapsifer*, в подсем. *Inermicapsiferinae*.

Диагноз рода (по Бэру, 1927, с нашими изменениями). *Inermicapsiferinae* средних размеров. Половой аппарат одинарный. Половые поры односторонни. Половые протоки проходят дорзально от латеральных экскреторных сосудов и нерва. Женские половые железы располагаются по средней линии. Многочисленные семенники залегают полукругом позади и по сторонам от женских гонад. Семепровод извивается внутри и за пределами бурсы цирруса; семенные пузырьки отсутствуют. Матка возникает в виде поперечной трубки и быстро разрушается. Яйца располагаются в паренхиматозных капсулах, по нескольку штук в каждой.

Взрослые — у приматов и человека.

Типичный вид: *Thysanotaenia lemuris* Beddard, 1911.

К этому же роду мы причисляем *Inermicapsifer cubensis* (Kouri, 1938).

Определительная таблица видов рода *Thysanotaenia*

1 (2). Длина тела до 100 мм. Семенников 120—130. Бурса цирруса 0,87 мм длины. Паразиты лемуров острова Мадагаскар . . . . . *Thysanotaenia lemuris* Beddard, 1911 . . . . . стр. 621

2 (1). Длина тела около 0,5 м. Семенников 33—49. Бурса цирруса 0,15 мм длины. У человека острова Куба . . . . . *Thysanotaenia cubensis* (Kouri, 1938) n. comb. . . . . стр. 623

1. *Thysanotaenia lemuris* Beddard, 1911.

(рис. 276, 277)

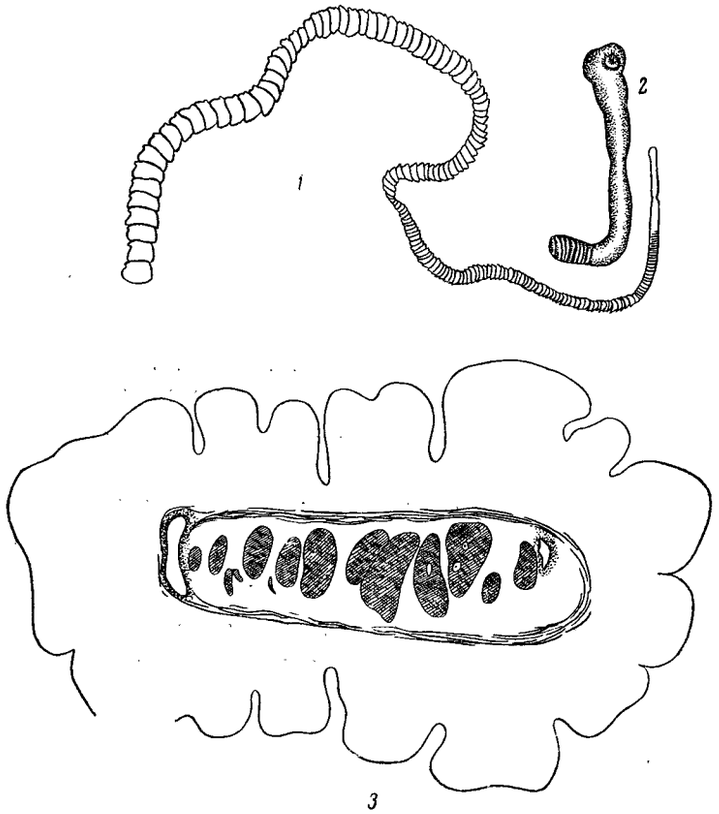
Хозяева: лемуры — *Lemur varius* I. Geoff., *Lemur macao* L., *Lemur* sp.

Описание (по Беддару, 1911, стр. 994—1002 и Baer, 1927, стр. 186—187). Длина 60—227 мм, максимальная ширина достигает 5 мм. Сколекс весьма изменчив по форме, более или менее сферический, 0,72—0,95 мм в диаметре. Овальные присоски 0,30—0,35 мм. Сегменты краспедотного типа. Шейка 2—3 мм длины. Молодые членики вытянуты поперечно; в середине стробилы они становятся почти квадратными; зрелые сегменты слегка вытянуты в продольном направлении. Продольная мускулатура представлена в беспорядке разбросанными изолированными волокнами, которые имеют тенденцию группироваться по 2—4 в пучки возле границы медуллярной паренхимы. Поперечные и дорзо-вентральные волокна тонкие, но многочисленные.

Экскреторная система представлена двумя широкими вентральными сосудами, соединенными в задней части каждого членика поперечной комиссурой, и парой более узких дорзальных, связанных между собою сложной сетью вторичных канальцев. Известковые тельца особенно многочисленны в передней части тела.

Односторонние половые отверстия открываются на вершине тонких, сильно выступающих половых сосочков, расположенных ближе к переднему краю членика. Половые протоки пролегают дорзально от экскреторных сосудов и нерва. Женские и мужские половые железы оккупируют две задних трети членика. 120—130 семенников располагаются в один слой позади и по бокам от женских половых желез, занимающих середину членика, и не заходят кпереди дальше передних границ яичника. По бокам и позади они в своем распространении ограничены прохождением экскреторных сосудов. Семевыносящие канальцы образуют сложную сеть. Семепровод очень длинный, описывает многочисленные ветви, окружен-

ные простатическими клетками. После проникновения в бурсу цирруса он переходит в извитой расширенный канал, заменяющий собою семенной пузырек. Бурса цирруса грушевидная, мускулистая, размером 0,87 × 0,12 мм. Циррус вооружен шипиками.

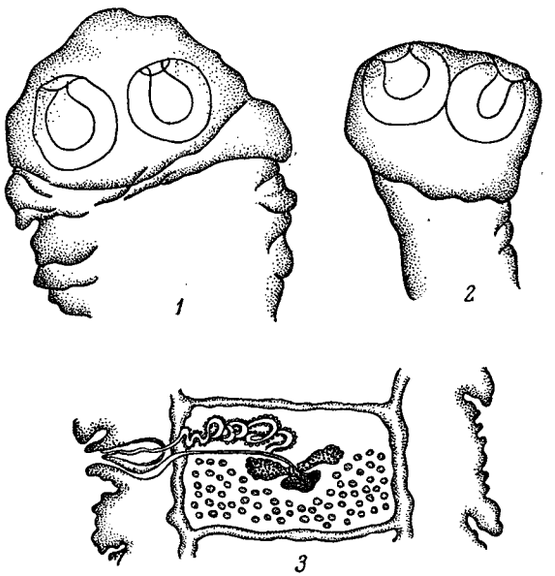


276. Thysanotaenia lemuris Beddard, 1911

1 — вид тотально; *2* — сколекс с шейкой; *3* — поперечный разрез зрелого членика (по Беддару, 1911)

Яичник состоит из двух резко лопастных крыльев. Почковидный желточник располагается позади мостика, соединяющего крылья яичника. Вагина имеет вид почти прямой трубки, открывающейся позади и вентрально от мужского отверстия. Дистальная часть ее расширена, стенка покрыта железистыми клетками, а изнутри усажена ресничками. Дальше кнутри, приблизительно на уровне пересечения с экскреторными сосудами, она резко суживается и, сохраняя одинаковый диаметр, направляется к мостику яичника. Дистальное расширение вагины, представляющее собой копулятивный ее участок, было принято Беддаром за семеприемник. Настоящий семеприемник у этого вида не описан (видимо, отсутствует.—*А. С.*).

По описанию Жуайе и Бэра (1927), матка эфемерна; она появляется в виде поперечной трубки и быстро распадается на паренхиматозные капсулы, подобные капсулам *Inermicapsifer*. Однако Беддар (1911) доказал на гистологических срезах, что матка, если только она вообще существует, совершенно разрушается и яйца на ранних стадиях развития распространяются в толще медуллярной паренхимы. Вокруг небольших групп яиц вскоре начинается конденсация паренхимы, подобно тому, как это имеет место у *Inermicapsifer guineensis*, но у последнего описанный процесс выражен более отчетливо.



277. Thysanotaenia lemuris Beddard, 1911

1—2 — сколексы; *3* — гермафродитный членик (по Бэру, 1927)

В зрелых члениках содержится значительное количество тесно сближенных капсул размером 0,3 × 0,15 мм, которые занимают мозговую паренхиму, но не выходят в стороны за пределы экскреторных сосудов. В каждой капсуле содержится 5—6 яиц 0,060 мм в диаметре, окруженных толстым слоем уплотненной паренхимы, которая образует четко разграниченные два слоя стенки капсулы — мозговой и кортикальный. Капсулы располагаются в один слой, причем в одном поперечном срезе через членик видно от 13 до 16 капсул.

Литература: Baer, 1925, 1927a; Beddard, 1911; Joyeux et Baer, 1927.

2. *Thysanotaenia cubensis* (Kouri, 1938) n. comb.

Синонимы: *Raillietina* sp. Korri et Doval, 1938; *Raillietina cubensis* Kouri, 1938; *Inermicapsifer cubensis* (Kouri, 1938), Kouri, 1943

В число синонимов этого вида включают также *Raillietina* (*R.*) *kouridovali* Dollfus, 1940; *Raillietina loechesalavezi* Dollfus, 1938; *Inermicapsifer* sp. Kouri, 1940.

Хозяин: человек — *Homo sapiens* L.

Место обнаружения: остров Куба, Чили (Южная Америка).

Интенсивность инвазии: от 1 до 3 экземпляров.

Историческая справка. Систематическое положение этого интересного паразита человека на протяжении 10 лет после его открытия многократно менялось. Автор вида его отнес первоначально к роду *Raillietina* (сем. *Davaineidae*), затем к роду *Inermicapsifer* (сем. *Anoplocephalidae* и подсем. *Linstowiinae*).

По признаку распадения матки и образования паренхиматозных капсул мы его помещаем в подсем. *Inermicapsiferinae*.

Иностранные авторы этот вид цепней именуют как *Inermicapsifer cubensis*. Обнаружение *Inermicapsifer* — типичного паразита африканских даманов и мышевидных грызунов в Западном полушарии, да еще у человека, нам казалось совершенно парадоксальным.

Подробный зоогеографический анализ распространения представителей семейства *Linstowiidae* первое время не давал ключа к решению вопроса, но подсказывал, что имеющиеся в нашем распоряжении данные содержат скрытую ошибку, так как жиряки в Новом Свете не водятся, а у грызунов и копытных, которые могли бы служить хозяином представителей рода *Inermicapsifer* в Западном полушарии, эти паразиты там найдены не были.

Всматриваясь в топографию половых желез, мы приходим к убеждению, что *I. cubensis* не может быть отнесен к роду *Inermicapsifer* и находит себе место в составе рода *Thysanotaenia*.

Таким образом, род *Thysanotaenia* имеет двух известных ныне представителей. Один из них (*Th. lemuris*) обитает у полуобезьян Восточного полушария, другой (*Th. cubensis*) у человека Западного полушария.

То обстоятельство, что *Thysanotaenia cubensis* очень легко изгоняется из организма человека при простом введении слабительного (касторового масла и др.), наводит на мысль, что эта цестода не является облигатным паразитом человека и что на острове Куба или на американском континенте имеется другой дефинитивный хозяин.

В литературе зарегистрировано до сотни случаев нахождения *Th. cubensis* у человека: большинство из них выпадает на возрастную группу детей от 1 до 5 лет. Во всех случаях носителями *Thysanotaenia* были лица европейского происхождения. Поскольку в Европе указанный цестодоз совершенно не встречается, можно с большой вероятностью предполагать, что он не завезен в Америку из Европы или Африки, а источником заражения являются местные позвоночные, в частности обезьяны. Однако *Th. cubensis* не является чисто случайным паразитом человека, поскольку у одного пациента фрагменты гельминта выделялись в течение 6 лет.

О п и с а н и е (по Коури и Раппопорту, 1940, стр. 179—180). Длина тела червя 270—420 мм, стробила состоит из 310—368 члеников. Сколекс имеет около 0,63 мм в длину и 0,61 мм в ширину. Присоски 0,150 мм глубины и 0,185 мм в диаметре. Шейка около 3 мм длины. Сегменты краспедотного типа, молодые и развитые гермафродитные вытянуты в поперечном направлении. Отношение длины к ширине члеников в средней части стробилы приблизительно равно 1,5—2,3. Зрелые сегменты, уже отделившиеся от стробилы, вытянуты продольно. Они имеют 3—3,75 мм в длину и 1—2 мм в ширину, расширены к заднему концу.

Половые отверстия односторонни, открываются в середине бокового края зрелых члеников. Женские половые железы располагаются в середине проглоттид; с боков и сзади их полукругом облегают семенники, которые в основной массе залегают по сторонам от женских гонад. В каждом членике насчитывается по 33—49 семенников, причем апорально от яичника лежит на 5 семенников больше, чем в поральной подгруппе, которая доходит кпереди только до линии прохождения вагины. Размер семенников 0,065—0,072 мм. Бурса цирруса около 0,15 мм длины и 0,075 мм толщины. Длинный семепровод образует извилины как до вхождения в бурсу цирруса, так и после. Циррус часто бывает виден в вытянутом состоянии.

Зрелые членики содержат от 48 до 175 паренхиматозных капсул, сильно варьирующих по величине и форме. Стенка их, судя по рисунку, состоит из двух различных слоев клеток, т. е. имеет сходное строение со стенкой капсул *Thysanotaenia lemuris*. Размер яиц 0,055×0,049 мм, онкосферы 0,022×0,019 мм, длина эмбриональных крючьев 0,006 мм.

Л и т е р а т у р а: Gradwohl, 1943; Kouri, 1943, 1944; Kouri et Rappoport, 1940.

СЕМЕЙСТВО *CATENOTAENIIDAE* SPASSKY, 1950

Семейство *Catenotaeniidae* мы устанавливаем для группы цестод (роды: *Catenotaenia* и *Skrjabinotaenia*), которые совмещают в себе признаки аноплоцефалид, тениид и ихтиотениид. Они имеют матку тениидного типа, состоящую из продольного ствола с боковыми ветвями. Наличие апикальной присоски, которая возникает на стадии лярвоцисты, но исчезает в имагинальной стадии, а также своеобразное строение яичника, дающего на поперечном срезе Х-образную картину, говорит о возможной связи катенотениид с паразитами рыб и рептилий сем. *Ichtyotaeniidae*. Наконец, по отсутствию хоботка с крючьями, по расположению половых желез, по строению мускулатуры и выделительной системы стробилы, а также по экологическому признаку (обитание в личиночной стадии в полости тела клещей, а в половозрелой стадии — в кишечнике грызунов) катенотениды столь значительно приближаются к аноплоцефалидам, что французские авторы Жуайе и Бэр, 1945, помещают род *Catenotaenia* в подсем. *Anoplocephalinae*.

Из работ советских авторов, посвященных систематике рода *Catenotaenia* и опубликованных после сообщения Жуайе и Бэра, 1944, 1945, следует отметить работу К. С. Ахумян, 1946: «К перестройке систематики цестод рода *Catenotaenia* Janicki, 1904».

Рассматривая род *Catenotaenia* в составе сем. *Taeniidae*, Ахумян разделила его на три самсстоятельных рода: 1) род *Catenotaenia* Janicki, 1904, в составе *C. pusilla* (Goeze, 1782) Janicki, 1904, *C. dendritica* (Goeze, 1782) Janicki, 1904, *C. lobata* Baer, 1925, и *C. rhombomidis* Schulz et Landa, 1934; 2) род *Mathevotaenia* Akhumian, 1945, с единственным видом *M. symmetrica* (Baylis, 1927) Akhumian, 1946, и 3) род *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946, с одним видом *S. oranensis* (Joyeux et Foley, 1930) Akhumian, 1946. Два последние рода она вынесла в отдельное подсемейство тениид — *Mathevotaeniinae* Akhumian, 1946, полагая, что матка у них первоначально имеет тениидное строение, а затем распадается на капсулы. Род *Catenotaenia* вместе с истинными тенидами, по системе Ахумян, отошел в подсем. *Taeniinae* Perrier, 1897.

Списав подсем. *Mathevotaeniinae* в синонимы подсем. *Linstowiinae* (стр. 508), мы выделяем из его состава род *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946, и вновь сближаем с родом *Catenotaenia*, не нарушая, однако, его самостоятельности.

Роды *Catenotaenia* и *Skrjabinotaenia* Ахумян поместила в разные подсемейства тениид на том основании, что у *Catenotaenia oranensis* Joyeux et Foley, 1930 (тип рода *Skrjabinotaenia*), матка будто бы распадается на капсулы, а у *C. pusilla* (тип рода *Catenotaenia*) не распадается. Однако в первоописании *C. oranensis* нет прямого указания о распадении матки

на капсулы. Авторы вида в туманной форме отмечают, что на последних стадиях развития ветви матки утолщаются и в последних члениках представляют скопление вместилищ, наполненных яйцами. Если даже допустить, что у *Skrjabinotaenia oranensis* действительно образуются замкнутые капсулы, то в этом случае исходным типом матки *Skrjabinotaenia* будет служить опять-таки тип матки *Catenotaenia*. Поэтому род *Skrjabinotaenia* мы помещаем в одну группу с родом *Catenotaenia*.

Причисление рода *Catenotaenia* к сем. *Dilepididae*, как это делают некоторые иностранные авторы, также не имеет достаточных оснований, хотя бы потому, что типичные дилепидиды несут на сколексе хоботок, вооруженный крючьями, или же его рудимент; лярвоциста дилепидид, согласно Жуайе и Бэру, 1936, относится к типу цистицеркоида, а лярвоцисты катенотении — к типу мероцеркоида.

Равным образом, род *Catenotaenia* не может быть отнесен к семейству тениид, что подтверждается следующими соображениями.

1. Тениды в типичной форме — цестоды вооруженные. Отсутствие хоботка у *Taeniarhynchus saginatus* — явление вторичного порядка и представляет результат редукции. Предки *Taeniarhynchus*, вероятно, обладали хоботком и крючьями, о чем свидетельствует наличие рудимента хоботка в апикальной части сколекса *T. saginatus*.

У другой невооруженной цестоды сем. *Taeniidae* — *Insinuarotaenia schikhobalovi* Spassky, 1948, обнаруженной нами у барсука Западной Сибири, сохранилось развитое хоботное влагалище, превращенное в особый мышечный так называемый «таранный» орган.

2. По топографии половых желез *Catenotaenia* также не имеет сходства с родом *Taenia*. У последнего семенники располагаются преимущественно впереди женских половых желез, прижатых к задней стенке членика, тогда как у *Catenotaenia* женские половые железы залегают в передней части среднего поля, а семенники заполняют его заднюю половину.

3. Сама структура женских половых желез *Catenotaenia* весьма своеобразна (см. рис. 279—287).

4. Отмеченное выше сходство с тениидами в строении матки не подкрепляется данными о строении других систем и органов и, повидимому, может служить одним из примеров конвергенции в развитии полового аппарата цестод.

Для установления филогенетических связей между организмами недостаточно отметить морфологическое сходство финальных стадий онтогенеза. Прежде всего необходимо проследить историю развития систем и органов. Развитие матки *Catenotaenia* совершается особым образом. У родов *Taenia, Taeniarhynchus, Insinuarotaenia* продольный ствол матки закладывается целиком впереди от женских половых желез. Наоборот, у *Catenotaenia pusilla* закладывающаяся матка располагается между лопастями яичника, причем задняя половина продольного ствола направляется каудально от точки впадения маточного протока.

5. Образование слепых карманов и ветвей матки в разных группах цепней, повидимому, связано с наличием в медуллярной паренхиме вертикальных мышечных волокон, препятствующих равномерному разрастанию маточной трубки.

У многих аноплоцефалид, имеющих трубчатую матку (роды *Cittotaenia, Paranoplocephala, Bertiella* и др.), увеличение диаметра трубки всегда сопровождается образованием боковых карманов или ветвей, между которыми вклиниваются пучки дорзо-вентральных волокон. Направление этих отростков определяется ориентацией основного ствола матки в отношении продольной оси стробилы. Это последнее, в свою очередь, связано с формой проглоттид. У цестод подсем. *Anoplocephalinae* гермафродитные членики почти всегда вытянуты поперечно, и трубчатая матка обычно также располагается в поперечном направлении. Наоборот, у *Catenotaeniidae* членики сильно вытянуты по продольной оси; в связи с этим матка у них располагается продольно; дивертикулы матки в первом случае отходят в продольном, а во втором — в поперечном направлении.

6. Промежуточным хозяином тениид служат различные позвоночные, тогда как *Catenotaenia* развивается с прохождением стадии лярвоцисты в полости тела беспозвоночных (клещи).

7. Окончательными хозяевами тениид являются плотоядные млекопитающие, дневные хищные птицы и человек; у катенотениид в списке дефинитивных хозяев означены только травоядные (грызуны).

8. Лярвоцисты тениид построены по типу цистицерка. У *Catenotaenia pusilla*, по данным Жуайе и Бэра, 1945, промежуточным хозяином является тироглифидный клещ, в котором развивается лярвоциста особого типа (мероцеркоид).

Приведенные соображения говорят о несовместимости родов *Catenotaenia* и *Skrjabinotaenia* с представителями тениид и дилепидид и одновременно свидетельствуют о некотором сходстве их с аноплоцефалидами. Однако строение упомянутых цепней весьма своеобразно. Поэтому мы, в отличие от французских авторов, относящих род *Catenotaenia* к подсем. *Anoplocephalinae*, в 1949 г., еще не имея данных о цикле развития *Catenotaenia*, создали особое подсем. *Catenotaeniinae* Spassky, 1949, с типичным родом *Catenotaenia*, которое временно поместили в сем. *Anoplocephalidae*. Позднее (1950), учитывая особенности строения лярвоцисты, для этой группы цепней мы создали особое семейство *Catenotaeniidae* Spassky, 1950, которое условно помещаем в надсемейство *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949.

Диагноз сем. *Catenotaeniidae* Spassky, 1950. *Anoplocephaloidea* небольших или средних размеров. Сколекс лишен хоботка и крючьев. У взрослых особей сколекс снабжен четырьмя присосками без мышечных придатков, но у лярвоцист имеется апикальная присоска, которая редуцируется в постлярвальный период. Стробила краспедотного типа, сильно уплощена. Гермафродитные и зрелые членики чаще вытянуты в продольном направлении или почти квадратны. Сосуды выделительной системы могут иметь боковые ответвления.

Половой аппарат у всех известных представителей семейства непарный. Семенники многочисленны, залегают позади или по сторонам от женских половых желез. Обособленные семенные пузырьки отсутствуют. Женские половые железы асимметричного лопастного строения. Вагина образует четко ограниченный семеприемник.

Матка в виде продольного ствола с боковыми ветвями. Взрослые в кишечнике грызунов. Лярвоциста типа мероцеркоида, обладает апикальной присоской и развивается в организме беспозвоночных (тироглифидные клещи).

Типичный род: *Catenotaenia* Janicki, 1904.

Второй род: *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946.

Определительная таблица родов семейства *Catenotaeniidae*

1 (2). Семенники располагаются позади женских половых желез в одном непрерывном поле . . . . . род *Catenotaenia* Janicki, 1904 . . . . . стр. 628

2 (1). Семенники располагаются в боковых участках членика в две обособленные группы, разделенные женскими половыми железами . . . . . род *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946 . . . . . стр. 644

Род I. *Catenotaenia* Janicki, 1904

Историческая справка. Род *Catenotaenia* установлен Яницким (1904) для двух видов цестод грызунов: *Taenia pusilla* Goeze, 1782, и *T. dendritica* Goeze, 1782. В 1925 г. Бэр описал третий вид рода — *C. lobata*. В последующие годы этот список пополняется еще восьмью видами; из них в состав рода *Catenotaenia* сохранилось только четыре: *C. rhombomidis* Schulz et Landa, 1934, *C. geosciuri* Ortlepp, 1938, *C. cricetorum* Kirschenblatt, 1949, и *C. linsdalei* McIntosh, 1941; другие виды — *C. capensis* Ortlepp, 1940, *C. symmetrica* Baylis, 1927, *C. lobata* Baer, 1925, *C. oranensis* Joyeux et Foley, 1930, *C. ris* Yamaguti, 1942, переведены в иные роды или же сведены в синонимы. Таким образом, названный род теперь содержит шесть видов.

Положение рода *Catenotaenia* в системе цестод, как уже было отмечено, многократно менялось. Большинство авторов его включает или в сем. *Dilepididae* или в сем. *Taeniidae*. Жуайе и Бэр (1945) его относят к подсем. *Anoplocephalinae* (сем. *Anoplocephalidae*). Мы его избрали типичным родом сем. *Catenotaeniidae* Spassky, 1950.

Иностранные авторы помещают в род *Catenotaenia* всех цестод грызунов с маткой тениидного типа. Однако катенотениид, семенники которых располагаются в две латеральных группы, мы считаем возможным рассматривать в составе рода *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946. В связи с этим из состава рода *Catenotaenia*, помимо *C. oranensis* выбывают еще *C. capensis* Ortlepp и *C. lobata* Baer.

Изменение взгляда на систематику рода *Catenotaenia*, приведшее к изменению его видового состава, влечет за собой и перестройку родового диагноза.

Жуайе и Бэр (1945) предлагает следующую формулировку диагноза рода *Catenotaenia*.

«Аноплоцефалины, сколекс которых у молодых червей несет апикальную присоску, исчезающую у половозрелых. Экскреторная система может иметь вторичные ответвления и аностомозы.

Половые отверстия неправильно чередуются. Половые протоки проходят обычно дорзально от экскреторных сосудов. Наружный и внутренний семенные пузырьки отсутствуют. Вагина окружена оболочкой, состоящей из железистых клеток, иногда сильно вытянута и изогнута, оканчивается семенным пузырьком. Семенники позади, реже по бокам от женских половых желез. Яичник сильно разветвлен; он образует две крупных доли: одну — вентральную и другую — дорзальную. Желточник, равным образом, разветвлен, располагается в поральной половине сегмента. Матка при своем возникновении образует медианный ствол с боковыми ветвями. Яйца мелкие, без грушевидного аппарата. Личинка: мероцеркоид у клещей. Взрослые — у грызунов.

Типичный вид: *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782)».

Мы предлагаем следующий диагноз рода *Catenotaenia*.

Диагноз. *Catenotaeniidae* средних размеров. Гермафродитные и зрелые членики обычно вытянуты в продольном направлении. Экскреторная система представлена двумя или несколькими парами продольных экскреторных стволов. Половой аппарат одинарный, половые отверстия чередуются. Семенники многочисленны, располагаются позади женских половых желез, имеющих асимметричное строение. У типичного вида обособленные семенные пузырьки отсутствуют, семепровод внутри и за пределами бурсы цирруса образует серию петель и извилин. Яичник состоит из многочисленных длинных лопастей, основная масса которых располагается апорально от анатомического центра органа. Желточник смещен в поральную сторону от середины яичника. Копулятивный отдел вагины и семеприемник четко обособлены. Медианный ствол матки тянется почти во всю длину членика. От него в обе стороны отходят длинные ветви, заполняющие все среднее поле данного сегмента.

Взрослые у грызунов. Личинки-цисты типа мероцеркоида в полости тела клещей сем. *Tyroglyphidae*.

Типичный вид: *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Определительная таблица видов рода *Catenotaenia*

1 (2). Семенников более 400. У грызунов Туркмении . . . . . *Catenotaenia rhombomydis* Schulz et Landa, 1934 . . . . . стр. 642
2 (1). Семенников не более 300.
3 (4). Семенники разделены на две латеральные группы узким продольным пространством, свободным от половых желез. У грызунов Европы, Африки *Catenotaenia dendritica* (Goeze, 1782) Janicki, 1904 . . . . . стр. 636
4 (3). Семенники не распределяются на две группы.
5 (6). Семенников не более 100 . . . . . *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) Janicki, 1904 . . . . . стр. 629
6 (5). Семенников более ста.
7 (10). Семенников не более 150.
8 (9). Паразиты грызунов Палеарктики. Бурса цирруса 0,230 мм длины. Число первичных ветвей матки 20—24 с каждой стороны основного ствола. Яйца 0,014—0,016 мм . . . . . *Catenotaenia cricetorum* Kirschenblatt, 1949 . . . . . стр. 633
9 (8). Паразиты грызунов Неоарктики (США). Бурса цирруса 0,127 — 0,170 мм длины *Catenotaenia linsdalei* McIntosh, 1941 . . . . . стр. 642
10 (7). Семенников 200—230. Бурса цирруса 0,20—0,25 мм длины, число первичных боковых ветвей матки с каждой стороны основного ствола около 40. Яйца 0,023—0,025 мм, у грызунов Эфиопской области . . . . . *Catenotaenia geosciuri* Ortlepp, 1938 . . . . . стр. 639

1. *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) Janicki, 1904

(рис. 16, 74, 85, 86, 87, 278, 279, 280, 281)

Синонимы: *Taenia pusilla* Goeze, 1782; *Alyselminthus pusillus* (Goeze, 1782) Zeder, 1800; *Halysis pusilla* (Goeze, 1782) Zeder, 1803; *Cladotaenia pusilla* (Goeze, 1782) Zeder, 1803.

Хозяева дефинитивные: мыши — *Musmusculus* L., *M. musculus abboti* Waterh, *Mus wageneri albellus* Kishida; крысы — *Rattus rattus* L., *Rattus norvegicus* Erxl.; лесные мыши — *Apodemus sylvaticus* (L.), *Clethrionomys glareolus* Schreb.; полевки — *Microtus arvalis* Pall., *M. agrestis* L., соня-полчок — *Glis glis* L. (?).

Рауш (Rausch, 1948) в списке окончательных хозяев указывает также два вида североамериканских беличьих (*Sciuridae*) — *Sciurus niger rufiventer* Geoff. и *Glaucomys sabrinus macrotis* Mearns. Нам представляется весьма вероятным, что паразиты этих хозяев относятся к особому виду катенотении.

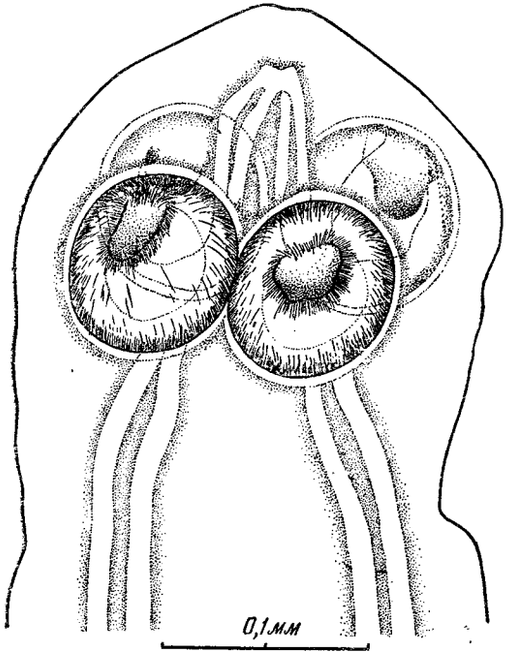
Промежуточные хозяева: тироглифидные клещи — *Glyciphagus domesticus* (de Geer.).

Локализация: в организме окончательного хозяина — тонкий кишечник; в организме промежуточного хозяина — полость тела.

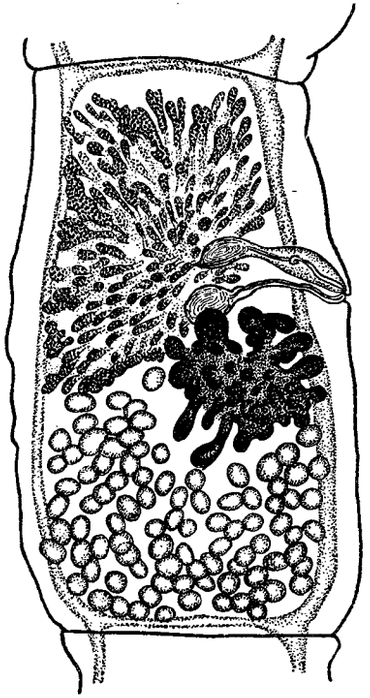
Географическое распространение: Европа, Африка, Япония, Северная Америка. В СССР — Московская обл., Горьковская обл., Казань, Краснодар, Украина, Крым, Кавказ, Средняя Азия, Казахстан.

Степень инвазии домовых мышей составляет, по данным Подъяпольской, для Московской области — 2%; по Сондак (1941), для Средней Азии — около 3%, по Исайчикову, для г. Керчи — 20%, по Динник и Каменеву, для мышей Краснодара — до 24%.

Интенсивность инвазии, по Динник и Каменеву, для мышей г. Краснодара может достигать 40 экземпляров.



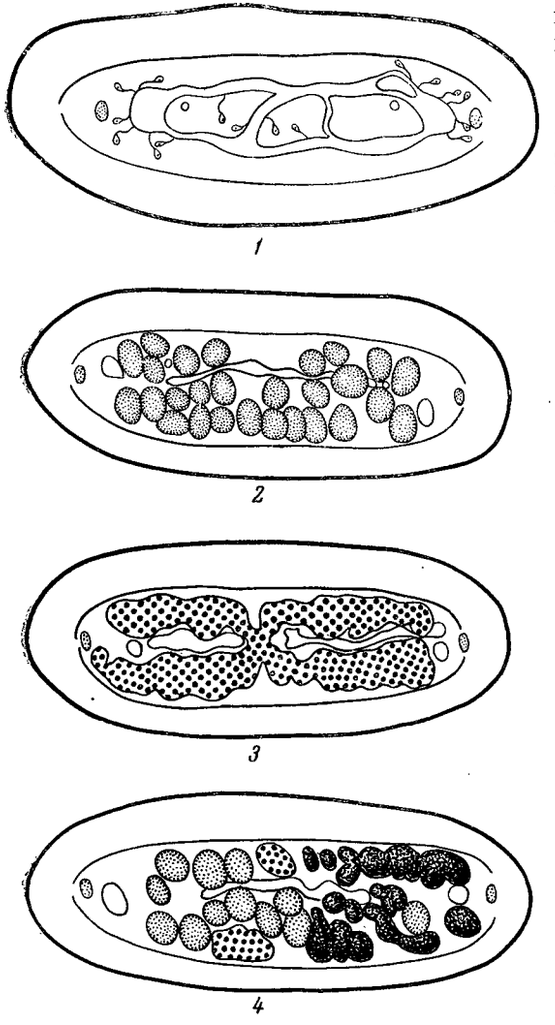
278. Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782)
Сколекс (оригинал)



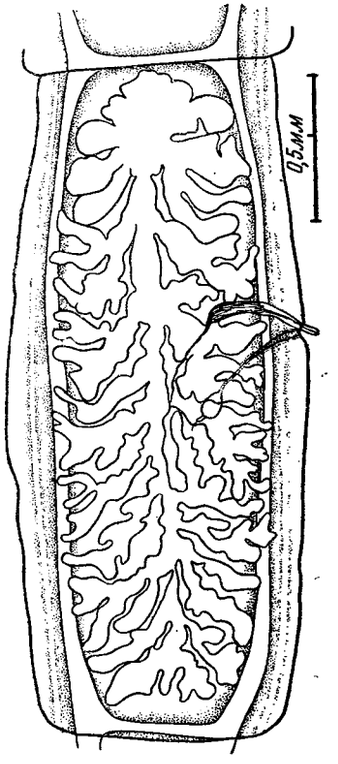
279. Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782)
Гермафродитный членик (клубок извилин семепровода изображен в виде пузырька) (по Ахумян, 1946)

Описание (по экземплярам от *Mus musculus* Московской, Сталинградской обл., Украины и Кубани). Длина зрелых экземпляров достигает 130 мм, наибольшая ширина 1,0—1,5 мм. По данным Жуайе и Бэра, размеры тела могут достигать 160 мм в длину и 1,65 мм в ширину. Миниатюрный округлый сколекс 0,23—0,40 мм ширины, слегка сдавлен по вертикальной оси. Почти сферические присоски 0,080—0,170 мм в диаметре, располагаются на небольших выступах сколекса. У молодых экземпляров на вершине сколекса, по данным Жуайе и Бэра, еще заметны остатки апикальной присоски. Имеется шейка, достигающая при вытяжении 2 мм длины.

Стробила относительно узкая, содержит около сотни члеников краспедотного типа с коротким парусом, четко отграниченных друг от друга. Передний край сегментов несколько уже заднего. Молодые членики вытянуты в поперечном направлении, 0,070—0,140×0,280—0,420 мм, развитые гермафродитные квадратны или несколько вытянуты в продольном направлении, 0,9—1,2 мм ширины с выпуклыми боковыми краями. Зрелые сегменты напоминают зрелые членики *Dipylidium caninum* и достигают 5 мм длины при ширине 1,0—1,5 мм.



280. Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782)
Поперечные срезы гермафродитного членика: *1* — на уровне поперечного канала (канал двойной, с анастомозами); *2* — на уровне расположения семенников; *3* — в области расположения яичника; *4* — на уровне расположения желточника (по Жуайе и Бэру, 1945)



281. Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782)
Зрелый членик (оригинал)

Экскреторная система представлена двумя парами продольных стволов, проходящих на расстоянии 0,06—0,12 мм от края стробилы. Вентральные сосуды могут достигать 0,14 мм в диаметре (чаще 0,025—0,030 мм), в задней части каждого членика они соединяются поперечным каналом. В сколексе все четыре канала сливаются между собой; порядок слияния

не изучался; при рассмотрении тотального препарата в одном случае была видна картина, изображенная на прилагаемом рисунке.

Половой аппарат одинарный, половые отверстия неправильно чередуются, открываясь на границе передней и средней трети бокового края каждого членика. У изученных нами экземпляров, добытых в разных широтах европейской части Союза, мужские гонады представлены 120—150 округлыми семенниками, занимающими всю заднюю половину среднего поля. Жуайе и Бэр (1936) насчитывают в члениках *C. pusilla* с территории Франции лишь по 70 семенников, что вдвое меньше цифры, установленной нами. Ахумян (1946, диссертация) для цестод мышевидных грызунов Армении отмечает наличие 70—94 семенников. Эти цифры, повидимому, занижены, так как у домовой мыши, подверженной постоянному переселению, мы не ожидаем видеть географические разновидности *C. pusilla*. Развитые семенники в одних стробилах имеют 0,04, в других 0,10 мм в диаметре. Они располагаются в 2—3 слоя во всю ширину среднего поля. В апоральной половине членика семенники доходят кпереди до уровня середины или переднего края желточника; в поральной половине они оттеснены желточником назад. Вся передняя половина среднего поля заполнена женскими половыми железами. Бурса цирруса размером 0,15—0,20 мм × 0,07—0,10 мм, имеет вид тонкостенного овального мешочка, достигающего или слегка пересекающего линию экскреторных сосудов. Она содержит спирально изогнутый семепровод, переходящий в очень узкий канал цирруса. Высунутый циррус не вооружен, 0,03—0,04 мм толщины. За пределами бурсы семепровод образует многочисленные петли, окруженные железистыми клетками. Наружный семенной пузырек отсутствует. Клубок извилин семепровода, окруженных плотным слоем простатических клеток, некоторые авторы принимают за наружный семенной пузырек (см. рисунок 279).

Сильно разветвленный яичник состоит из очень многочисленных длинных пальцевидных долек, имеющих до 0,49 мм длины. Проксимальные концы долей соединяются по 2—3 штуки; общие канальцы вливаются в небольшой центральный резервуар, расположенный порально от средней линии. Доли отходят от него во все стороны (порально, вперед, апорально и назад), за исключением задне-порального сектора, где находится лопастный желточник неопределенных очертаний, имеющий 0,28 мм ширины. Копулятивная часть вагины имеет вид прямой толстостенной трубки 0,21—0,38 мм длины, т. е. вдвое длиннее бурсы цирруса, и располагается несколько косо позади бурсы. Она одета снаружи слоем железистых клеток. Средняя проводящая часть очень короткая (практически отсутствует). Четко ограниченный шаровидный или овальный семеприемник расположен порально от средней линии, между яичником и желточником (яичник находится впереди, желточник — позади семеприемника). Еще до заполнения спермой он имеет вид небольшого пузыря 0,03 мм в диаметре. При наполнении его диаметр достигает 0,160 мм. В медиальном направлении от него отходит узкий короткий проток. Вульва располагается непосредственно позади отверстия бурсы цирруса на дне половой клоаки, которая имеет вид небольшой ямки глубиною около 0,03 мм.

Матка закладывается в виде продольного клеточного тяжа, расположенного по средней линии стробилы, вентрально от яичника. Ее передний конец достигает границы членика, задний первое время оканчивается на значительном расстоянии от заднего конца проглоттиды. На стадии продольной трубки она простирается уже во всю длину сегмента. Развитая матка «тениидного» типа в виде продольного ствола, от которого в обе стороны отходит по 10—13 ветвящихся боковых отростков (ветви первого порядка).

Зрелые яйца весьма своеобразного строения. При рассмотрении в воде или в глицерине под иммерсией свеже выделенных из зрелого уже оторгнутого членика яиц можно видеть следующее. Снаружи яйцо имеет бесцветную тонкую, но двуконтурную оболочку овальной конфигурации с уплощением на одном из полюсов, который прикрыт прозрачным колпачком, состоящим из гомогенной массы, слабо преломляющей свет. Под наружной оболочкой находится тонкая зернистая оболочка, которая содержит включения, повидимому, липоидной природы. Внутри этих оболочек отчетливо различима продолговатая эмбриофора с полярными утолщениями, из которых одно очень сильно развито, от его вершины отходят тонкие длинные нити. Второе утолщение помещается на противоположном полюсе эмбриофоры. Оно развито в несколько раз слабее и у многих яиц вообще не было обнаружено. Характерно, что хорошо развитый конический придаток всегда обращен в сторону уплощения наружной оболочки яйца. Создается впечатление, что с помощью этого придатка эмбриофора как бы подвешена к оболочке яйца. В целом эмбриофора представляет собой грушевидное тело 0,022—0,028 мм длины и 0,012—0,013 мм ширины, содержащее небольшую, снабженную шестью мелкими крючьями онкосферу 0,009—0,012 мм в диаметре. Наружная оболочка яйца 0,028—0,038 × 0,012—0,022 мм, при измерении без колпачка, который имеет 0,006 мм высоты. Длина яйца с колпачком составляет 0,034—0,044 мм. Назначение и происхождение колпачка не изучено.

Литература: Ахумян, 1945, 1946; Динник и Каменев, 1937; Исайчиков, 1924; Калантарян, 1926; Киршенблат, 1938; Подъяпольская, 1924; Прендель, 1928; Смирновский, 1924; Сондак, 1941; Фуникова, 1941; Bellincham, 1844; Baylis, 1927; Cobbold, 1861; Dujardin, 1845; Elton, 1931; Galli-Valerio, 1940; Goeze, 1782; Harkema, 1936; Janicki, 1904, 1906; Joyeux et Baer, 1936, 1945; Lzope-Neyra, 1944; Lühe, 1910; Meggitt, 1930; Oldham, 1931; Palais, 1936; Rausch, 1948; Southwell et Lake, 1939; Yamaguti, 1935.

2. *Catenotaenia cricetorum* Kirschenblatt, 1949

(рис. 282)

Хозяева: закавказский хомяк — *Mesocricetus auratus brandti* Nehr. и краснохвостая песчанка — *Pollasiomys erythrourus* Gray.

Локализация: тонкие кишки.

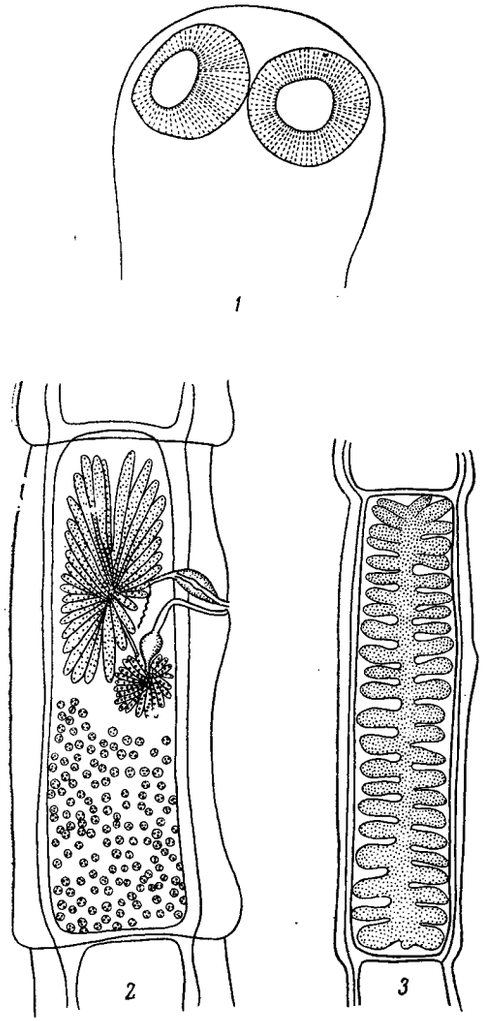
Географическое распространение: СССР — Армения, Грузия.

Описание (по Киршенблату, 1949, стр. 112—113). Длина тела достигает 355 мм. Невооруженный сколекс 0,448 мм ширины, присоски 0,166—0,183 мм в диаметре. Ширина нескольких передних члеников стробилы немного превышает их длину; вполне развитые гермафродитные сегменты имеют 1,25 мм длины при ширине в 0,65 мм; задние членики с маткой, наполненной зрелыми яйцами, имеют 4,2—4,5 мм в длину и 1,5 мм в ширину.

Выделительная система представлена четырьмя продольными каналами, из которых вентральные у заднего края каждого членика образуют поперечный анастомоз.

Половые отверстия неправильно чередуются. Они располагаются приблизительно на границе передней и средней трети длины членика

на слабо выступающем половом бугорке. В каждом членике имеется 110—130 семенников, диаметром в 0,035—0,039 мм. Они залегают в задней половине членика, позади яичника, причем с апоральной стороны семенники заходят кпереди за желточник, почти до уровня тельца Мелиса. Бурса цирруса 0,230 мм длины и 0,150 мм толщины. Яичник состоит из двух асимметричных, поделенных на многочисленные дольки порций, из которых апоральная имеет в длину до 0,5 мм, при ширине, не превышающей 0,16 мм. Желточник расположен позади поральной порции яичника. Зрелая матка имеет вид продольного ствола с 20—24 первичными боковыми ветвями с каждой стороны. Яйца 0,0135—0,0155 мм в диаметре.



282. Catenotaenia cricetorum Kirschenblatt, 1949

1 — сколекс; *2* — гермафродитный членик; *3* — зрелый членик (по Киршенблату, 1949)

Повидимому, к этому же виду следует отнести экземпляры катенотении, обнаруженные Ахумян, 1946, в кишечнике *Cricetulus migratorius* Ogn. и *Mesocricitus auratus brandti* Nehr., которые были ею определены как «*Catenotaenia dendritica*». Однако описание, приводимое Ахумян в ее диссертации, существенно отличается от описания, предложенного Киршенблатом. Так, например, максимальные размеры тела паразита по Ахумян составляют 125 мм, а по Киршенблату — до 355 мм; число семенников по Ахумян 143—200, по Киршенблату 110—130 (однако на рисунке Киршенблат изображает 147 семенников, стр. 114, рис. 3). Число боковых ветвей матки по Ахумян 35—38, по Киршенблату 20—24; размеры яиц по Ахумян 0,023—0,026 × 0,014 — 0,017 мм, а по Киршенблату 0,0135—0,0155.

Поскольку оба автора вскрывали различных грызунов Закавказья в различные сезоны года и в больших количествах, причем каждый из них имел в своем распоряжении большое количество экземпляров катенотений, то едва ли можно перечисленные выше расхождения в описании объяснить индивидуальной изменчивостью паразитов. Имея в виду, что оба исследователя обнаружили интересующие нас формы катенотений у одного и того же хозяина (*Mesocricetus auratus brandti* Nehr.) и приблизительно в одной и той же местности (Армения), остается предположить, что: а) или они имели дело с разными видами цепней, б) или же отмеченные различия явились результатом неточности в описании цепней — в подсчете семенников, первичных ветвей матки или в измерении яиц.

Во избежание ошибки, считаем необходимым привести здесь оба описания, предоставляя указанным авторам возможность самим внести необходимые уточнения.

Описание (по Ахумян, стр. 52—54). Длина паразитов достигает 100—125 мм, максимальная ширина 1,211—1,989 мм. Стробила построена по акраспедотному типу, состоит из 60—95 члеников. Молодые членики вытянуты в ширину, скоро становятся квадратными, затем — удлиненными. Длина зрелых члеников в 8 раз больше их ширины. Сильная вытянутость члеников и заключенных в них органов резко бросается в глаза.

Сколекс невооруженный, 0,242—0,398 мм ширины, почти не отделен от шейки. Присоски округлые, 0,171—0,190 мм в диаметре. Шейка короткая, 1,473—3,614 мм длины и 0,241—0,326 мм ширины. Молодые членики ясно отделены друг от друга, но органов половой системы не содержат.

Экскреторная система в виде четырех хорошо развитых продольных сосудов, пролегающих на расстоянии 0,034—0,050 мм от края стробилы.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются в передней трети края членика.

Зачатки половых желез появляются в 22—25-м члениках, длиною 1,113—1,310 мм и шириною 0,346—0,398 мм, находящихся на расстоянии 13,260—14,371 мм от начала стробилы. Семенники закладываются в 29—32-м члениках, а в 39—41-м (длина 2,634—2,944 мм и ширина 0,877 мм) отмечено полное развитие половых желез.

143—200 округлых или слегка овальных семенников, 0,058—0,073 мм в диаметре, располагаются в задней части членика в два слоя, причем по средней линии проходит узкая продольная полоса, свободная от семенников. Вследствие этого семенники расположены в две латеральные полосы, не выходящие за линии экскреторных сосудов. Семепровод начинается близ средней линии членика и следует, извиваясь, по направлению к бурсе цирруса. Бурса крупная, грушевидная, 0,251—0,317 мм длины и 0,160—0,171 мм толщины, лежит косо — дном несколько обращена кпереди. Циррус невооруженный.

Веерообразный, продольно вытянутый яичник располагается в передней половине членика, заполняя почти все пространство между экскреторными сосудами, оставляя свободным пространство около передней стенки членика. Гроздевидный желточник 0,485—0,512 мм длины и 0,259—0,277 мм ширины, расположен порально, позади яичника.

Вагина от половой клоаки сопровождает вначале бурсу цирруса по ее заднему краю, но вскоре отходит от бурсы и направляется к желточнику. Приблизившись к нему, вагина расширяется, образуя округлый семеприемник 0,138—0,173 мм в диаметре.

Матка имеет вид медианного продольного ствола, с каждой стороны от которого отходит по 35—38 поперечных ветвей, заполняющих весь членик. Яйца овальной формы с тремя оболочками, 0,023—0,026 ×0,014—0,017 мм в диаметре.

Литература: Ахумян, 1946; Киршенблат, 1949.

3. *Catenotaenia dendritica* (Goeze, 1782) Janicki, 1904
(рис. 283, 284)

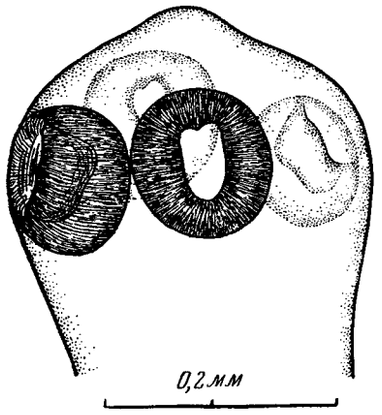
Синонимы: *Taenia dendritica* Goeze, 1782; *Taenia floribanda* Batsch, 1786; *Taenia sciuri* Gmelin, 1890; *Alyselminthus dendriticus* (Goeze, 1782) Zeder, 1800; *Halysis dendritica* (Goeze, 1782) Zeder, 1803; *Cladotaenia dendritica* (Goeze, 1782) Cohn, 1900; *Catenotaenia ris* Yamaguti, 1942.

Хозяева: белки — *Sciurus vulgaris* L., *Sciurus lis* Temm., *Sciurus* sp.

Локализация: тонкие кишки.

Географическое распространение: Европа, Азия, Восточная Африка. В СССР — Московская обл., Архангельская обл., Армения, Сибирь (г. Ачинск).

Историческая справка. Эта цестода впервые была обнаружена Гёце в 1782 г. в кишечнике белки *Sciurus vulgaris* и названа по форме древовидно разветвленной матки — *Taenia dendritica*.



283. Catenotaenia dendritica (Goeze, 1782)
Сколекс взрослого экземпляра (оригинал)

Бач (1786), не зная работы Гёце, описал ее под именем *Taenia floribanda* Batsch, 1786.

Впоследствии описание вида было пополнено Цедэром (1803), Рудольфи (1819) и Дюжарденом (Dujardin, 1845). Наиболее подробную характеристику вида дает Риггенбах (Riggenbach, 1895).

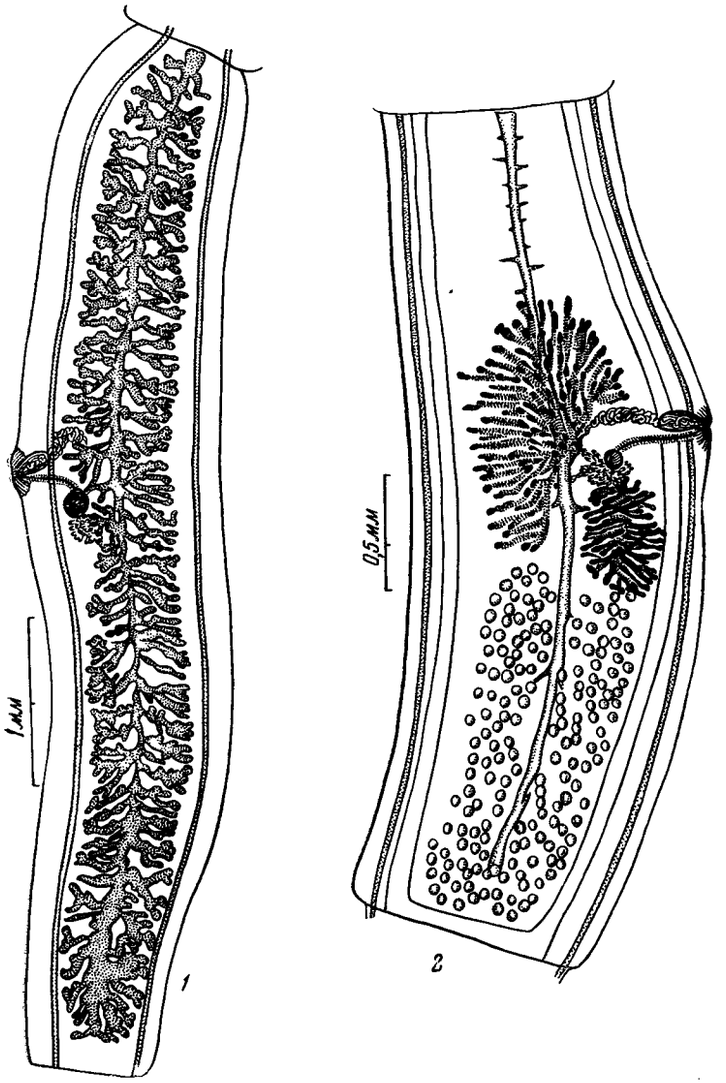
Жуайе и Бэр, 1945, приводят переописание экземпляров из коллекции Риггенбаха; новым материалом эти авторы не располагают.

Эти авторы в синонимы *C. dendritica* сводят *C. ris* Yamaguti, 1942, описанную Ямагути от *Sciuris lis*.

Ахумян, 1946, причисляет к этому виду цестод хомяков Армении — *Mesocricetus brandti* Nehr. и *Cricetulus migratorius*, однако видовая принадлежность паразитов нуждается в уточнении. Повидимому, это *C. cricetorum* Kirschenblatt, 1949.

Описание (по экземплярам от белки Московской области). Длина тела 170 мм; наибольшая ширина 1,8 мм. Сколекс лишен хоботка и крючьев. Он имеет сравнительно небольшие размеры: 0,30—0,32 мм ширины и 0,29 мм толщины. Сферические присоски располагаются на небольших вздутиях сколекса. Они способны погружаться в толщу паренхимы, почти вплотную соприкасаясь друг с другом в глубине сколекса. Диаметр присосок 0,10—0,14 мм; толщина их мышечной стенки 0,030—0,050 мм. За сколексом следует хорошо выраженная шейка размером 1,40×0,20—0,35 мм. Внешняя и внутренняя сегментация появляется почти одновременно. Стробила очень плоская, даже в области зрелых члеников. Ширина ее нарастает медленно и, достигнув максимума в средней части, остается почти неизменной.

Гермафродитные и зрелые членики очень сильно вытянуты в продольном направлении, лишь самые молодые квадратны или слегка вытянуты поперечно. Размер самых первых члеников 0,14—0,16×0,23—0,25 мм, развитых гермафродитных 4—6×1,0—1,3 мм, зрелых 10—13 мм в длину и 1,2—1,8 мм в ширину. Задний конец члеников несколько шире переднего, парус очень короткий (почти отсутствует). Тело покрыто плотной кутикулой, толщина которой в гермафродитных и зрелых отделах стробилы достигает 0,010 мм.



284. Catenotaenia dendritica (Goeze, 1782)
Зрелый и гермафродитный членики (оригинал)

Вентральные экскреторные сосуды в гермафродитных члениках имеют 0,30—0,50 мм ширины. В задней части каждого сегмента они соединяются поперечным каналом.

Половые отверстия неправильно чередуются. Половая клоака открывается возле задней границы передней трети длины бокового края проглоттид на вершине небольшого бугорка. Половой сосочек не образуется.

Половая клоака имеет вид небольшой ямки, глубина которой обычно не превосходит 0,07 мм.

Зачатки половых органов в виде небольшого скопления клеток, расположенного по средней линии, различимы в самых молодых сегментах. Вначале это скопление располагается симметрично у переднего края членика, затем постепенно смещается к задней границе его передней трети и разрастается в поральном направлении. Из этого компактного зачатка развиваются женские половые протоки, тельце Мелиса, а также бурса цирруса и семепровод. Медиальный конец компактного зачатка соединяется с продольным тяжем зачатка матки, который отчетливо виден еще до появления зачатков яичника и семенников. Закладка семенников становится заметной на тотальном препарате лишь с 20-го членика, когда начинается дифференциация упомянутого выше общего зачатка. Семенники закладываются в том же месте, где они залегают в развитом состоянии. Зачаток лопастей яичника становится различим 3—5 члениками позже, причем яичник вначале занимает относительно небольшую площадь и впоследствии разрастается. Полного развития мужские и женские половые железы достигают в районе 40-го членика.

В различных гермафродитных сегментах наблюдается следующая картина.

Все среднее поле, за исключением передней четверти или $^1/_5$, занято половыми железами, причем заднюю половину среднего поля оккупируют многочисленные (около 200) семенники, которые по средней линии несколько расступаются, уступая место продольному стволу матки. В поральной половине семенники доходят лишь до заднего края желточника, а в апоральной половине проходят несколько дальше кпереди, до заднего края яичника.

Зрелые семенники размером 0,070 мм располагаются в 2—3 слоя. Семепровод начинается у передней границы поля, занятого семенниками, и тянется прямо вперед, параллельно стволу матки. Он следует между желточником и яичником, затем — между яичником и тельцем Мелиса и на уровне расположения половой клоаки резко поворачивает порально. С этого момента стенка семепровода приобретает толстую железистую оболочку, а сам семепровод образует серию тесно расположенных извилин. Железистая оболочка смежных петель смыкается, образуя поперечно вытянутое веретеновидное тело, которое при рассмотрении тотального препарата может быть принято за крупный наружный семенной пузырек. В подобную ошибку впали Риггенбах, 1895, и другие. Бурса цирруса имеет вид небольшого тонкостенного мешочка грушевидной формы, размером 0,170 × 0,10 мм. Внутри бурсы семепровод также образует несколько крупных петель, не имеющих железистой оболочки, и переходит в невооруженный циррус.

Женские половые железы характерного для рода строения (см. рис. 284). Яичник состоит из длинных тонких ветвящихся долей, длина которых может достигать 0,7 мм при толщине 0,03—0,04 мм. Они сходятся к поральному краю органа, где локализуется его центральный резервуар, являющийся анатомическим центром яичника. Основная масса долей залегает апорально от средней линии и направлена свободным, слегка утолщенным концом вперед, апорально и назад. Лишь небольшая часть долей находится порально от средней линии. Эти поральные доли также впадают в упомянутый центральный резервуар, лежащий по медиальной линии. Порально от резервуара яичника залегает небольшой сферический семеприемник и позади него — тельце Мелиса, имеющее крупные размеры (0,160 мм ширины). В направлении тельца Мелиса лопасти яичника не распространяются. В целом яичник напоминает косо расположенный веер. В продольном направлении он достигает 1,6 мм; ширина его равна ширине среднего поля (около 1,0 мм). Позади тельца Мелиса, в пространстве между маткой и поральным экскреторным сосудом залегает желточник, состоящий из очень многочисленных пальцевидных долек, которые напоминают дольки яичника, но уступают им в длине и в количестве. Размеры желточника 0,56 × 0,32 мм.

Вульва (женское половое отверстие) располагается на дне клоаки позади отверстия бурсы цирруса. От вульвы в поперечном направлении тянется вагина. Наружная — копулятивная часть вагины имеет вид почти прямой мускулистой толстостенной трубки, одетой плотным слоем железистых клеток. Длина копулятивного отдела 0,4 мм, толщина на всем его протяжении 0,04 мм (при измерении с железистой оболочкой). Ко внутреннему концу копулятивной части примыкает округлый семеприемник, отделенный от первой резким коротким сужением. В зрелых члениках семеприемник удлиняется, достигая в размере 0,14 × 0,10 мм.

Матка в ходе онтогенеза проходит стадии развития, свойственные тениидам и аноплоцефалидам. Можно выделить следующие основные стадии:

1. Стадия продольного тяжа.
2. Стадия продольной трубки.
3. Стадия формирования боковых ветвей.

Матка закладывается почти одновременно с зачатком половых желез и пребывает на первой стадии довольно долго (с 18-го по 40-й членик). С момента возникновения она тянется по средней линии от передней границы членика к зачатку половых желез и далее кзади. Ее задний слепой конец на первой и второй стадиях не доходит до задней границы членика на расстояние, равное диаметру 4—5 семенников. К моменту созревания яичника внутри сплошного тяжа делящихся клеток образуется узкая полость — наступает вторая стадия развития матки. Очень скоро начинают появляться боковые ветви первого, а затем второго и третьего порядка. Одновременно происходит заполнение матки дробящимися зиготами. Число боковых ветвей матки с каждой стороны достигает 50—60. При созревании членика ветви матки не сливаются.

Яйца овальные, 0,022—0,025 × 0,18—0,20 мм.

Литература: Кирис, 1948; Мантейфель и др., 1935; Спасский, 1950; Batsch, 1786; Baylis, 1927; Chandler, 1942; Dujardin, 1845; Galli-Valerio, 1940; Janicki, 1904; Joyeux et Baer, 1936, 1945; Joyeux et Foley, 1930; Riggenbach, 1895; Sprehn, 1932; Zeder, 1803.

4. *Catenotaenia geosciuri* Ortlepp, 1938

(рис. 285, 286)

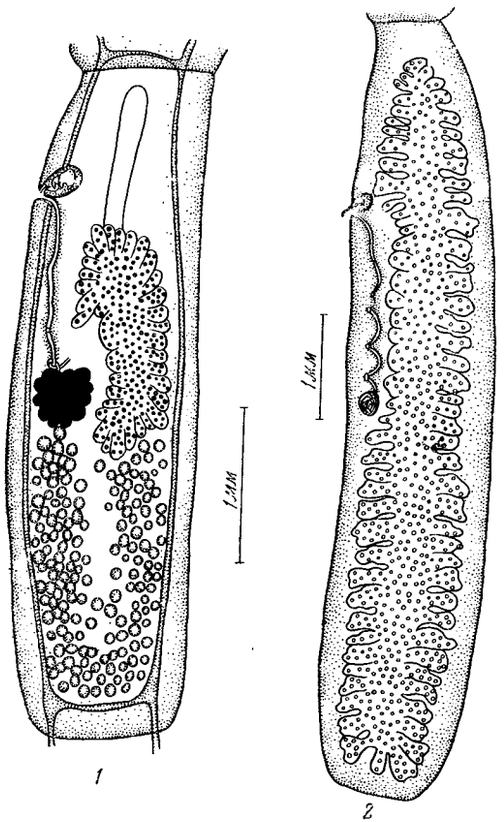
Хозяева: грызуны — *Geosciurus capensis capensis* (Ker.), *Xerus rutilus stephanicus*.

Локализация: тонкий кишечник.

Место обнаружения: Капская область, Абиссиния (Африка).

Описание (по Ортлеппу, 1938, стр. 33—36). Длина изученных экземпляров, оканчивающихся незрелыми члениками, составляет 93 мм, полная длина гельминтов должна быть значительно более 100 мм (по Жуайе и Бэру — 150 мм). Стробила включила 37 сегментов, непрерывно увеличивающихся в длину по мере приближения к заднему концу тела.

Общее число сегментов полной стробилы также должно быть значительно больше 37. Первый членик цепочки несколько вытянут в поперечном направлении (0,19×0,28 мм), второй почти квадратный, у третьего длина значительно превосходит ширину (4,27×1,24 мм). Последний сегмент крупнее прочих; он достигает 7,3 мм длины и 1,45 мм ширины. Оторгнутые проглоттиды достигают 15 мм в длину и 1,6 мм в ширину. По внешнему виду червь напоминает *Dipylidium caninum*. Сколекс относительно маленький. Его диаметр составляет всего 0,27—0,35 мм (измерения производились на препарате, смонтированном в бальзаме). Округлые присоски 0,087—0,128 мм в диаметре. Шейка несколько уже сколекса, 1,3—1,6 мм длины.



285. Catenotaenia geosciuri Ortlepp, 1938

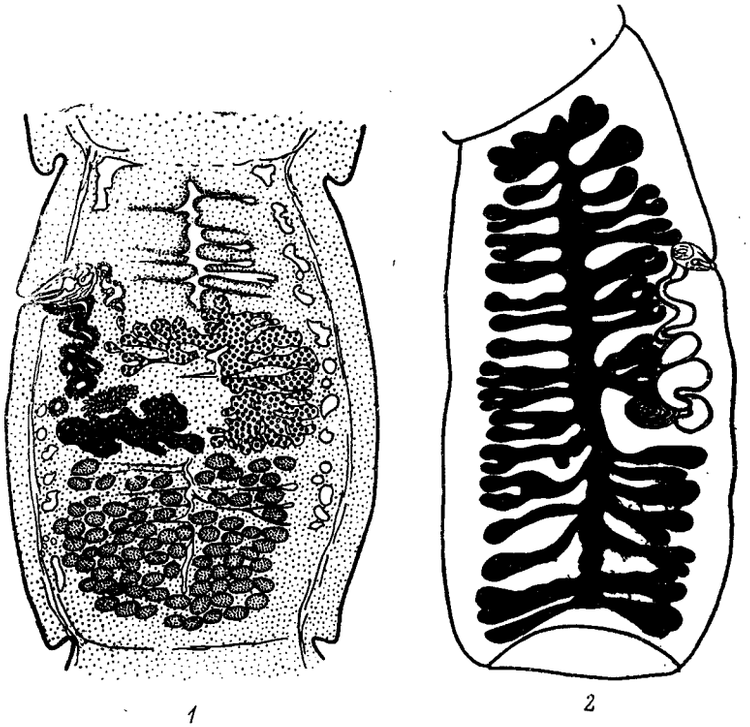
1 — гермафродитный и *2* — зрелый членики (по Ортлепу, 1938)

Гёце (1782) и Жуайе и Бэр, 1945, отмечают наличие остатков апикального органа (присоски) на вершине сколекса.

Продольная мускулатура стробилы хорошо развита. Она образует единый слой разрозненных волокон, местами сходящихся по 4—7 в небольшие пучки. Поперечные и дорзо-вентральные волокна слабо развиты. Экскреторная система представлена двумя парами продольных стволов, из которых дорзальные располагаются дорзо-латерально от вентральных. Вентральные каналы соединяются в каждом членике одним поперечным каналом, но сети анастомозов здесь не образуют. Диаметр дорзального канала увеличивается к заднему концу стробилы. В гермафродитных сегментах он составляет 0,03—0,04, в зрелых 0,072—0,090 мм. Дорзальные каналы 0,009—0,014 мм ширины.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, располагаются в передней четверти длины бокового края сегмента. Половые протоки пролегают дорзально от вентрального выделительного сосуда и нерва. Многочисленные семенники (около 200) располагаются целиком в задней половине членика, позади женских половых желез. Размер семенников 0,064—0,087 мм. Грушевидная бурса цирруса 0,20—0,25 мм длины и 0,11—0,13 мм толщины, пересекает экскреторные каналы. Циррус невооруженный. Женские половые железы локализуются в передней половине среднего поля. Крупный многолопастный яичник смещен в апоральную сторону. Он простирается в длину на 1,46 мм и в ширину только на 0,73 мм. Почти

округлый лопастный желточник 0,427 мм длины и 0,450 мм ширины, залегает порально от задней половины яичника, в поральной половине среднего поля членика, причем лопасти яичника заходят кзади значительно далее его заднего края. Вульва на дне клоаки располагается позади мужского отверстия. Вагина представляет очень длинную спирально извитую трубку, оканчивающуюся впереди желточника округлым семеприемником. Семеприемник мал и незаметен в гермафродитных члениках, но становится крупным телом, 0,23—0,29 мм в диаметре, после разрушения



286. Catenotaenia geosciuri (Ortlepp, 1938)

1 — горизонтальный срез гермафродитного членика; *2* — зрелый членик (по Жуайе и Бэру, 1945)

яичника. От вульвы вагина следует более или менее поперечно, но после пересечения с экскреторными сосудами поворачивает назад и тянется, образуя петли, вдоль экскреторного канала по направлению к желточнику, лежащему почти на 1 мм кзади от половой клоаки. Вагина имеет толстую железистую стенку и достигает 0,075—0,085 мм толщины. Общая длина ее составляет 1,3—1,5 мм.

Матка появляется в гермафродитных члениках впереди от женских половых желез в виде продольной полой трубки, расположенной по средней линии. Позднее она разрастается в каудальном направлении — до заднего конца сегмента. К моменту исчезновения половых желез матка образует боковые ветви. В зрелых члениках число главных ветвей с каждой стороны продольного ствола достигает 40. У вершины ветвей образуются небольшие вторичные отростки. Яйца многочисленны. Их наружная оболочка 0,023—0,025 мм в диаметре. Внутренняя оболочка овальна,

0,015—0,017×0,011 мм; все ее внутреннее пространство заполняет зародыш. Эмбриональные крючья 0,005—0,006 мм.

Литература: Ortlepp, 1938; Joyeaux et Baer, 1945.

5. *Catenotaenia linsdalei* McIntosh, 1941

Хозяева: грызуны — *Thomomys bottae, Dipodomys heermanni, D. venustus, Perognathus californicus.*

Географическое распространение: Калифорния (США).

Локализация: тонкие кишки.

Историческая справка. Этот вид цепней грызунов впервые описал Макинтош (1941) по двум фрагментам стробилы без сколекса, найденным в кишечнике грызуна *Thomomys bottae*, и отнес вместе с родом *Catenotaenia* к сем. *Dilepididae*. В 1948 г. М. Воудж (M. Voge) публикует дополнение к описанию *C. linsdalei*, построенное на основании изучения целых экземпляров, добытых при вскрытии различных грызунов Калифорнии. О положении рода *Catenotaenia* в системе Воудж не поднимает вопроса; повидимому, она оставляет этот род в подсем. *Dilepididae*. Мы считаем более правильным поместить этих цестод в сем. *Catenotaeniidae*.

Описание (по Воудж, 1948, стр. 266—267) по экземплярам от *Perognathus californicus* и *Dipodomys venustus*. Длина тела целых цестод 95—164 мм. Диаметр сколекса 0,119—0,221 (в среднем 0,175) мм, диаметр присосок 0,066—0,110 мм. Присоски округлые, с очень тонкой мышечной стенкой. Ширина шейки равна ширине сколекса; длина шейки — 0,510—3,485 мм.

Половой аппарат непарный, половые отверстия чередуются; порядок чередования следующий: 2 : 1 : 1 : 1 : 3 : 1 : 4 : 3. Семенники округлые, но не вытянутые, как это указывает Макинтош. Число семенников варьирует в разных члениках от 90 до 150; диаметр семенников 0,034—0,085 мм. Бурса цирруса 0,127 — 0,170 мм длины. Семеприемник 0,042—0,092 мм.

Литература: McIntosh, 1941; Voge, 1948.

6. *Catenotaenia rhombomydis* Schulz et Landa, 1934

(рис. 11, 287)

Хозяин: грызун — *Rhombomys opimus* Licht.

Локализация: тонкие кишки.

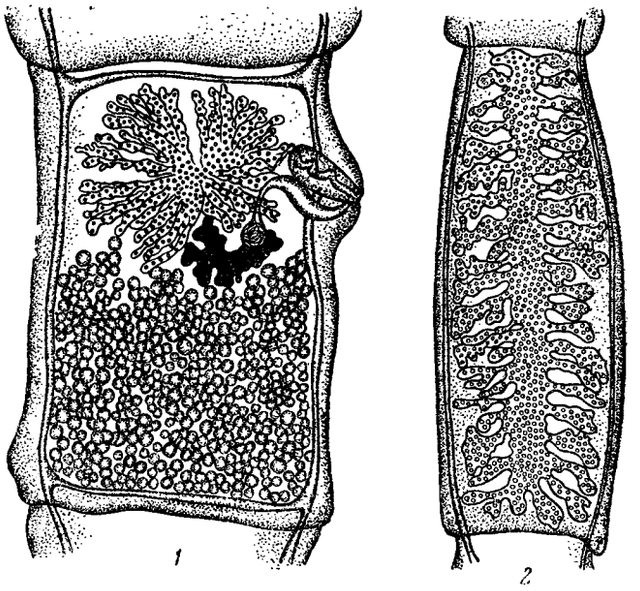
Географическое распространение: СССР, п/о Мангышлак и плоскогорье Усть-Урт.

Экстенсивность инвазии: в среднем 6,6 экземпляра червей на каждую зараженную песчанку.

Описание (по Шульцу и Ланда, 1934, стр. 312—313). Сколекс 0,43 мм ширины, присоски 0,20 мм в диаметре. Длина стробилы около 100 мм, число члеников около 60. Передние членики вытянуты поперечно, средние — квадратные, а зрелые сильно вытянуты в продольном направлении. Развитые гермафродитные сегменты 1,75 мм длины и 1,25 мм ширины, имеют хорошо выраженный половой бугорок у задней границы передней трети их бокового края.

Весьма многочисленные семенники (более 400) занимают все пространство между экскреторными сосудами позади женских половых желез, занимающих переднюю часть членика. Диаметр семенников 0,040 — 0,055 мм.

Многолопастный яичник располагается почти по средней линии, желточник — позади и порально от него. Тельце Мелиса лежит впереди желточника. Бурса цирруса 0,250 мм длины, пересекает экскреторные



287. Catenotaenia rhombomydis Schulz et Landa, 1934

1 — гермафродитный и *2* — зрелый членики (по Шульцу и Ланде, 1934)

сосуды. Вагина образует округлый семеприемник. Зрелая матка в виде продольного ствола, от которого с каждой стороны отходит по 18—22 боковых ветвей первого порядка.

Литература: Ахумян, 1946; Шульц и Ланда, 1934; Joyeux et Baer, 1945.

7. *Catenotaenia* sp. Schulz, 1930

Хозяин: лесные полевки — *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), *C. rutilus* Pall.

Место обнаружения: Вологодская обл.

Литература: Шульц, 1930.

8. *Catenotaenia* sp. Kirschenblatt, 1938

Хозяин: полевка — *Microtus brandti* Nehr.

Место обнаружения: Закавказье (СССР).

Литература: Киршенблат, 1938.

9. *Catenotaenia* sp. Graham et Uhrich, 1943

Хозяин: *Sciurus niger.*
Место обнаружения: Юго-восточный Канзас (США).

Литература: Graham et Uhrich, 1943.

Род II. *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946

Род *Skrjabinotaenia* был выделен Ахумян (1946) из рода *Catenotaenia* и причислен к подсем. *Mathevotaeniinae* Akhumian, 1946, входившему (по Ахумян) в состав сем. *Taeniidae.*

В связи с упразднением подсем. *Mathevotaeniinae* Akhumian. 1946, род *Skrjabinotaenia* по характеру строения матки так называемого тениидного типа и по строению половых желез находит себе место возле рода *Catenotaenia* в составе сем. *Catenotaeniidae* Spassky, 1950.

В пределах рода *Skrjabinotaenia* Ахумян различает только один вид *Skr. oranensis* (Joyeux et Foley, 1930). Мы считаем возможным включить сюда еще *Catenotaenia lobata* Baer, 1925 (*Catenotaenia capensis* Ortlepp, 1940), которая по строению сколекса и гермафродитных члеников почти тождественна *S. oranensis* и отличается лишь по степени развития продольного ствола матки.

Ахумян не дает развернутой характеристики рода *Skrjabinotaenia*, ограничиваясь замечанием: «Женские половые железы располагаются асимметрично, семенники только в латеральных полях».

Мы предлагаем следующий краткий диагноз рода:

Catenotaeniidae небольших размеров. Округлый сколекс снабжен четырьмя сферическими присосками. Плоская стробила слагается из краспедотных члеников со слабо выраженным парусом. Экскреторная система может обладать дополнительными продольными стволами.

Половой аппарат одинарный. Половые отверстия неправильно чередуются. Многочисленные семенники располагаются в боковых частях среднего поля в две обособленные группы, разделенные пространством, занятым женскими половыми железами асимметричного строения. Желточник лежит порально от средней линии, семенные пузырьки отсутствуют, семеприемник имеется. Матка закладывается в виде продольного тяжа, расположенного по средней линии. Позднее она принимает вид трубки, образующей боковые ветви. Взрослые—в кишечнике грызунов.

Типичный вид: *Skrjabinotaenia oranensis* (Joyeux et Foley, 1930) Akhumian, 1946.

Определительная таблица видов рода *Skrjabinotaenia*

1 (2). Продольный ствол матки короткий, не простирается в заднюю половину членика. Семенников 180. У африканских грызунов . . . . . *Skrjabinotaenia oranensis* (Joyeux et Foley, 1930) Akhumian, 1946 . . стр. 645

2 (1). Продольный ствол матки простирается во всю длину членика. Семенников 200—250. У грызунов Африки и Европы . . . . . *Skrjabinotaenia lobata* (Baer, 1925) n. comb. . . . . стр. 645

1. *Skrjabinotaenia oranensis* (Joyeux et Foley, 1930) Akhumian, 1946
(рис. 288)

Синоним: *Catenotaenia oranensis* Joyeux et Foley, 1930.

Хозяин: песчанка — *Meriones schawi* Roset.
Место обнаружения: Оран (Алжир).

Описание (по Жуайе и Фолей, 1930, стр. 369—370). Длина тела около 60, ширина 4 мм. Сколекс 0,30—0,34 мм в диаметре, несет четыре округлые или овальные присоски размером 0,11—0,15×0,10 мм. Продольная мускулатура слагается из небольшого количества мелких пучков, расположенных в один ряд. Половые отверстия неправильно чередуются. Они находятся в передней части бокового края членика.



288. Skrjabinotaenia oranensis (Joyeux et Foley, 1930)
Членик с развитой маткой (по Жуайе и Фолей, 1930 из Ахумян, 1946)

Около 180 семенников располагаются в один слой в две латеральные группы. Медианное поле членика полностью свободно от семенников. В поральной группе содержится около 80 семенников и в апоральной—около 100. Бурса цирруса 0,120×0,035 мм, пересекает вентральный экскреторный сосуд. Яичник типа *Catenotaenia*, состоит из многочисленных длинных долей, причем основная масса лопастей располагается апорально. Желточник двукрылый; антипоральное крыло развито несколько сильнее порального. Вагина окружена слоем железистых клеток. Имеется эллипсоидный семеприемник.

Матка появляется очень рано — в 7-м членике. Вначале развивается медианный ствол, расположенный в передней части членика. Он вскоре начинает ветвиться. Ветви первого порядка дают большое количество вторичных ветвей, направленных в стороны. Каудальные отростки, судя по рисунку, свешиваются в заднюю половину членика, заменяя отсутствующий там медианный ствол.

Ветви матки при наполнении яйцами увеличиваются в объеме. В зрелых члениках они представляют собой скопление вместилищ, набитых яйцами. Даже в самых последних члениках яйца не вполне зрелы. Авторы вида предполагают, что яйца заканчивают свое развитие в отторгнутых члениках.

Литература: Ахумян, 1946; Joyeux et Foley, 1930; Joyeux et Baer, 1936, 1945.

2. *Skrjabinotaenia lobata* (Baer, 1925) n. comb.
(рис. 45, 289, 290, 291)

Синонимы: *Catenotaenia lobata* Baer, 1925; *Catenotaenia capensis* Ortlepp, 1940.

Хозяева: мышевидные грызуны — *Apodemus sylvaticus, A. flavicollis* Melch., *Clethrionomys glareolus* Schreb., *Mastomys erythroleucus*

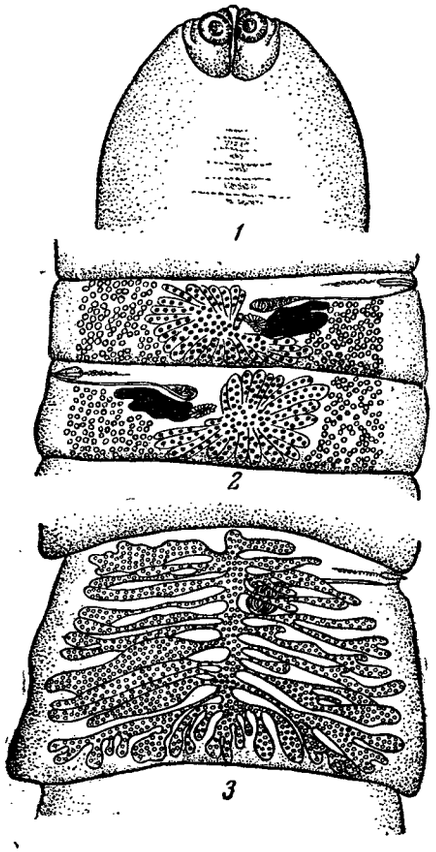
Temm., *M. coucha microdon* Peters, *Taterona kempi* Wroughton, *Rattus marungensis* Noack, *Rhabdomys pumilio* (Wagn.).

Локализация: тонкие кишки.

Экстенсивность инвазии: для *A. sylvaticus* в Армении составляет, по данным Ахумян, 60%.

Интенсивность инвазии, по Ахумян, в среднем 4 экземпляра.

Географическое распространение: Африка, Европа (включая Англию). В СССР Ахумян обнаружила у лесных мышей Армении; Киршенблат — в различных районах Грузинской ССР у того же хозяина; нами отмечена у лесных мышей Кубани.



289. Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

(паразит был описан Ортленом под именем *Catenotaenis capensis* Ortlepp, 1940) *1* — сколекс; *2* — гермафродитные членики; *3* — зрелый членик (по Ортлепу, 1940)

Историческая справка. Данный вид был описан Бэром (1925) под именем *Catenotaenia lobata*. В 1945 г. Жуайе и Бэр дают исправленное описание вида, снабженное хорошими рисунками. В 1940 г. Ортлепп (Ortlepp) для цестод грызунов Южной Африки установил новый вид *Catenotaenia capensis*. Упомянутые названия мы считаем синонимами и переводим этот вид в род *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946, считая правомочным имя *S. lobata* (Baer, 1925) n. comb.

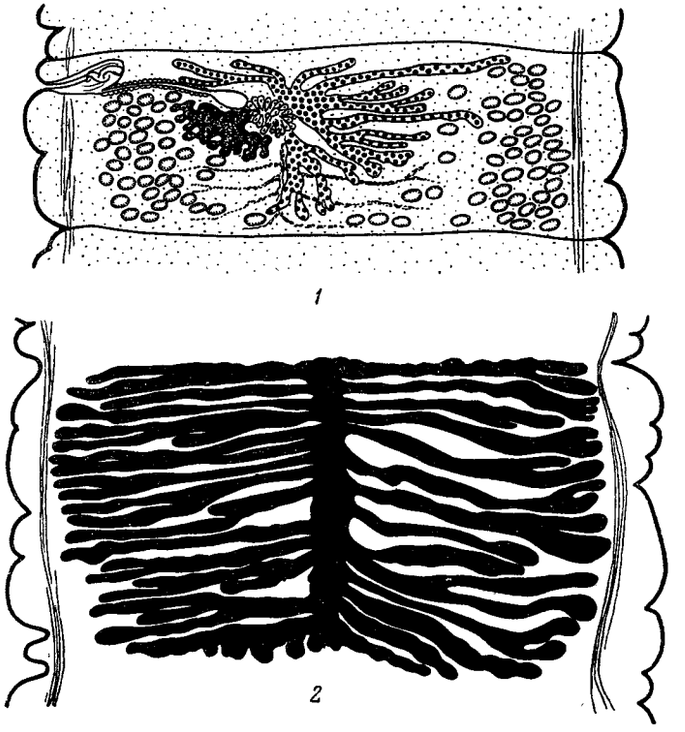
Описание (по литературным данным). Длина 50—70 мм (по Жуайэ и Бэру, 1945, стр. 140); максимальная ширина, по нашим данным, достигает 2,5 мм. Сколекс 0,31—0,60 мм в диаметре, лишен хоботка и крючьев. Округлые или слегка овальные присоски 0,122—0,155 мм в диаметре. Шейка короткая, толстая. Стробила состоит из 45—61 членика краспедотного типа. Молодые членики короткие, но по мере созревания они становятся квадратными и затем удлиненными.

Продольные мышечные волокна образуют два ковцентрических слоя тесно расположенных пучков. Экскреторная система, по Бэру (1925), содержит до 18 продольных стволов, образующих сложную сеть.

Половые отверстия, неправильно чередуясь, открываются в передней четверти бокового края члеников. Половые железы закладываются в 2—3-м члениках и достигают полного развития на расстоянии 7,5 мм от шейки. В каждом членике развивается 200—229 семенников 0,036—0,069 мм в диаметре, которые распределяются в два слоя позади и по бокам от комплекса женских половых желез. Семепровод, в виде тонкой, слегка извилистой трубки, начинается близ средней линии членика и следует по направлению к латеральному краю. Перед вхождением в сумку цирруса, как мы установили, семепровод образует клубок извилин. Семенные пузырьки отсутствуют.

Овальная бурса цирруса 0,139—0,160 мм длины, пересекает поральные экскреторные сосуды. Циррус невооруженный.

Мы отмечаем следующие особенности женской половой системы (по материалам от лесной мыши Кубани).

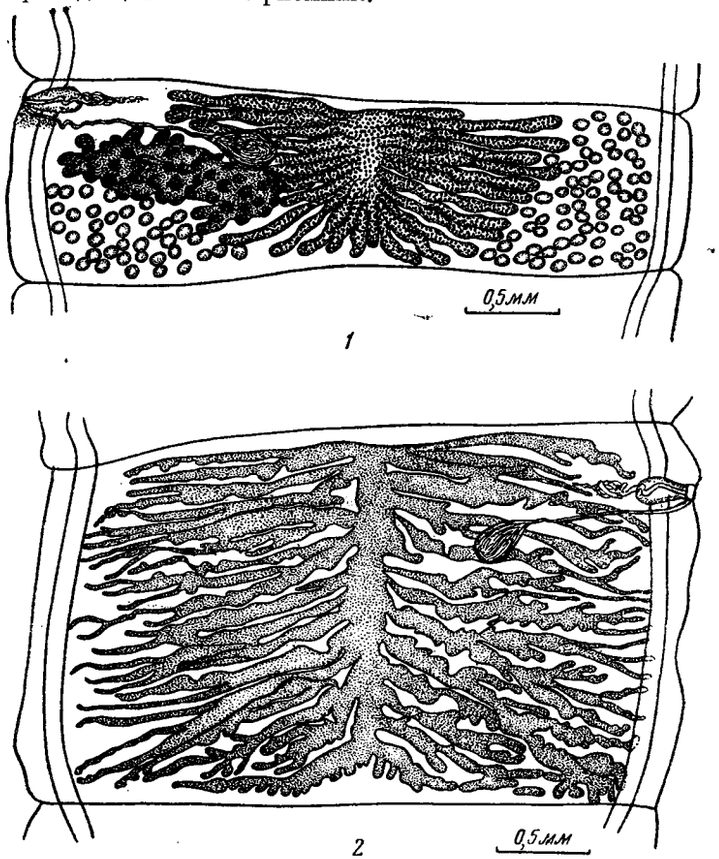


290. Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

1 — гермафродитный членик; *2* — зрелый членик (по Жуайе и Бэру, 1945)

Женские половые железы закладываются слегка асимметрично, поральнo от средней линии, возле передней стенки членика. В развитом состоянии они занимают всю среднюю область проглоттид, от передней стенки до задней. Многолопастный асимметричный яичник слагается из очень длинных многочисленных долек, отходящих от анатомического центра органа, расположенного порально в передней части членика. Основная масса долей направляется апорально и кзади. Порально от центра яичника залегает многолопастный поперечно вытянутый желточник причудливых очертаний. Ширина желточника 0,5 мм. Ширина яичника около 1,4 мм. В развитом состоянии яичник занимает все пространство между двумя группами семенников, от передней стенки проглоттиды до задней. Отдельные лопасти яичника вклиниваются позади желточника, отделяя его от задней границы членика.

Вагина имеет вид совершенно прямой тонкой трубки 0,56 мм длины, которая тянется позади бурсы цирруса от половой клоаки в поперечном направлении и возле центра яичника образует грушевидный семеприемник 0,10 мм толщины. Дистальная (копулятивная) часть вагины несколько шире средней (проводящей); ее толщина составляет 0,040 мм. Она переходит в узкий канал 0,015 мм толщины (включая толщину стенки), постепенно переходящий в семеприемник.



291. Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.
1 — гермафродитный и *2* — зрелый членики (оригинал)

Развитая матка тениидной формы состоит из продольного ствола 0,14 мм толщины, расположенного строго по средней линии во всю длину членика; от него в обе стороны отходят длинные тонкие ветви, которые, в свою очередь, дают ответвления второго и третьего порядка. Ветви следуют в поперечном направлении с небольшим уклоном кзади и достигают латеральных границ среднего поля. Самые задние 2—3 пары ветвей короче предшествующих, тогда как самые передние ветви длинные, вплотную подходят к передней границе членика. Поэтому создается впечатление, что передний конец матки срезан. Число главных ветвей матки с каждой стороны составляет 10—14. Вполне зрелых яиц в нашем материале не было.

Литература: Ахумян, 1946; Киршенблат, 1948; Baer, 1925; Baylis, 1926, 1927; Elton etc., 1931; Joyeux et Baer, 1936, 1945; Oldham, 1931; Ortlepp, 1940.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАРАЗИТОВ ПО ХОЗЯЕВАМ

А. ДЕФИНИТИВНЫЕ ХОЗЯЕВА

АМФИБИИ *AMPHIBIA*

Отряд бесхвостые *Anura*

Rana occipitalis

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

РЕПТИЛИИ *REPTILIA*

Отряд черепахи *Chelonia*

Terrapene triunquis

Oochoristica whitentoni Steelman, 1939.

Отряд ящерицы *Lacertilia*

Acanthodactylus pardalis

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Agama agama

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Agama colonorum

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Agama hispida

Oochoristica theileri Fuhrmann, 1924.
Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Agama inermis

Pancerina varani (Stossich, 1895) Ransom, 1909.
Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Agama sanguinolenta

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Agama stellio

Oochoristica crassiceps Baylis, 1920.
Oochoristica sp. Zschokke, 1905.

***Agama* sp.**

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.
Oochoristica sp. Meggitt, 1927.

Ameiva ameiva

Oochoristica fuhrmanni Hughes, 1940.

Ameiva surinamensis

Oochoristica ameivae (Beddard, 1914) Baer, 1924.

Amphisbaena alba

Semenoviella amphisbaenae (Rud., 1819) n. comb.

Anniella pulchra

Oochoristica anniellae Stunkard et Lynch, 1944.

Anolis carolinensis

Oochoristica anolis Harwood, 1932.

Calotes versicolor

Oochoristica crassiceps Baylis, 1920.
Oochoristica indica Mizra, 1945.

***Calotes* sp.**

Oochoristica thapari Johri, 1934.

Chalcides ocellatus

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Chamaeleon gracilis

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Chamaeleon etieni

Oochoristica truncata (Krabbe, 1789) Zschokke, 1905.

Chamaeleon tempeli

Oochoristica theileri Fuhrmann, 1924.

Cnemidophorus sexlineatus

Oochoristica bivitellobata, Loewen, 1940.

Coleonyx elegans

Oochoristica parvula (Stunkard, 1938) Stunkard, 1938.

Crotaphytus collaris

Oochoristica sp. Loewen, 1940.

Eumeces fasciatus

Oochoristica eumecis Harwood, 1932.

Eumeces schneideri

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Gerrosaurus flavigularis

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Gerrhosaurus major

Oochoristica zonuri Baylis, 1919.

Gerrhosaurus zechi

Oochoristica zonuri Baylis, 1919.

Gongylus ocellatus

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

***Gongylus* sp.**

Oochoristica crassiceps Baylis, 1920.

Hemidactylus fcaviviridis

Oochoristica sp. Southwell, 1922.
Oochoristica sp. (Southwell, 1930) n. comb.

Hemidactylus gleadovi

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Lacerta agilis

Oochoristica tuberculata (Rud., 1919) Lühe, 1898.
Oochoristica sobolevi (Spassky, 1948) n. comb.

Lacerta lepida

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Lacerta muralis

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Lacerta ocellata

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Lacerta viridis

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

***Lacerta* sp.**

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Liolepis belliana

Oochoristica lagrangei Joyeux et Houdemer, 1927.

Lygosoma chalcides

Oochoristica lygosomatis Skinker, 1935.

Lygosoma punctatum

Oochoristica lygosomae Burt, 1933.

Mabuya multifasciata

Oochoristica excelsa Tubangui & Masilungan, 1936.

Ophisaurus apus

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Ophisaurus pallasi

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Stellio vulgaris

Oochoristica sp. Meggitt, 1927.

Phrynosoma cornutum

Oochoristica parvovaria Steelman, 1939.
Oochoristica phrynosomatis (Harwood, 1932) Loewen, 1940.

Trachysaurus rugosus

Oochoristica australiensis sp. nov.
Oochoristica trachysauri (MacCallum, 1921) Baer, 1927.

Tropidurus hispidus

Oochoristica bresslaui Fuhrmann, 1927.

Uromastix acanthinurus

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Zonurus tropidosternus

Oochoristica zonuri Baylis, 1919.

Varanus griseus

Oochoristica tuberculata (Rud., 1819) Lühe, 1898.
Oochoristica sp. Joyeux, 1923.
Pancerina varani (Stossich, 1895) Fuhrmann, 1899.

Отряд змеи *Ophidia*

Boiga cyanea

Oochoristica ? *truncata* (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905

Boiga multimaculata

Oochoristica ? *truncata* (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Cerastes cornutus

Oochoristica rostellata Zschokke, 1905.
Oochoristica sp. Joyeux, 1923.

Cerastes vipera

Oochoristica ? *truncata* (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.
Oochoristica ? *tuberculata* (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Chrysolamprus ocellatus

Oochoristica ? *tuberculata* (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Chrysopelea ornata

Oochoristica cryptobothrium (Linstow, 1906) La Rue, 1914.

Coelopeltis insignitus

Oochoristica ? *tuberculata* (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Coluber jugularis

Oochorictica rostellata Zschokke, 1905.

Crotalus atrox

Oochoristica gracewileyae Loewen, 1940.

***Dendropus* sp.**

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Elaphe obsoleta

Oochoristica elaphis Harwood, 1932.

Eryx jaculus

Oochoristica crassiceps Baylis, 1920.
Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Farancia abacura

Oochoristica americana Harwood, 1932.

Lycophidion capense

Oochoristica sp. Baer, 1933.

Malpolon monspessulanae

Oochoristica rostellata Zschokke, 1905.

Natrix rhombiferae

Oochoristica natricis Harwood, 1932.

Pituophis sayi

Oochoristica osheroffi Meggitt, 1934.

Psammophis brevirostris

Oochoristica truncata (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.

Psammophis shokari

Oochoristica khalili Hamid, 1932.

Psammophis sibilans

Oochoristica ? *truncata* (Krabbe, 1879) Zschokke, 1905.
Oochoristica ? *tuberculata* (Rud., 1819) Lühe, 1898.

Psammophis subtaeniatus

Oochoristica crassiceps Baylis, 1920.

Zamenis gemonensis

Oochoristica rostellata Zschokke, 1905.

ПТИЦЫ *AVES*

Отряд нанду *Rheae*

Rhea americana

Ctenotaenia rhea (Fuhrmann, 1904) n. comb.

Отряд гуси *Anseres*

***? Anas* sp.**

? *Ctenotaenia avicola* Fuhrmann, 1897.

Отряд дневные хищные птицы *Accipitres*

Neophron percnopterus

? *Aporina delafondi* (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Отряд куры *Galli*

Lophophorus refulgens

Cittotaenia ? *arvicola* (Fuhrmann, 1897) Meggitt, 1927.

Numida ptilorhyncha

Multicapsiferina linstowi (Parona, 1885) Fuhrmann, 1921.

Отряд дрофы *Otides*

Otis houbara

Sobolevina otidis (Meggitt, 1927) n. comb.

Отряд голуби *Columbae*

Carpophaga vanwycki

Coelodela kuvaria Shipley, 1900.

Columba intermedia

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Columba livia

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Columba livia dom.

Aporina sp. Skrjabin, 1927.

Columba oenas

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

***Columba* sp.**

Paronia columbae (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918.

***Columba* sp.**

Coelodela kuvaria Shipley, 1900.

Crossophthalmus gymnophthalmus

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Ectopistes migratorius

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Leucotreron jambu

Coelodela kuvaria Shipley, 1900.

Oenopopelia tranquebarica

Aporina oenopopeliae (Yamaguti, 1935) n. comb.

***Ptilonopus* sp.**

Paronia columbae (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918.

Streptopelia chinensis

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Streptopelia dissumieri

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Streptopelia orientalis

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Streptopelia semitorquata

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Streptopelia turtur

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Turtur auritus

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Turtur senegalensis

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Turturoena sharpi

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Zenaidura macroura

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

***Genus* sp.**

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Отряд кукушки *Cuculi*

Centropus superciliosus

Linstowiidae gen. sp.

Отряд попугаи *Psittaci*

Amazona amazonica

Paronia ambigua (Fuhrmann, 1902) Fuhrmann, 1918.

Cacatua galerita

Hemiparonia cacatuae (Maplestone, 1922) Baer, 1925.

Cacatua leadbeateri

Hemiparonia merotomocheta Woodland, 1930.

Coryllis beryllinus

Paronia coryllidis Burt, 1939.
Paronia biuterina Burt, 1939.

Cyclopsittacus diophthalmus

Paronia beauforti (Janicki, 1906) Fuhrmann, 1918.

Cyclopsittacus sauavissimus

Paronia trichoglossi (Linstow, 1888) n. comb.

Lorius erythrothorax

Paronia trichoglossi (Linstow, 1888) n. comb.

Platycercus pennanti

Aporina delafondi (Railliet, 1892) Baer, 1927.

Psittacus erythacus

Triuterina anoplocephaloides (Fuhrm., 1902) Fuhrmann, 1921.

***Pyrrhua* sp.**

Aporina alba Fuhrmann, 1902.

Stringops habroptilus

Paramoniezia psittacea (Fuhrmann, 1904) n. comb.

Trichoglossus massena

Moniezioides rouxi Fuhrmann, 1918.

Trichoglossus nigrigularis

Paronia trichoglossi (Linstow, 1888) n. comb.

Trichoglossus novae—hollandae

Paronia trichoglossi (Linstow, 1888) n. comb.

Trichoglossus swainsoni

Paronia trichoglossi (Linstow, 1888) n. comb.

Отряд сизоворонки *Coraciae*

***Bucorax* sp.**

Paronia africana (Joyeux et Baer, 1927) n. comb.

***Coraciae* Gen. sp.**

Paronia africana (Joyeux et Baer, 1927) n. comb.

Отряд дятлы *Pici*

Cyanops ramsayi

Paronia bocki Schmelz, 1941.

Megalaema virens

Paronia bocki Schmelz, 1941.

Rhamphastos culminatus

Paronia variabilis (Fuhrmann, 1904) Fuhrmann, 1908.

Rhamphastos dicolorus

Paronia variabilis (Fuhrmann, 1904) Fuhrmann, 1908.

Rhamphastos erythrorhynchus

Paronia variabilis (Fuhrmann, 1904) Fuhrmann, 1908.

Rhamphastos monilis

Paronia variabilis (Fuhrmann, 1904) Fuhrmann, 1908.

Rhamphastos toco

Paronia variabilis (Fuhrmann, 1904) Fuhrmann, 1908.

Отряд воробьиные *Passeres*

Malpastes haemorrhous

Paronia calcauterina Burt, 1939.

Pycnonotus sinensis

Paronia pycnonoti Yamaguti, 1935.

Pycnonotus tricolor

? *Paronia* sp. (Southwell et Lake, 1939).

***Ares* gen. sp.**

Aporina fuhrmanni Skrjabin, 1915.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ *MAMMALIA*

ПЕРВОЗВЕРИ *PROTOTHERIA*

Отряд однопроходные *Monotremata*

Tachyglossus aculeata

Linstowia (*Linstowia*) *echidnae* (Thompson, 1893) Zschokke, 1899.

Tachyglossus setosa

Linstowia (*Linstowia*) *tasmanica* n. sp.

НИЗШИЕ ЗВЕРИ *METATHERIA*

Отряд сумчатые *Marsupialia*

Caluromys laniger

Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.

Caluromys philander

Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.

Didelphys aurita

Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.
Mathevotaenia surinamensis (Cohn, 1902) n. comb.

Didelphys marsupialis

Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.
Mathevotaenia surinamensis (Cohn, 1902) n. comb.

Didelphys paraguayensis

Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.

Didelphys tristriata

Linstowia (*Paralinstowia*) *jheringi* Zschokke, 1904.

Lagorchestes conspicillatus

Progamotaenia lagorchestis (Lewis, 1914) Nybelin, 1917.
Triplotaenia villosa (Lewis, 1914) n. comb.

Macropus agilis

Progamotaenia festiva (Rud., 1819) Baer, 1927.

Macropus derbyanus

Progamotaenia festiva (Rud., 1819) Baer, 1927.

Macropus giganteus

Progamotaenia festiva (Rud., 1819) Baer, 1927.

Macropus robustus

Progamotaenia festiva (Rud., 1819) Baer, 1927.

Macropus ruficollis

Oschmarenia (*Oschmarenia*) *incognita* (Meggitt, 1927) n. comb.

Macropus rufus

Fuhrmannodes proterogyna (Fuhrmann, 1933) Strand, 1942.

***Macropus* sp.**

Progamotaenia zschokkei (Janicki, 1906) Nybelin, 1917.
Progamotaenia festiva (Rud., 1819) Baer, 1927.

Marmosa elegans

Linstowia (*Paralinstowia*) *jheringi* Zschokke, 1904.
Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.

Mathevotaenia didelphydis (Rud., 1819) n. comb.
Mathevotaenia marmosae (Beddard, 1914) n. comb.

Marmosa murina

Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.
Mathevotaenia didelphydis (Rud., 1819) n. comb.

Metachirops quica

Linstowia (*Paralinstowia*) *jheringi* Zschokke, 1904.

Metachirus medicaudatus

Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.

Metachirus opossum

Linstowia (*Opossumia*) *bivittata* (Janicki, 1904) n. comb.
Linstowia (*Paralinstowia*) *jheringi* Zschokke, 1904.

Onychogale frenata

Progamotaenia bancrofti (Johnston, 1912) Nybelin, 1917.

Onychogale unguifera

Progamotaenia bancrofti (Johnston, 1912) Nybelin, 1917.
Progamotaenia festiva (Rud., 1809) Baer, 1927.

Perameles macrura

Linstowia (*Linstowia*) *semoni* (Zschokke, 1896) Zschokke, 1899.

Perameles nasuta

Linstowia (*Linstowia*) *semoni* (Zschokke, 1896) Zschokke, 1899.

Perameles obesula

Linstowia (*Linstowia*) *echidnae* (Thompson, 1893) Zschokke, 1899.
Linstowia (*Linstowia*) *semoni* (Zschokke, 1896) Zschokke, 1899.

Peramys americana

Linstowia (*Paralinstowia*) *jheringi* Zschokke, 1904.

Petrogale penicillata

Triplotaenia mirabilis Boas, 1902.

Phalanger maculatus

Bertiella kapul Baylis, 1934.

Phalanger ursinus

Bertiella edulis (Zschokke, 1899) Stiles et Hassall, 1902.
Bertiella sarasinorum (Zschokke, 1899) Stiles et Hassall, 1902.

***Phalangista* sp.**

Bertiella rigida (Janicki, 1906) n. comb.

Phascolarctus cinereus

Bertiella obesa (Zschokke, 1898) Stiles et Hassall, 1902.

Phascolomys ursinus

Progamotaenia diaphana (Zschokke, 1907) Baer, 1927.

Pseudochirus herbetensis

Bertiella aberrata Nybelin, 1917.
Bertiella pseudochiri Nybelin, 1917.

Pseudochirus lemuroides

Parabertiella campanulata Nybelin, 1917.
Bertiella pellucida Nybelin, 1917.
Bertiella undulata Nybelin, 1917.

ВЫСШИЕ ЗВЕРИ *EUTHERIA*

Отряд насекомоядные *Insectivora*

Aethechinus algirus

Mathevotaenia erinacei (Meggitt, 1920) n. comb.

Aethechinus rozeti

Mathevotaenia erinacei (Meggitt, 1920) n. comb.

Atelerix spiculus

Mathevotaenia herpestis (Kofend, 1917) n. comb.

Atelerix spinifex

Mathevotaenia herpestis (Kofend, 1917) n. comb.

Crocidura murina

Mathevotaenia figurata (Meggitt, 1927) n. comb.

Erinaceus (Hemiechinus) auritus

Mathevotaenia skrjabini Spassky, 1949

Erinaceus algirus

Mathevotaenia erinacei (Meggitt, 1920) n. comb.

***Erinaceus* sp.**

Mathevotaenia erinacei (Meggitt, 1920) n. comb.

***Erinaceus* sp.**

Mathevotaenia parva (Janicki, 1904) n. comb.

Отряд рукокрылые *Chiroptera*

Lasiurus borealis

Cycloskrjabinia taborensis (Loewen, 1934) n. comb.

Отряд шерстокрылы *Dermoptera*

Galeopithecus temmincki

Bertiella elongata (Bourquin, 1905).
Bertiella plastica (Sluiter, 1896) Stiles et Hassall, 1902.

Galeopithecus volans

Bertiella boholensis sp. nov.
Bertiella cynocephali sp. nov.

Отряд неполнозубые *Edentata*

Dasypus novemcinctus

Mathevotaenia surinamensis (Cohn, 1902) n. comb.
Mathevotaenia sp.

***Dasypus* sp.**

Mathevotaenia surinamensis (Cohn, 1902) n. comb.
Mathevotaenia sp. (Janicki, 1904).

Myrmecophaga tridactyla

Mathevotaenia tetragonocephala (Bremser, 1856) n. comb.

Priodontes gigas

Mathevotaenia surinamensis (Cohn, 1902) n. comb.

Tamandua longicaudata

Mathevotaenia sp. (Cameron, 1939) n. comb.

Tamandua tetradactyla

Mathevotaenia tetragonocephala (Bremser, 1856) n. comb.

Tatusia novemcincta

Mathevotaenia sp. (Cameron, 1939) n. comb.

Отряд грызуны *Rodentia*

Apodemus flavicollis

Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Apodemus sylvaticus

Paranoplocephala brevis Kirschenblatt, 1938.
Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.
Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Arvicanthis rufinus

Inermicapsifer guinensis (Graham, 1908) Baer, 1924.

Arvicanthis testicularis

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

***Arvicanthis* sp.**

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

Arvicola scherman

Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

Arvicola terrestris

Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

Castor fiber

Anoplocephalidae gen. sp.

Chionomys gud.

Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

Chionomys nivalis

Andrya montana Kirschenblatt, 1941.

Citellus dauricus

Ctenotaenia citelli (Kirschenblatt, 1939) n. comb.

Citellus pygmaeus

Ctenotaenia citelli (Kirschenblatt, 1939) n. comb.

Citellus xanthoprymnus

Ctenotaenia citelli (Kirschenblatt, 1939) n. comb.

Clethrionomys gapperi

Andrya primordialis Douthitt, 1915.
Andrya sp. Erickson, 1939

Clethrionomys glareolus

Andrya primordialis Douthitt, 1915.
? *Andria* sp. Elton, 1931.
Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janickt, 1904.
Catenotaenia sp. Schulz, 1930.
Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.
Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Clethrionomys rutilus

Catenotaenia sp. Schulz, 1930.

***Clethrionomys* sp.**

Paranoplocephala variabilis (Douthitt, 1915) Hansen, 1947.

Cricetomys buchanani

Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.

Cricetomys emini

Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.

Cricetomys gambianus

Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.

Cricetulus migratorius

Aprostatandrya (Aprostatandrya) caucasica (Kirsckenblatt, 1938) n. comb.
Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

Ctenodactylus gundi

Andrya gundii (Joyeux, 1923) sp. nov.

Dasymys nudipes

Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.

Dipodomys heermani

Catenotaenia linsdalei McIntosh, 1941.

Dipodomys venustus

Catenotaenia linsdalei McIntosh, 1941.

Erethizon dorsatum

Monoecocestus americana (Stiles, 1895) n. comb.
Monoecocestus variabilis (Douthitt, 1915) Freeman, 1949.
Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) n. comb.

Erethizon epixanthum

Monoecocestus americana (Stiles, 1895) n. comb.
Monoecocestus variabilis (Douthitt, 1915) Freeman, 1949.

***Evotomys* sp.**

Paranoplocephala variabilis (Douthitt, 1915) Hansen, 1947.

Funisciurus congicus

Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Geomys breviceps

Monoecocestus anoplocephaloides (Douthitt, 1915) Harkema, 1936.

Geomys bursarius

Aprostatandrya (Aprostatandrya) macrocephala (Douthitt, 1915) n. comb.
Ctenotaenia praecoquis Stiles, 1895.
Cittotaenia sp., Douthitt, 1915.
Paranoplocephala variabilis (Douthitt, 1915) Hansen, 1947.
Mathevotaenia sp. (Douthitt, 1915).

Geosciurus capensis

Catenotaenia geosciuri Ortlepp, 1938.

Glaucomys sabrinus

Aprostatandrya (Aprostatandrya) sciuri (Rausch, 1947) n. comb.

Glis glis

Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Golunda campanae

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

Hybomys univittatus

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

Hydrochoerus capibara

Monoecocestus hagmanni (Janicki, 1904) n. comb.
Monoecocestus hydrochoeri (Baylis, 1928) n. comb.

Lagidium peruanum

Ctenotaenia quadrata (Linstow, 1904) n. comb.
Paranoplocephala forcipata (Linstow, 1904) n. comb.

Lemniscomys grisella

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

Lemniscomys striatus

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

Lepus americanus

Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) Spassky, 1951.

Lepus californicus

Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.
Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) Spassky, 1951.

Lepus capensis

Inermicapsifer leporis Ortlepp, 1938.

Lepus europaeus

Andrya rhopalocephala (Riehm, 1881) Stiles, 1895.
Andrya cuniculi (Blanchard, 1891) Railliet, 1893.
Cittotaenia denticulata (Rudolphi, 1804) Riehm, 1881.
Mosgovoyia pectinata (Goze, 1782) n. comb.

Lepus granatansis

Mosgovoyia pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951.

Lepus hispidus

Mosgovoyia ? pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951.

Lepus nigricollis

Mosgovoyia ? pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951.

Lepus ruficaudatus

Mosgovoyia ? pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951.

Lepus tibetanus

Andrya rhopalocephala (Riehm, 1881) Stiles, 1895.
Mosgovoyia pectinata (Goeze, 1781) Spassky, 1951.

Lepus timidus

Andrya cuniculi (Blanchard, 1891) Railliet, 1893.
Andrya rhopalocephala (Riehm, 1881) Stiles, 1895.
Cittotaenia denticulata (Rudolphi, 1804) Riehm, 1881.

Mosgovoyia pectinata pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951.
Paranoplocephala wimerosa (Moniez, 1880) Baer, 1927.

***Lepus* sp.**

Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Limnolagus palustris

Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) n. comb.

Macrotolagus californicus

Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) n. comb.

Marmota baibacina

Paranocephala ryjikovi Spassky, 1950.

Marmota caudata

Paranoplocephala transversaria (Krabbe, 1879) Baer, 1927.
Paranoplocephala sp. Olsufiev, 1938.

Marmota flaviventris

Diandrya composita Darrah, 1930.

Marmota marmota

Ctenotaenia marmotae (Frölich, 1802) Railliet, 1893.
Paranoplocephala transversaria (Krabbe, 1879) Baer, 1927.

***Marmota* sp.**

Paranoplocephala transversaria (Krabbe, 1879) Baer, 1927.
Paranoplocephala ryjikovi Spassky, 1950.

Mastomys coucha

Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.
Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.
Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Mastomys erythroleucus

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend) Baer, 1924.

Meriones schawi

Mathevotaenia rodentinum (Joyeux, 1927) n. comb.
Skrjabinotaenia oranensis (Joyeux et Foley, 1930) Akhumian, 1946.

***Meriones* sp.**

Mathevotaenia rodentinum (Joyeux, 1927) n. comb.

Mesocricetus auratus

Catenotaenia cricetorum Kirschenblatt, 1949.

Microtus agrestis

Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.
Catenotaenia pusilla (Goeze) Janicki, 1904.

Microtus arvalis

Andrya montana Kirschenblatt, 1941.
Aprostatandrya (*Aprostatandrya*) *caucasica* (Kirschenblatt, 1938) n. comb.
Paranoplocephala brevis Kirschenblatt, 1938.
Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.
Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Microtus brandti

Catenotaenia sp. Kirschenblatt, 1938.

Microtus californicus

Paranoplocephala kirbyi Voge, 1948.

Microtus hirtus

Andrya sp. Elton, 1931.
Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

Microtus gapperi

Andria sp. Erickson, 1938.

Microtus nivalis

Andrya montana Kirschenblatt, 1941.
Paranoplocephala brevis Kirschenblatt, 1938.
Paranoplocephala dentata (Galli-Valerio, 1905) n. comb.
Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

Microtus ochrogaster

Aprostatandrya (*Aprostatandrya*) *microti* (Hansen, 1947) n. comb.
Paranoplocephala variabilis (Douthitt, 1915) Hansen, 1947.
Paranoplocephala troeschi Rausch, 1946.

Microtus pennsylvanicus

Andrya primordialis Douthitt, 1915.
Andrya sp. I. Erickson, 1938.
Andrya sp. II. Erickson, 1938.
Andrya sp. IV. Erickson, 1938.
Paranoplocephala troeschi Rausch, 1946.

Microtus socialis

Aprostatandrya (*Aprostatandrya*) *caucasica* Kirschenblatt, 1938, n. comb.
Paranoplocephala brevis Kirschenblatt, 1938.
Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

Microtus ungurensis

Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

***Microtus* sp.**

Paranoplocephala variabilis (Douthitt, 1915) Hansen, 1947.

Mus damarensis

Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.

Mus moggi?

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.
Metacapsifer abberratus (Baer, 1924) n. comb.

Mus musculus

Mathevotaenia rodentinum (Joyeux, 1927) n. comb.
Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.
Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Mus rufinus

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

Mus wagneri

Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Myopotamus coypus

Andrya sp. Schulz et Petrov, 1933.

Neotoma fuscipes

Aprostatandrya (*Aprostatandrya*) *neotomae* (Voge, 1946) n. comb.

Ochotona alpina

Schizorchis altaica Gvosdev, 1951.

Ochotona princeps

Schizorchis ochotonae Hansen, 1948.

Ondatra zibethica

Aprostatandrya (*Aprostatandrya*) *ondatrae* (Rausch, 1948) n. comb.
Monoecocestus americana (Stiles, 1895) n. comb.
Monoecocestus variabilis (Douthitt, 1915) Freeman, 1949.

Oryctolagus cuniculus

Andrya cuniculi (Blanchard, 1891) Railliet, 1893.
Andrya rhopalocephala (Riehm, 1881) Stiles, 1895.
Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.
Cittotaenia denticulata (Rudolphi, 1804) Riehm, 1881.
Mosgovoyia pectinata (Goeze, 1782) n. comb.
Paranoplocephala wimerosa (Moniez, 1880) Baer, 1927.

Otomys bisulcatus

Paranoplocephala acanthocirrosa Baer, 1924.

Otomys irroratus

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.
Paranoplocephala acanthocirrosa Baer, 1924.

Pallasiomys erythrourus

Catenotaenia cricetorum Kirschenblatt, 1949.

Pelomys flater

Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.

Perognathus californicus

Catenotaenia linsdalei McIntosh, 1941.

***Peromyscus* sp.**

Andrya primordialis Douthitt, 1915.

Pitymys daghestanicus

Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

Pitymus majori

Paranoplocephala brevis Kirschenblatt, 1938.
Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1793) Lühe, 1910.

Rattus marungensis

Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Rattus norvegicus

Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.
Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.
Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.
Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Rattus rattus

Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.
Inermicapsifer muricola (Baylis, 1915) n. comb.
Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.
Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.
Bertiella anapolytica Baylis, 1934.

***Rattus* sp.**

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.
Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Rhabdomys pumilio

Inermicapsifer guineensis (Graham, 1908) Baer, 1924.
Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Rhombomys opimus

Catenotaenia rhombomidis Schulz et Landa, 1934.

Sciurus hudsonicus

Andrya primordialis Douthitt, 1915.

Sciurus lis

Catenotaenia dendritica (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Sciurus niger

Catenotaenia sp. Graham et Uhrich, 1943.

Sciurus vulgaris

Catenotaenia dendritica (Goeze, 1782) Janicki, 1904.
Mosgovoyia pectinata (Goeze, 1782) Spassky, 1951.

***Sciurus* sp.**

Catenotaenia dendritica (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Sigmodon hispidus

Monoecocestus sigmodontis (Chandler et Suttles, 1922) n. comb.

Steatomys pratensis

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

Stenodactylus gundi

Andrya gundii (Joyeux, 1932) sp. nov.

Sylvilagus floridanus

Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) n. comb.
Mosgovoyia perplexa (Stiles, 1895) Spassky, 1951.
Ctenotaenia variabilis Stiles, 1895.

Sylvilagus nuttalli

Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) n. comb.
Mosgovoyia perplexa (Stiles, 1895) Spassky, 1951.
Ctenotaenia variabilis Stiles, 1895.

Sylvilagus oudubont

Ctenotaenia variabilis Stiles, 1895.

Sylvilagus palustris

Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) n. comb.
Ctenotaenia variabilis Stiles, 1895)

Sylvilagus pinetis

Mosgovoyia pectinata americana (Douthitt, 1915) n. comb.
Mosgovoyia perplexa (Stiles, 1895. Spassky, 1951.

Synaptomys cooperi

Andrya sp. Erickson, 1838.

Tatera lobengulae

Aprostatandrya (*Sudarikovina*) *africana* (Baer, 1933) n. comb.

Taterona kempi

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.
Skrjabinotaenia lobata (Baer, 1925) n. comb.

Thomomys bottae

Catenotaenia linsdalei McIntosh, 1941.

Thryonomys swinderenianus

Fuhrmannella transvaalensis Baer, 1925.

***Thryonomys* sp.**

Fuhrmannella transvaalensis Baer, 1925.

Viscacia viscacia

Mosgovoyia viscaciae Spassky, 1951.

Xerus erythropus

Aprostatandrya (*Sudarikovina*) *monodi* (Joyeux et Bare, 1930) n. comb.

Xerus rutilis

Catenotaenia geosciuri Ortlepp, 1938.

***Muridae* gen. sp.**

Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.
Metacapsifer aberratus (Baer, 1924) n. comb.

Отряд хищные *Carnivora*

Canis familiaris

? *Anoplocephala* sp.
? *Avitellina* sp.
? *Bertiella* sp. Africa et Garcia, 1935.

Galerella gracilis

Mathevotaenia ichneumontis (Baer, 1924) n. comb.
? *Inermicapsifer guineensis* (Graham, 1908) Baer, 1924.

Gallerella sanguineus

Mathevotaenia hespestis (Kofend, 1917) n. comb.

Genetta rubiginosa

Oschmarenia (*Morosovella*) *genettae* (Ortlepp, 1937) n. comb.

Herpestes albopunctatus

Mathevotaenia amphisbeteta (Meggitt, 1924) n. comb.

Herpestes auropunctatus

Mathevotaenia amphisbeteta (Meggitt, 1924) n. comb.
Mathevotaenia erinacei (Meggitt, 1920) n. comb.

Martes martes

Anoplocephalidae gen. sp.

Meles meles

Atriotaenia (*Ershovia*) *incisa* (Railliet, 1899) n. comb.

Mephitis elongata

Oschmarenia (*Morosovella*) *mephitis* (Skrinker, 1935) n. comb.

Mustela erminea

? *Anoplocephalidae* gen. sp.

Nasua nasua

Atriotaenia (*Atriotaenia*) *sandgroundi* (Baer, 1935) n. comb.

Procyon lotor

Atriotaenia (*Ershovia*) *procyonis* (Chandler, 1942) n. comb.

***Putorius* sp.**

Mathevotaenia ichneumontis (Baer, 1924) n. comb.

Spilogale interrupta

Oschmarenia (*Inversia*) *oklahomensis* (Peery, 1939) n. comb.

***Vulpes* sp.**

Anoplocephalidae gen. sp.
Mosgovoyia ? *pectinata* (Goeze, 1782) n. comb.

Отряд даманы *Hyracoidea*

Procavia abyssinicus

Anoplocephala spatula (Linstow, 1901) Janicki, 1910.
Inermicapsifer hiracis (Rudolphi, 1910) Janicki, 1910.
Inermicapsifer interpositus Janicki, 1910.

Procavia brucei

Anoplocephala spatula (Linstow, 1901) Janicki, 1910.
Inermicapsifer apospasmation Bischoff, 1912.
Inermicapsifer lopas Bischoff, 1912.
Inermicapsifer prionodes Bischoff, 1912.
Pericapsifer pagenstecheri (Setti, 1897) n. comb.

Procavia capensis

Anoplocephala spatula (Linstow, 1901) Janicki, 1910.
Inermicapsifer hyracis (Rud., 1810) Janicki, 1910.
Inermicapsifer interpositus Janicki, 1910.
Inermicapsifer settii Janicki, 1910.
Pericapsifer norhalli (Baer, 1924) n. comb.
Pericapsifer pagenstecheri (Setti, 1897) n. comb.

Procavia lademanni

Pericapsifer tanganyikae (Baer, 1933) n. comb.

Procavia mossambicus

Anoplocephala spatula (Linstow, 1901) Janicki, 1910.

Procavia slatini

Inermicapsifer gondokorensis (Klaptoze, 1906) Bischoff, 1913 nom. nudum.

Procavia syriaca

Inermicapsifer hyracis (Rud., 1810) Janicki, 1910.
Inermicapsifer interpositus Janicki, 1910.
Inermicapsifer sinaitica (Bischoff, 1912) n. sp.

***Procavia* sp.**

Anoplocephala spatula (Linstow, 1901), Janicki, 1910.
Inermicapsifer hyracis (Rud., 1910) Janicki, 1910.
Inermicapsifer abyssinicus Bischoff, 1912.
Inermicapsifer apospasmation Bischoff, 1912.
Inermicapsifer interpositus Janicki, 1910.

Inermicapsifer lopas Bischoff, 1912.
Inermicapsifer prionodes Bischoff, 1912.
Pericapsifer norhalli (Baer, 1924) n. comb.
Pericapsifer pagenstecheri (Setti, 1897) n. comb.

Отряд слоны *Proboscidea*

Elephas indicus

Anoplocephala manubriata Railliet, Henry et Bauche, 1914.

Отряд парнокопытные *Artiodactyla*

Aepyceros melampus

Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879)

Alces alces

Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Moniezia sp. Wetzel er Enick, 1936.

Alces americana

Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Moniezia sp. Wallace, 1934.
Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

Antilocapra americana

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchardi, 1891.
Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

Antilopa cervicapra

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Blastocercus campestris

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Blastocercus paludosus

Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

Bos bison

Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

Bos taurus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Avitellina goughi Woodland, 1927.
Stilesia globipunctata (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.
Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903.
Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).

Bubalus bufellus

Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Bubalus caama

Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).

Bubalus caffer

Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903.

Bubalus sp.

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

Camelus bactrianus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Stilesia vittata Railliet, 1896.
Stilesia globipunctata (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.

Camelus dromedarius

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Avitellina aegyptica Nagaty, 1929.
Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Stilesia vittata Railliet, 1896.

Camelus sp.

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Stilesia globipunctata (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.
Stilesia vittata Railliet, 1895.

Connochactus taurinus

Thysaniezia connochaeti (Fuhrmann, 1943) n. comb.

Capra hircus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Moniezia (s. lato) *caprae* Rudolphi, 1810.
Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Avitellina goughi Woodland, 1927.
Avitellina tatia Bhalerao, 1936.
Stilesia globipunctata (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.
Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903.
Stilesia vittata Railliet, 1896.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).
Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

Capra pyrenaica

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Capreolus capreolus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Moniezia (s. lato) *crucigera* (Nitsch, 1866) Railliet, 1893.

Capreolus pygargus

Avitellina arctica Kolmakov, 1938.
Avitellina pygargi (Cholodkowsky) n. comb.
Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

***Capreolus* sp.**

Moniezia sp. Kock, 1942.

Cephalophus grimmia

Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Cephalophus monticola

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903.

***Cephalophus* sp.**

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

***Cephalophus* sp.**

Avitellina aegyptica Nagaty, 1929.

Cervus elaphus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (s. lato) *crucigera* (Nitzsch, 1866) Railliet, 1893.

Damaliscus pygargus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Dicotyles albirostris

Monoecocestus decrescens (Diesing, 1856) Fuhrmann, 1932.

Dicotyles angulatus

Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

Dicotyles tajacu

Monoecocestus decrescens (Diesing, 1856) Fuhrmann, 1932.

***Dicotyles* sp.**

Monoecocestus decrescens (Diesing, 1856) Fuhrmann, 1932.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

Gazella dorcas

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Hippotragus beckeri

Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

Hippotragus equinus

Moniezia (*Blanchariezia*) ? *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Avitellina sandgroundi Woodland, 1935.

Stilesia globipunctata (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.
Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903.

Ibex ibex

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Kobus ellipsiprymnus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Stilesia globupunctata (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.

***Kobus* sp.**

Avitellina ricardi (Woodland, 1928) Southwell, 1929.

Lama vicugna

Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879)

Mazama nana

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

Mazama rufus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

***Mazama* sp.**

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Okapia johnstoni

Stilesia okapi Leiper, 1935.

Oreamnos americanus

Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

Oreotragus oreotragus

Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.

Ovibos moschatus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Ovis ammon

Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

Ovis aries

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Moniezia (s. lato) *nullicollis* Moniez, 1891.
Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Avitellina chalmersi Woodland, 1927.
Avitellina goughi Woodland, 1927.
Avitellina sp., Gamcemlidze, 1941.
Stilesia globipunctata (Rivolta, 1874) Railliet, 1893.
Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903.
Stilesia vittata Railliet, 1896.

Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).
Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

***Ovis* sp.**

Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911
Thysanosoma actinioides Diesing, 1834.

Pediotragus horstocki

Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Pediotragus sharpei

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.

Phacochoerus aethiopicus

Moniezia (*Baeriezia*) *mettami* Baylis, 1934.
Paramoniezia phacochoeri Baylis, 1927.

Poephagus grunniens

Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Rangifer caribou

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Rangifer tarandus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Baeriezia*) *baeri* Skrjabin, 1931.
Cittotaenia dratchynskii Romanovitsch, 1915.
Avitellina arctica Kolmakov, 1938.

Redunca amadirum

Moniezia (*Moniezia*) *monardi* Fuhrmann, 1931.

Redunca arundinum

Avitellina monardi Fuhrmann, 1932.
Moniezia (*Moniezia*) *monardi* Fuhrmann, 1931.

Rupicapra rupicapra

Moniezia (s. lato) *rupicaprae* Galli-Valerio, 1929.
Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Rupicapra tragus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Sus cristatus

Pseudanoplocephala crawfordi Baylis, 1927.

Sus scrofa

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).

Sus? scrofula

Paramoniezia suis Maplestone et Southwell, 1923.

***Sus* sp.**

Pseudanoplocephala crawfordi Baylis, 1927.

Taurotragus oryx

Avitellina ? centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Avitellina edifontaineus (Woodland, 1928) Southwell, 1929.
Avitellina monardi Fuhrmann, 1932.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).

Tetraceros quadricornis

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Tragelaphus scriptus

Avitellina centripunctata (Rivolta, 1874) Gough, 1911.
Stilesia hepatica Wollfhügel, 1903.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).

Отряд непарнокопытные *Perissodactyla*

Dicerorhynus sumatrensis

Anoplocephala ? latissima Deiner, 1912.

Ceratotherium simum

Anoplocephala gigantea (Peters, 1856) Blanchard, 1891.

Diceros bicornis

Anoplocephala gigantea (Peters, 1856) Blanchard, 1891.

Equus asinus

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.

Equus burchelli

Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.
Anoplocephala rhodesiensis Yorke et Southwell, 1921.

Equus caballus

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.
Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831) Baer, 1927.
Moniezia (*Blanchariezia*) *pallida* Mönnig, 1926.

Equus caballus* x *Equus asinus

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831) Baer, 1927.

Equus grevyi

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1780) Sprengel, 1905.

Equus quagga

Anoplocephala rhodesiensis Yorke et Southwell, 1921.
Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.

Equus zebra

Anoplocephala rhodesiensis Yorke et Southwell, 1921.

Hippopotamus amphibius

Moniezia (s. lato) *amphibia* Linstow, 1901.
Moniezia sp. Sandground, 1936.

Rhinoceros sondaicus

Anoplocephala diminuta Sandground, 1933.
Anoplocephala latissima Deiner, 1912.

Rhinoceros unicornis

Anoplocephala latissima Deiner, 1912.

Tapirus terrestris

Flabelloskrjabinia globiceps (Diesing, 1856) n. comb.

***Tapirus* sp.**

Flabelloskrjabinia tapirus (Chin, 1938) n. comb.

Отряд полуобезьяны *Prosimiae*

Lemur macao

Thysanotaenia lemuris Beddard, 1911.

Lemur varius

Thysanotaenia lemuris Beddard, 1911.

***Lemur* sp.**

Thysanotaenia lemuris Beddard, 1911.

Nycticebus tardigradus

Mathevotaenia lemuris (Beddard, 1916) n. comb.

Отряд обезьяны *Simiae*

Alouatta belzebul

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Alouatta caraya

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.
Bertiella mucronata (Meyner, 1895) Stiles et Hassall, 1902.

Alouatta nigra

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.
Bertiella mucronata (Meyner, 1895) Stiles et Hassal, 1902.

Anthropopithecus troglodytes

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Ateles vellerosus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Brachyteles arachnoides

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.
Moniezia (*Baeriezia*) *rugosa* (Diesing, 1850) Lühe, 1895.

Callicebus amictus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Callicebus calligatus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Callicebus melanurus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Callicebus nigrifrons

Bertiella mucronata (Meyer, 1895) Stiles et Hassall, 1902.

Callicebus personatus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Callicebus torquatus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Cebus apella

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Cebus capucinus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Cebus fatuellus

Bertiella mucronata (Meyner, 1895) Stiles et Hassall, 1902.
Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.
Moniezia (*Baeriezia*) *rugosa* (Diesing, 1850) Lühe, 1895.

Cebus macrocephalus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Cebus niger

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Cebus robustus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Cebus xanthostomus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Cercopithecus fuliginosus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Cercopithecus neglectus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Cercopithecus pygerythrus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Cercopithecus callithrichus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Cercopithecus schmidti

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Cynomolgus cynomolgus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Cynomolgus irus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Cynomolgus? philippinensis

Anoplocephalidae gen. sp.

Cynomolgus sinicus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Gorilla beringei

Anoplocephala gorillae Nybelin, 1927.

Hamadryas hamadryas

Bertiella hamadryas (Pierantoni, 1928)
Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Hapale melanura

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Hylobates hoolock

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Macacus rhesus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Mystax bicolor

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Mystax ursulus

Mathevotaenia megastoma (Diesing, 1850) n. comb.

Simia satyrus

Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.

Человек *Homo sapiens*

Thysanotaenia cubensis (Kouri, 1939) n. comb.
Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.
Inermicapsifer arvicanthidis (Kofend, 1917) Baer, 1924.

Б. ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ХОЗЯЕВА

ПАУКООБРАЗНЫЕ *ARACHNOIDEA*

Отряд клещи *Acarina*

Adoristes ovatus

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

Allogalumna longiplumus

Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1851) Baer, 1927.

***Achipteria* sp.**

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.
Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831) Baer, 1927.

***Carabodidae* gen. sp.**

Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.

***Ceratozetes* sp.**

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.
Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831) Baer, 1927.

Cepheus cepheiformis

Cittotaenia denticulata (Rud., 1804) Riehm, 1881.
Ctenotaenis ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Galumna emarginata

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Galumna nervosus

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.
Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831) Baer, 1927.

Galumna obvious

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.
Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.
Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (*Blanchariezia*) *benedeni* (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831) Baer, 1927.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).

Galumna nigra

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Galumna virginiensis

Moniezia (*Moniezia*) *expansa* (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Glyciphagus domesticus

Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) Janicki, 1904.

Liacarus coracinus

Cittotaenia denticulata (Rud., 1804) Riehm, 1881.
Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Liebstadia similis

Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Notaspis coleoptratus

Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Oribatula minuta

Moniezia (Moniezia) expansa (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Pelops acromius

Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Pelops tardus

Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Peloribates curtipilus

Moniezia (Moniezia) expansa (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Protoschelobates seghettii

Moniezia (Moniezia) expansa (Rud., 1810) Blanchard, 1891.

Scheloribates laevigatus

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1781) Blanchard, 1848.
Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902.
Cittotaenia denticulata (Rud., 1804) Riehm, 1881.
Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.
Moniezia (Moniezia) expansa (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (Blanchariezia) benedeni (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.
Thysaniezia giardi (Moniez, 1879).

Scheloribates latipes

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.
Moniezia (Moniezia) expansa (Rud., 1810) Blanchard, 1891.
Moniezia (Blanchariezia) benedeni (Moniez, 1879) Blanchard, 1891.

***Scheloribates* sp.**

Anoplocephala magna (Abildgaard, 1789) Sprengel, 1905.
Anoplocephala perfoliata (Goeze, 1782) Blanchard, 1848.
Paranoplocephala mamillana (Mehlis, 1831) Baer, 1927.

Scutovertes minutus

Cittotaenia denticulata (Rud., 1804) Riehm, 1881.
Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Thichoribates incisellus

Cittotaenia denticulata (Rud., 1804) Riehm, 1881.
Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

Xenillus tegeocranus

Ctenotaenia ctenoides (Railliet, 1890) n. comb.

НАСЕКОМЫЕ *INSECTA*

Отряд жуки *Coleoptera*

Anthrenus verbasci

Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

Attagenus piceus

Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

Tenebroides mauritanicus

Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

Tribolium confusum

Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

Tribolium ferrugineum

Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

Trogoderma versicolor

Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

Отряд чешуекрылые *Lepidoptera*

Plodia interpunctella

Mathevotaenia symmetrica (Baylis, 1927) Akhumian, 1946.

ДОПОЛНЕНИЕ

После того как монография была подготовлена к выпуску из печати, в наше распоряжение поступило несколько литературных источников, дающих основание пополнить систематическую часть работы.

СЕМЕЙСТВО *ANOPLOCEPHALIDAE* CHOLODKOWSKY, 1902

Род *Paranoplocephala* Lühe, 1910

1. Рауш и Шиллер, 1949, дополняют род *Paranoplocephala* видом *Paranoplocephala borealis* (Douthitt, 1915) Rausch et Schiller, 1949.

Синонимы: *Anoplocephala variabilis borealis* Douthitt, 1915.

Хозяева: полевки — *Microtus* sp., гофер *Geomys bursarius* (Shaw.).

Не исключена возможность, что *P. borealis* является синонимом *P. variabilis*.

2. Видовое имя *Paranoplocephala infrequens* (Douthitt, 1915) по Раушу и Шиллер, 1949, сохраняется за видом цестод полевок, описанным позднее под названием *P. troeschi* Rausch, 1946, которое переходит в число синонимов *P. infrequens*. В связи с этим *P. variabilis* Douthitt, 1915, списанная Бэром в синонимы *P. infrequens*, приобретает значение самостоятельного вида.

3. Бэр, 1949, включает в состав данного рода еще один вид — *Paranoplocephala isomydis* (Setti, 1892) Baer, 1949.

Синонимы: *Taenia isomydis* Setti, 1892; *T.* (Davainea) *isomydis* (Setti, 1892) Parona, 1900; *Raillietina* (?) *isomydis* (Setti, 1892) Fuhrmann, 1920; *Hymenolepis isomydis* (Setti, 1892) Meggitt, 1924, nec Parona, 1907.

Хозяин: *Isomys* (=*Arvicanthis*) *abyssinicus* Rüpp.

Место обнаружения: Эритрея (Африка).

Род *Paronia* Diamare, 1900

Фурман и Бэр, 1943, описали новый вид паронии — *Paronia zawattarii* Fuhrmann et Baer, 1943.

Хозяева: птицы — мыши *Colius striatus erlangeri* Zed.

Место обнаружения: Абиссиния.

По форме матки этот вид напоминает *Paronia calcauteriňa*.

Род *Taufikia* Woodland, 1928

Синоним: *Gidhaia* Johri, 1934.

Лопец-Нейра, 1935, относит данный род к числу дилепидид, однако Фурман и Бэр, 1943, включают его в подсемейство *Anoplocephalinae*.

Диагноз (по Фурману и Бэру, 1943, стр. 119). Аноплоцефалины средних размеров. Имеется одна пара продольных экскреторных сосудов. Половые протоки проходят между экскреторным сосудом и нервом. Половые отверстия неправильно чередуются. Бурса цирруса маленькая, может содержать небольшой семенной пузырек. Наружный семенной пузырек окружен железистыми клетками. Семенники располагаются в две боковые группы, соединенные между собой впереди женских половых желез. Последние располагаются в поральной половине сегмента. Матка появляется очень рано в форме небольшого трехлопастного мешка, который вскоре разрастается, заполняя весь членик и выходя в сторону за линию экскреторных сосудов. Яйца без грушевидного аппарата. Взрослые у хищных птиц.

Типичный вид: *Taufikia edmondi* Woodland, 1928. К этому роду относят два вида.

Taufikia edmondi Woodland, 1928

Синонимы: *Gibhaia indica* Johri, 1934; *Taufikia indica* (Johri, 1934) Lorez-Neyra, 1935.

Хозяева: грифы *Gyps ruppelli* Nat., *G. indicus* Scop., *Torgos tracheliotus nubicus* (Smith.).

Географическое распространение: Африка, Индия.

Taufikia magnisomum (Southwell, 1930) Lopez-Neyra, 1935

Синонимы: *Parvirostrum magnisomum* Southwell, 1930; *Gidhaia magnisomum* (Southwell, 1930) Johri 1934.

Хозяева: грифы — *Pseudogyps africanus* (Salv.).

Географическое распространение: Африка (Абиссиния) и Индия.

Род *Aprostatandrya* (Kirschenblatt, 1938) n. gen.

Синоним: *Andrya (Aprostatandrya)* Kirschenblatt, 1938.

Рауш и Шиллер, 1949, пересмотрели видовой состав цестод полевок Сев. Америки, которые по нашей системе относятся к родам *Andrya* и *Aprostatandrya*. При этом целый ряд видов, описанных в недавнее время, перевели в синонимы *A. macrocephala* (Douthitt) и пополнили список ее хозяев.

Aprostatandrya macrocephala (Douthitt, 1915) n. comb.

Синонимы: *Andrya translucida* Douthitt, 1915; (?) *Andrya caucasica* Kirschenblatt, 1938; *Andrya microti* Hansen 1947; *Andrya ondatrae* Rausch, 1948.

Хозяева: грызуны *Geomys bursarius* Shaw., *Thomomys talpoides tenellus* Goldman (сем. *Geomyidae*), *Microtus p. pensylvanicus* Ord., *M. pensylvanicus drumondi* (Audubon et Bachman), *M. p. modestus* (Baird), *M. ochrogaster* (Wagner), *M. townsendii* (Bachman), *M. t. pugeti* Dalques, *M. richardsoni macropus* (Merriam), *M. socialis satunini* Ogn., *Ondatra z. zibethica* L., *Cricetulus migratorius* Pall., *Sigmodon h. hispidus* Say et Ord.

СЕМЕЙСТВО *LINSTOWIIDAE* (MOLA, 1929) SPASSKY, 1949

Род *Oochoristica* Lühe, 1898

1. В состав этого рода Бэр, 1949, включает цестод грызунов *Oochoristica dipi* (*Parona*, 1900) n. comb.

Синоним: *Taenia* (Andrya) *dipi Parona*, 1900.

Хозяин: тушканчик *Dipus aegypticus* Hass.

Место обнаружения: Триполитания.

По морфологическому и экологическому признакам этот вид резко отличается от типичных представителей рода *Oochoristica*, по всей вероятности его следует перенести в род *Mathevotaenia*, который включает все другие виды цестод грызунов, числящиеся ранее в составе рода *Oochoristica*.

2. Воудж и Фокс, 1950, описали новый вид цепней ящериц *Oochoristica scelopori* Voge et Fox, 1950.

Хозяева: ящерицы *Sceloporus occidentalis, S. graciosus.*

Место обнаружения: Калифорния (США).

3. М. Н. Дубинина, 1947, отмечает у даурского суслика *Gitellus dauricus Oochoristica* sp. (СССР, Сибирь). По принятой нами системе этот вид, повидимому, должен быть отнесен к роду *Mathevotaenia.*

Литература: Дубинина, М. Н. 1947. Паразитические черви млекопитающих Даурской степи. Рефераты н.-и. работ Отд. биол. наук АН СССР за 1945 г., стр. 178—179. Baer J. G. 1949. Contributions a la faune helminthologique africaine. Acta tropica Basel, VI (I): 41—45, fig. 1. Rausch R. et Schiller E. L. 1949. A critical study of North American Cestodes of the Genus Andrya with speciae reference to A. macrocephala Douthitt, 1915 (*Cestoda*: *Anoplocephalidae*). Journ. Parasitology, v. XXXV, N 3, pp. 306—311. Rausch R. et Schiller E. L. 1949. Some observations on Cestode of the genus Paranoplocephala Lühe parasitic in North American voles (Microtus spp). Proc. Helminthol. Soc. of Washington, v. XVI (I), pp. 23—31. Southwell H. 1930. Fauna British India. II, Cestoda, p. 168—170, 323—324. Voge M. a. Fox W. 1950. A new Anoplocephalid cestode *Oochoristica scelopori* n. sp., from the Pacific Fence Lizard, *Sceloporus occidentalis*. Trans Amer. Microscop. Soc., v. LXIX, N 3, pp. 236—242; fig. 1—9.

ЛИТЕРАТУРА

Антинин Д. Н. 1948. Пастбищная профилактика гельминтозов сельскохозяйственных животных. Ветеринария, № 4, стр. 38—40.

Артюх Е. С. 1936. Материалы по гельминтофауне овец УССР. Учен. записки Витебск. ветерин.-зоотехнич. ин-та, IV, стр. 115—122.

Ахумян К. С. 1945. К изучению гельминтофауны серой крысы (*Rattus norvegicus*) в Армении. Доклады Акад. наук Армянской ССР, т. III, № 2, стр. 59—64.

Ахумян К. С. 1945а. Ленточные черви (*Cestodes*) домовой мыши в Армении. Известия Акад. наук Армянской ССР. Естественные науки, № 3, стр. 57—68.

Ахумян К. С. 1946. К перестройке систематики цестод рода *Catenotaenia* Janicki, 1904. Гельминтологический сборник, посвященный акад. К. И. Скрябину. Изд. Акад. Наук СССР. Москва — Ленинград, стр. 37—41.

Баданин Н. В. 1935. Опыт качественного и количественного учета паразитических червей верблюда, обследованного методом полных гельминтологических вскрытий. Труды Туркменского с.-х. ин-та, т. I, стр. 3—13.

Баданин Н. В. (Badanine N. V.). 1938. Sur la question d'helminthofaune du chameau en Turkmenie. Livro Jubilar do professor Lauro Travassos, pp. 61—79.

Баданин Н. В. 1948. Телязиоз глаз и общий характер гельминтофауны верблюдов в Узбекистане. Всесоюзн. ин-т гельминтологии им. акад. К. И. Скрябина. Сборник работ по гельминтологии. К 40-летию научной деятельности акад. К. И. Скрябина, Москва, стр. 51—54.

Бакулева Н. А. 1939. Диагностика аноплоцефалидозов лошади. Доклады Всесоюзн. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина.

Бакулева Н. А. 1939а. Диагностика и терапия аноплоцефалидоза лошадей. Пленум Ветерин. секции Акад. с.-х. наук. Москва. Абстракт в Ветерин. бюллет., 1946, т. XVI, № 5, стр. 153.

Бакулева Н. А. 1939б. Прижизненная диагностика аноплоцефалидозов лошадей. Доклады Всесоюзн. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, № 1, стр. 40.

Баскаков В. П. 1924. К фауне паразитических червей туркестанских верблюдов. Труды Гос. ин-та экспер. ветеринарии, т. II, № 1, стр. 102—103.

Баскаков В. П. 1928. Работа пятьдесят четвертой Союзн. гельминт. экспедиции в Костромской губ. Кострома, 52 стр.

Баскаков В. П. 1936. Паразитарные болезни овец Узбекистана. Труды научно-иссл. ветер. опытной станции НКЗ Узб. ССР, вып. 7, стр. 76—81.

Баскаков В. П. 1936а. К биологии аноплоцефалид (ленточных червей) овец. Труды Научно-иссл. ветер. опытн. станции. Узб. ССР, вып. 7. Сборник 1. Паразитарные болезни овец Узбекистана.

Башкирова Е. Я. 1941. Изучение биологии *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782) паразита лошади. Вестник сельскохозяйственных наук. Ветеринария, Сельхозгиз, № 2, стр. 57—67.

Башкирова Е. Я. 1941а. К изучению биологии *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782)— ленточного гельминта лошади. ДАН СССР. (Н. сер.), XXX, № 6, стр 570—572.

Беклемишев В. Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Москва, 489 стр.

Блюмберг Г. (Blumberg G.). 1877. Anatomie der *Taenia plicata, T. perfoliata* und *T. mamillana*. Archiv für wissenschaftliche und practische Tierheilkunde. Berlin, V, № 3, p. 33.

Блюмберг Г. 1886. Отчет о вскрытиях за 1883—1885 годы. Учен. записки Казанского ветерин. ин-та, т. III, № 1, стр. 30—31.

Блюменфельд М. Л. 1904. Из наблюдений над эпизоотиями ленточно-глистной болезни овец в Московской губернии. Архив ветерин. наук, кн. I, стр. 29—38.
Боев С. Н. 1936. Глистные заболевания овец Казахстана и состояние борьбы с ними. «Колхозный Казахстан», Алма-Ата, № 2, стр. 68—71.
Боев С. Н. 1939. Гельминтофауна овец Юго-Восточного Казахстана. Казахский научно-исслед. ветерин. ин-т. Труды, т. II, стр. 171—244, Алма-Ата.
Боев С. Н. 1946. Глистные болезни овец и коз и меры борьбы с ними. Ш. Мониезиоз, Алма-Ата. Каз. ОГИЗ, стр. 17—29.
Боев С. Н., Соколова И. Б., Бондарева В. И. 1948. К познанию гельминтофауны архара Казахстана. Известия Акад. наук Казахской ССР. Серия биологическая, № 44, вып. 6, стр. 85—98.
Боль К. Г. 1904. Отчет о вскрытиях, произведенных в Казанском ветеринарном ин-те за годы 1886—1904. Учен. записки Казанского ветерин. ин-та. XXI, (5—6), стр. 367—377.
Бондарева В. И. 1940. К вопросу о распространении главнейших гельминтозов сельскохозяйственных животных в Южно-Казахстанской области. Труды Казахского научно-исслед. ветерин. ин-та, III, стр. 143—159, Алма-Ата.
Бондарева В. И. 1940а. К вопросу о распространении важнейших гельминтозов сельскохозяйственных животных в Восточно-Казахстанской области. Там же, т. IV, стр. 261—275.
Брандт Э. 1887. Животные паразиты домашних млекопитающих и птиц. Архив ветеринарных наук.
Брандт Э. 1890. Животные паразиты домашних млекопитающих и птиц. СПб. Группа III. Невооруженные цепни (*Anoplotaeniae*), стр. 380—386.
Брандт Э. 1908. Медицинская зоология. Харьков, 176 стр.
Буржанадзе П. Л. 1937. Глистные инвазии с.-х. животных Грузии по материалам 115-й С. Г. Э. Труды Грузинского НИВИ, т. IV.
Буржанадзе П. Л. 1937а. Глистные инвазии с.-х. животных Грузии по материалам 115-й С. Г. Э. Труды Гос. ин-та экспер. ветеринарии, IV, стр. 173—175. Тбилиси.
Буржанадзе П. Л. 1939. Борьба с гельминтозами с.-х. животных в Грузинской ССР. Протозойные и глистные болезни крупного рогатого скота и овец. Сельхозгиз, Москва. Часть вторая. Гельминтозные болезни, стр. 76—78.
Буржанадзе П. Л. 1943. К вопросу о важнейших гельминтозах с.-х. животных Грузии. Грузинская ветерин. опытная станция, Труды, т. 8, стр. 36—61. Тбилиси.
Буржанадзе П. Л. 1943а. О глистных инвазиях однокопытных. Грузинская научно-исслед. ветерин. опытн. станция, Труды, т. VIII, стр. 63—72.
Величикин П. А. 1939. Глистные заболевания овец. Ростиздат. Ростов н/Дону. *Anoplocephalidae*, стр. 20—28, рис. 3—7.
Верещагин М. Н. 1926. К фауне паразитических червей коз Туркестана. Труды Гос. ин-та экспер. ветеринарии. Москва, II, № 2, стр. 20—32.
Вильданов М. Г. 1939. (Выступл. в прениях по докладу Буржанадзе). Протозойные и глистные болезни крупного рогатого скота и овец. Сельхозгиз, Москва. Часть вторая. Гельминтозные болезни, стр. 80—81.
Витенберг Г. Г. 1927. К познанию гельминтофауны Казанской губ. Сборник работ по гельминтологии, посвященный проф. К. И. Скрябину, стр. 50—53. Москва.
Гаибов А. Д. 1937. К изучению фауны паразитических червей лошадей Азербайджана. Работы по гельминтологии. Сборник, посвященный 30-летию деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 178—179. Москва.
Гаибов А. Д. 1949. Гельминты и гельминтозы овец Азербайджана. Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, Москва, т. II, стр. 218—222.
Гамцемлидзе С. Я. 1941. К характеристике фауны паразитических червей млекопитающих. Груз. ССР. Труды Тбилисск. гос. унив., XXI, стр. 123—187.
Гвоздев Е. В. 1948. Паразитофауна зайца-песчаника *Lepus tibetanus* Waterh, 1841. Известия Акад. наук Казахской ССР, вып. 6, стр. 113—139, рис. 1—6.
Гвоздев Е. В. 1951. Новый вид цестод пищухи *Ochotona alpina* Pall. Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. V.
Горшков И. П. 1936. Качественный и количественный анализ гельминтофауны овец Актанышского района Татарской Республики. Труды Казанск. НИВИ, № 2, стр. 148—154.
Гулецкая Н. В. 1940. К вопросу о распространении важнейших гельминтозов сельскохозяйственных животных в Северо-Казахстанской области. Труды Казахского научно-исслед. ветеринарного ин-та. Алма-Ата, IV, стр. 276—282.

Гулецкая Н. В. 1940а. Материалы к вопросу о распространении главнейших гельминтозов сельскохозяйственных животных в Алма-Атинской области Казахской ССР. Труды Казахского научно-исслед. ветерин. ин-та, т. III, Паразитарные заболевания сельскохозяйственных животных, стр. 132—143. Алма-Ата.
Джавадов М. К. 1935. Гельминтофауна овец и коз Азербайджана. Труды Азерб. ветерин. научно-исслед. ин-та. Сборник № 2, стр. 26—29.
Динник Ю. А. и Каменев В. П. 1937. Паразитические черви крыс и мышей города Краснодара. Труды Краснодарского гос. педагогич. ин-та, т. VI, вып. 1, стр. 175—182.
Добычин Н. П. 1940. Динамика гельминтозов в Чкаловской области. Труды Чкаловск. областн. ветерин. опытн. станции, т. 1, стр. 24—49.
Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Ленинград, 371 стр.
Догель В. А. 1947а. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов. Зоологический журнал, XXVI, № 6, стр. 481—492.
Ершов В. С. 1929. Работа 57-й Союзной гельмчнтологической экспедиции в Вятской губернии. 15/VI—1/X 1928 г., стр. 77. Вятка.
Ершов В. С. 1933. Качественный и количественный анализ гельминтофауны лошадей, подвергнутых полным гельминтологическим вскрытиям. Труды Среднеазиатского ветерин. научно-исслед. ин-та. Москва—Ташкент, 1(2), стр. 37—61.
Ершов В. С. 1933а. Работа 83-й Союзной гельминтологической экспедиции в Кассанском каракулеводческом совхозе Узбекгосторга. Там же, стр. 79—97.
Ершов В. С. 1936. Гельминтозы сельскохозяйственных животных. Москва — Ленинград, 232 стр.
Ершов В. С. и Малыгин С. А. 1937. Случай обнаружения мониезиоза (*Moniezia*) у человека. Медицинская паразйтология и паразитарные болезни, VI (5), стр. 627—629.
Ершов В. С. и др. 1935. Работа 142-й Союзной гельминтологической экспедиции в Сунском районе Кировского края (7 июня — 20 августа 1934). Труды Кировского зоотехническо-ветерин. ин-та, т. II, № 1—2, стр. 151—164.
Ершов В. С. и Нигматуллин. 1936. Фауна паразитических червей овец Муслюмовского овцеводческого совхоза Татарской республики. Труды Казанского научно-исслед. ветерин. ин-та, Казань II, стр. 155—161.
Ефимов А. В. 1938. К вопросу о глистных инвазиях зайца-беляка в Татарии и Башкирии. Труды Казанского научно-исслед. ветерин. ин-та, IV, стр. 33—38.
Засухин Д. Н., Тифлов В. Е. и Шульц Р. С. 1934. Эндо- и эктопаразиты песчанки — *Rhombomys opimus* Licht. Обзор III. Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Саратов, т. XIII, № 4, стр. 335—338.
Засухин Д. Н., Тифлов В. Е. и Шульц Р. С. 1935. (Sassuchin D. N., Tiflow W. E. und Schulz R. S.). Endo- und Ektoparasiten der Sandmaus *Rhombomys opimus* Licht. Zeitschrift für Parasitenkunde, Bd. VII, 5.
Захаревич Т. А. 1937. К вопросу эпизоотологии мониезиоза овец. Работы по гельминтологии. Сборник, посвященный 30-летию деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 792—794.
Захваткин А. А. 1947. Некоторые итоги перспектива развития сельскохозяйственной и общей акарологии в СССР. Зоол журнал, XXVI (5), стр. 437—449.
Иваницкий С. В. 1927. К фауне трематод позвоночных Украины. Ветеринарне діло. Журнал наукової та проектичної ветеринарії, № 5, стр. 36—42.
Иваницкий С. В. 1940. Материалы к гельминтофауне позвоночных Украины (фауна цестод, нематод и колючеголовых). Харьковск. ветерин. ин-т. Сборник трудов, XIX, № 1, стр. 129—155.
Инструкция о мероприятиях по предупреждению и ликвидации гельминтозов животных и птиц. Министерство сельского хозяйства. Удмуртиздат, Ижевск, 35 стр.
Исайчиков И. М. 1924. К фауне паразитических червей домашних грызунов Крыма. Труды Сибирск. ветерин. ин-та, Омск, VI, стр. 105—131.
Исайчиков И. М. 1927. Четырнадцатая Союзн. гельминтологическая экспедиция в Западную Сибирь (окр. г. Омска.) Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР, стр. 158—167.
Исайчиков И. М. 1927а. Союзные гельминтологические экспедиции в Западную Сибирь. Деятельность 28 гельминтологич. экспедиций в СССР, стр. 234.
Калантарян Е. В. 1926. К фауне паразитических червей грызунов Армении. Труды Тропич. ин-та Армении, 1, стр. 26—33.
Капитанаки М. В. 1946. О прижизненной диагностике аноплоцефалидоза у лошадей. Ветеринария, № 6—7, стр. 8—9.
Капустин В. Ф. и Петров А. М. 1930. Глистные болезни лошадей. 120 стр.
Карохин В. И. 1928. Гельминтофауна животных по данным патолого-анатомических вскрытий, произведенных в Казанском гос. ветерин. ин-те за 1902—1916 гг. Учен. записки Казанск. гос. ветерин. ин-та, XXXVIII (1), стр. 21—58.

Карохин В. И. 1930. К фауне паразитических червей. овец Татарской республики. Труды 1 областной научно-производств. конференции ветработников Татарской АССР, 1929, стр. 105—110.
Карохин В. И. и Горшков И. П. 1936. Общий очерк гельминтологических работ в устье реки Белой (Татария) в 1930 г. Труды Казанск. научно-исслед. ветерин. ин-та им. Боль, вып. 2, стр. 143—147.
Кашкаров Д. Н. и Станчинский В. В. 1940. Курс зоологии позвоночных животных. М.— Л., 1025 стр.
Квеситадзе И. Ф., Вартанов А. А. 1941. Применение технического медного купороса для дегельминтизации ягнят против мониезиоза. Ветеринария, № 4, стр. 15—16.
Кирис И. Д. 1948. Протозойные и глистные инвазии и их роль в динамике численности белки. Министерство заготовок СССР. Труды Всесоюзного научно-исслед. ин-та охотничьего промысла. Москва, вып. VIII, стр. 3—10.
Киршенблат Я. Д. 1938. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов в Закавказье. Ленинград.
Киршенблат Я. Д. 1939. Паразитические черви малоазийского суслика (*Citellus xanthoprymnus* Bennet) в Армении. Учен. записки Ленингр. гос. университета. Серия биологическая, № 11, стр. 116—128.
Киршенблат Я. Д. 1940. Промежуточные хозяева ленточных червей семейства *Anoplocephalidae*. Природа, № 2, стр. 83—85.
Киршенблат Я. Д. 1941. Новый ленточный червь из Закавказских полевок *Andrya* (s. str.) *montana* sp. n. Сообщения Акад. наук Груз. ССР, т. II, № 3, стр. 273—276.
Киршенблат Я. Д. 1947. О ленточных червях из рода *Cittotaenia* Riehm, 1881, паразитирующих в сусликах. Доклады Акад. наук Арм. ССР, VI, № 4, стр. 115—118.
Киршенблат Я. Д. 1948. Материалы к гельминтофауне грызунов Армении. Труды Зоологического института АН СССР, т. VIII, стр. 317—339.
Киршенблат Я. Д. 1949. К гельминтофауне закавказского хомяка (*Mesocricetus auratus brandti* Nehr.) Учен. записки Ленингр. гос. университета, № 101, № 19, стр. 110—127.
Кльосов М. Д., Гнатюк С. А. і Бекерман М. Я. 1941. Поширеність і динамика найголовніших гельмінтозів с.-г. тварин у Запорожській, Дніпропетровській, Полтавській, Вінницькій та Кам'янець-Подільській областях і в Молдавії. Наукові праці — Український інститут експериментальної ветеринарії, X, стр. 127—158.
Кльосов М. Д., Гнатюк С. А. і Бекерман М. Я. 1941. Поширеність найголовніших гельмінтозів с.-г. тварин у Харьківській, Сталінській і Ворошиловоградській областях. Там же, стр. 93—127.
Колмаков Д. В. 1938. *Avitellina arctica* n. sp.— новый паразит северного оленя Обдорского Севера. Труды Всесоюзного ин-та гельминтологии, III, стр. 148—151, Москва.
Колмаков Д. В. 1938. Описание нового вида *Moniezia rangiferina* у северных оленей. Труды Омск. ветерин. ин-та, XI, стр. 101—105.
Копырин А. В. 1937. Фауна паразитических червей овец и коз в Монгольской Народной Республике. Работы по гельминтологии. Сборник, посвященный 30-летию деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 296—301.
Копырин А. В. 1939. Распространение глистных заболеваний сельскохозяйственных животных в Тюменском районе. Тезисы и авторефераты научно-исследовательских работ на II межвузовской конференции Омской обл. (1938). Зооветеринарная секция, стр. 62—68 (на обложке ошибочно помечен год выпуска 1938).
Копырин А. В. и Бурикова Ю. Н. 1940. Распространение глистных заболеваний с.-х. животных Кагановичского и Одесского районов Омской области. Тезисы и авторефераты докладов на III областной научно-технич. конференции. Омск. Зооветеринарная секция, № 3, стр. 30—33.
Копырин А. В. и Черникова Х. Г. 1940. Распространение глистных заболеваний с.-х. животных Ишимского, Казанского и Арбатского районов Омской области. Там же, стр. 33—35.
Копырин А. В., Шашкова З. П. и Черникова Х. Г. 1940. Распространение глистных заболеваний с.-х. животных в Татарском округе. Там же, стр. 28—29.
Косминский П. А. 1941. Географическое распространение важнейших гельминтозов с.-х. животных в Киргизии. Киргизская ветерин. научно-исслед. опытная станция. Труды. Фрунзе, № 2, стр. 157—182.
Костылев Н. Н. и Змеев Г. Я. 1940. Паразитические черви грызунов Южного Таджикистана. Труды Таджикистанской базы АН СССР, XI, стр. 117—126.

Койранский М. М. 1907. *Taenia perfoliata* как причина смерти лошади. Вет. жизнь, № 8; стр. 117—119.
Краббе. 1879. Ленточные (*Cestodes*). Путешествие в Туркестан А. П. Федченко, том III. Зоогеографические исследования, часть II, Черви (*Vermes*). Тетрадь 1. Известия Импер. Общества Любителей Естествознания, т. XXXIV, № 1, стр. 1—23.
Кривошта Е. Е. 1948. Опыт дегельминтизации жеребят-сосунов при аноплоцефалезе. Ветеринария, № 4, стр. 21—23.
Куліков М. С. 1938. До гельмінтофауни коня (диктіокаульоз, пробстамаіріоз, аноплоцефалідози). Труды Інституту зоології та біології Акад. наук УРСР. Київ, т. XIX, № 21—22, стр. 171—175.
Куліков М. С. 1941. Поширеність найголовніших гельмінтозів с.-г. тварин на території Київської і Житомирської областей. Наукові праці Українського інституту експериментальної ветеринарії, т. X, стр. 60—82.
Куліков М. С. і Чернишова П. С. 1937. Вивчення циклу розвитку аноплоцефалід (*Moniezia expania*, *M. denticulata* і *Anoplocephala magna*). Наукові праці Українського інституту експериментальної ветеринарії, т. VII (1), стр. 24—29.
Лосев Л. А. 1936. Влияние условий содержания на заражение мониезиозом ягнят. Труды Саратовск. зоовет. ин-та, т. I, стр. 82—88.
Лосев Л. А. 1931. Глистные болезни овец. 48 стр., 10 рис. Москва — Ленинград.
Лосев Л. А. 1936. К вопросу о биологии *Moniezia expansa* (Rud.) (Борьба с мониезиозом в овцеводстве). Труды Саратовск. зоовет. ин-та, т. I, стр. 89—96.
Лосев Л. А. 1945. Патогенез мониезиоза овец. Там же, т. I, стр. 45—46
Лосев Л. А., Сидоровский С. А. и Тропарев Н. С. 1930. Гельминтозы лошади Дальневосточного коннозавода. Вестник современной ветеринарии, № 1, стр. 13—14.
Любимов М. П. 1935. Болезни белок и зайцев. Сборник «Биология зайцев и белок», КОГИЗ, стр. 115—117.
Маградзе П. Г. 1938. Эффективность медного купороса при мониезиозе овец. Советская ветеринария, № 6, стр. 74.
Маградзе П. Г. 1940. К технике применения экстракта мужского папоротника при мониезиозе ягнят. Советская ветеринария, № 1, стр. 25—26.
Макаревский А. П. 1933. Болезни кроликов и зайцев. КОГИЗ, стр. 113—114.
Малахов В. И. 1938. К вопросу этиологии ленточноглистных инвазий овец и прижизненной диагностики авителлиноза. Труды Воронежского зооветерин. ин-та, т. IV, стр. 87—94.
Малевич И. И. 1933. К вопросу о цикле развития *Anoplocephalidae*. Труды по динамике развития, т. VII, стр. 194—206.
Малевич И. И. 1935. О зараженности ягнят глистами. Труды по динамике развития, т. IX, стр. 355—359.
Малыгин С. А. и Безденежных Ф. Н. 1940. Итоги обследования с.-х. животных на гельминтозы в Санчурском районе Кировского края (7 июля — 1 августа 1935 г.). Труды Кировской обл. ветерин. бактериол. лаборатории, № 3, стр. 68—73.
Малыгин С. А., Горшунова О. К. 1940. Итоги работы гельминтологической экспедиции в Советском районе Кировского края (24 июля—7 сентября 1936 г.). Труды Кировской обл. ветеринарно-бактериологич. лаборатории. Киров, № 3, стр. 74 — 76.
Мантейфель П. А., Распопов М. П., Исаков Ю. А. и Любимов М. П. 1935. Биология зайцев и белок и их болезни. Москва—Ленинград, 140 стр.
Маркевич А. Н. 1943. Происхождение и эволюция паразитизма. Труды Башкирской научно-иссл. ветерин. станции, IV, стр. 3—68.
Маслов Т. М. 1940. К вопросу о распространении главнейших гельминтозов сельскохозяйственных животных Западно-Казахстанской области. Труды Казахского научно-исслед. ветерин. ин-та, Алма-Ата, III, стр. 159—174.
Матевосян Е. М. 1938. Строение ленточных червей жвачных и формирование их яйцевых элементов на разных стадиях имагогонии. Труды Всесоюзного ин-та гельминтологии, т. III, стр. 64—81.
Менделевич М. М. 1940. Гельминтозы лошади Татарской АССР. Учен. записки Казанского гос. ветерин. ин-та, LII (1), стр. 78—81.
Менделевич М. М. 1940а. К вопросу географического распространения гельминтозов лошади юго-восточной зоны Татарской АССР. Труды Казанского научно-исслед. ветерин. ин-та. Казань, вып. 6, стр. 72—85.
Менделевич М. М. 1940б. К познанию гельминтофауны лошади Татарской АССР. Труды Казанского научно-исслед. ветерин. ин-та, № 6, стр. 60—68.

Мозговой А. А. 1945. К вопросу распространения ленточноглистной болезни крупного рогатого скота в Новосибирской области. Труды Новосибирского с.-х. ин-та, IV, стр. 82—85.

Москалев Б. 1937. К вопросу о гельминтозах лошадей Воронежской области. Работы по гельминтологии. Сборник, посвященный 30-летию деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 408—411.

Москалев Б. С. 1940. Изучение механизма действия медного купороса на *Moniezia expansa*. Труды Воронежск. зооветерин. ин-та, VI, № 2, стр. 72—114.

Москалев Б. С., 1940а. Опыты по изучению механизма действия медного купороса на *Moniezia expansa*. Сборник работ молодых ученых в области ветеринарии. Москва, III, Инвазионные болезни, стр. 201—208.

Мурашкинцев Н. С., Малевич И. И. 1937. Изучение биологии *Moniezia expansa*. Работы по гельминтологии. Сборник, посвященный 30-летию деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 418—426.

Наумов С. П. 1940. Глистные инвазии зайцев и их зависимость от особенностей местности. Труды Московского зоопарка, т. I, стр. 185—201.

Наумов С. П. 1944. Материалы по динамике паразитофауны млекопитающих. 1. Сезонность зараженности зайцев гельминтами и кокцидиями. Зоологический журнал, т. XXIII, вып. 4, стр. 181—188.

Нейланд-Дуброва М. И. 1930. Работа 1-й (86-й Всесоюзной) гельминтологической экспедиции Государственного краевого института микробиологии и эпидемиологии Юго-Востока РСФСР в Сталинграде. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., IX (4), стр. 589.

Озерская В. П. 1944. О терапии мониезиоза овец. Ветеринария, VIII—IX, стр. 19—20.

Олсуфьев Н. Г. 1938. Некоторые данные по экологии длиннохвостого сурка (*Marmota caudata* Jacq.) и его паразитам. Вопросы краевой паразитологии, под ред. Е. Н. Павловского. Всесоюзный ин-т экспер. медицины. Ленинград, т. III, стр. 199—209.

Орлов Н. Я. 1939. Выступление в прениях по докладу т. Буржанадзе. Протозойные и глистные болезни крупного рогатого скота и овец. Сельхозгиз. Москва, часть II. Гельминтозные болезни, стр. 86—87.

Орлов И. В. и Дорофеев К. А. 1934. Главнейшие заболевания ягнят и меры борьбы с ними. Элиста, 72 стр. Часть 1. Глистные инвазии. Ленточноглистная болезнь — мониезиоз, стр. 13—22.

Ошмарин П. Г. и Морозов Ф. Н. 1948. Субституция фиксаторной функции присосок у цестоды *Aploparaksis sobolevi*, nov. sp. ДАН СССР, LXI (8), стр. 1509—1511.

Павловский Е. Н. 1937. Класс ленточных червей (*Cestodes*). Руководство по зоологии, т. I. Беспозвоночные, стр. 638—655.

Павловский Е. Н. и Гнездилов В. Г. 1949. Фактор множественности при экспериментальном заражении лентецом широким. ДАН СССР. Новая серия, т. XVII, № 4, стр. 755—759.

Палимпсестов М. А. 1929. Работа 74-й Союзной гельминтологической экспедиции в Астраханском округе Нижне-Волжского края. Работа 74-й Союзной гельминтологической экспедиции. Астрахань.

Палимпсестов М. А. 1937. К характеристике гельминтофауны домашних животных в Мордовской автономной области, Куйбышевской и Оренбургской областях. Сборник работ по гельминтологии, посвященный акад. К. И. Скрябину. Москва, изд. ВАСХНИЛ, стр. 454—458.

Палимпсестов М. А., Родионов П. С. и Павленко А. Ф. 1948. Опыты лечения мониезиоза телят. Сборник работ по гельминтологии. К 40-летию научной деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 156—157.

Панова Л. Г. 1927. Гельминтология в Казахстане. Сборник работ по гельминтологии, посвященный проф. К. И. Скрябину, стр. 128.

Панова Л. Г. 1937. Фауна аноплоцефалид овец Ленинградской обл. Работы по гельминтологии. Сборник, посвященный 30-летию деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 459—462.

Панова Л. Г. и Тахистов Б. 1940. Опыт профилактической дегельминтизации ягнят при мониезиозе по методу ВИГ. Труды Ленинградского НИВИ, № 1, стр. 202—208.

Пашов Т. В., 1940. Вишукання эффективних препаратів против мониезіозу ягнят. Вет. справа, № 11—12, стр. 24—28.

Пашов Т. В. 1941. Про сприйнятливість овець до мониезіозу у зв'язку з їх викот. Соц. тваринництво, Харків, № 1, стр. 63—64.

Пауткин В. М. 1939. Выступление в прениях по докладу Буржанадзе. Протозойные и глистные болезни крупного рогатого скота и овец. Часть II, стр. 81—82.

Петров А. М. 1930. Работа первой Азербайджанской ветеринарно-гельминтологической экспедиции. Обозрение ветеринарного дела АзССР, № 3, стр. 85—96.

Петров А. М. 1930а. Работа 61-й Союзной гельминтологической экспедиции на острове Сахалин. Труды Гос. ин-та экспериментальной ветеринарии, VI, № 4, стр. 110—126.

Петров А. М. 1931. Аноплоцефалидоз — ленточноглистная болезнь травоядных. Курс ветеринарной паразитологии, вып. II, стр. 43—47.

Петров А. М. 1941. Аноплоцефалидоз. Глистные заболевания пушных зверей. Москва, стр. 95—96.

Петров А. М. 1944. Динамика эпизоотий мониезиоза и диктиокаулеза овец, коз и крупного рогатого скота. Ветеринария. Москва, IV, стр. 17—19.

Петров А. М., Джавадов М. К. и Гаибов А. Д. 1935. Распространение фасциолеза, эхинококкоза, аноплоцефалидоза и диктиокаулеза у жвачных в Азербайджане. Труды Азербайджанского ветеринарного научно-исслед. ин-та, сборник № 2, стр. 20—25.

Петров А. М., Джавадов М. К. и Гаибов А. Д. 1936. Распространение фасциолеза, эхинококкоза, аноплоцефалидоза и диктиокаулеза у жвачных в Азербайджане. Труды Тропического ин-та Наркомздрава Азербайджанской ССР. Баку, II, стр. 257—261.

Петров А. М., Джавадов М. К. и Скарбилович Т. С. 1935. Гельминтофауна крупного рогатого скота, буйволов и зебу Азербайджана. Труды Азерб. ветерин. научно-исслед. ин-та. Сборник № 2, стр. 5—19.

Петров А. М., Джавадов М. К. и Скарбилович Т. С. 1936. Гельминтофауна крупного рогатого скота, буйволов и зебу Азербайджана. Труды Тропич. ин-та Наркомздрава Азербайджанской ССР, т. II, стр. 243—255.

Петров А. М., Лосев Л. А., Скарбилович Т. С. и Крюкова К. А. 1934. К изучению биологии аноплоцефалид овец. Труды Вятского ветеринарного ин-та, т. I, стр. 72—93.

Петров А. М. и Скарбилович Т. С. 1936. Первый в СССР случай обнаружения аноплоцефалидоза у кролика. Труды Тропич. ин-та Наркомздрава Азербайджанской ССР, Баку, т. II, стр. 267—268.

Петров А. М. и Скворцов А. А. 1928. Работа сорок первой Союзной гельминтологической экспедиции в Нижегородской губернии, 1927, Производительные силы Нижегородской губернии, № 9, стр. 83—121.

Петров А. М. и Шаховцева Е. С. 1926. К фауне паразитических червей овец Туркестана. (По материалам 5-й Российской гельминт. экспедиции). Труды Гос. ин-та экспер. ветерин., т. IV, вып. 1, стр. 78—87.

Пинто Ц. и Альмейда Ж. 1937. Сводка гельминтов, паразитирующих у домашних животных Бразилии. Труды по гельминтологии. Сборник, посвященный 30-летию деятельности акад. К. И. Скрябина. Москва, стр. 469—482.

Подъяпольская В. П. 1924. К познанию фауны паразитических червей крыс России (*Rattus norvegicus*). Вестник микробиологии и эпидемиологии. Саратов, III (4), стр. 280—290.

Попов Н. П. 1933. Паразитные болезни лошадей Нижневолжского края и борьба с ними. 72 стр. Популярная брошюра. Ленточноглистная болезнь лошадей, стр. 33.

Попов Н. П. 1937. Опыты по изучению цикла развития ленточных червей сем. *Anoplocephalidae*. Ученые записки Казанского гос. зоовет. ин-та, XLVIII, № 1, стр. 109—117.

Попов Н. П. 1938. Гельминтозы овец Центрального Казахстана. Ученые записки Казанского гос. зоовет. ин-та, XLIX (1), стр. 105—111.

Попов Н. П. 1947. Опыт лечения мониезиоза телят медным купоросом. Там же, т. 54, стр. 55—59.

Попов Н. П. и Морозов С. Н. 1948. Лечение мониезиоза телят медным купоросом. Сборник работ по гельминтологии. К 40-летию научной деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 174—176.

Попова З. Г. 1941. Поширеність найголовніших гельмінтозів с.-г. тварин у Чернігівській області. Наукові праці Українського інституту експериментальної ветеринарії, т. X, стр. 82—92.

Потемкина В. А. 1940. Изучение биологии *Moniezia expansa*. ДАН СССР, Новая серия, № 3.

Потемкина В. А. 1941. К изучению биологии *Moniezia expansa* (Rud., 1810) ленточного гельминта овец и коз. ДАН СССР, т. XXX, № 5, стр. 472—474. Москва. (Новая серия).

Потемкина В. А. 1943. Как бороться с ленточноглистными заболеваниями жвачных. Москва.

Потемкина В. А. 1944. К изучению цикла развития *Thysaniezia ovilla* (Rivolta, 1878)— ленточного гельминта жвачных. Там же, XLIII, № 1, стр. 47—48.

Потемкина В. А. 1944а. К расшифровке биологического цикла *Moniezia benedeni* (Moniez, 1879), ленточного гельминта мелкого и крупного рогатого скота. Там же, XLII, № 3, стр. 150—152.
Потемкина В. А. 1946. О борьбе с мониезиозом телят. Ветеринария, Москва, IV, стр. 6—7.
Потемкина В. А. 1946. Опыты оздоровления телят от мониезиоза методом преимагинальной дегельминтизации. Доклады Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, вып. 1—2, стр. 42—44.
Потемкина В. А. 1948. Изучение биологии возбудителя мониезиоза — *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810). Сборник работ по гельминтологии. К 40-летию научной деятельности акад. К. И. Скрябина, стр. 177—184.
Прендель А. Р. 1928. Материалы по изучению глистной фауны грызунов. Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол., VII (4), стр. 410—416.
Пухов В. И. 1928. К фауне паразит. червей монгольских яков. Труды Гос. ин-та эксперимент. ветеринарии, т. V, № 2, стр. 162—174. *Moniezia alba* Perr., 1879, стр. 166—170.
Пухов В. И. и Величкин П. А. 1936. К изучению биологии *Moniezia expansa*. Труды Азово-Черноморск. краевой научно-исслед. ветерин. опытн. станции, Ростов н/Дону, т. IV, стр. 113—123.
Пухов В. И., Величкин П. А. и Кривошта Е. Е. 1940. К вопросу эпизоотологии при мониезиозе овец. Труды Ростовской областной ветеринарной опытной станции, вып. VIII, стр. 251—255.
Пухов В. И., Кривошта Е. Е., Величкин П. А. и Лысенко А. А. 1934. Опыт терапии аноплоцефалидоза (мониезиоза и тизаниезиоза) овец. Труды Северо-Кавказск. научно-иссл. ветерин. ин-та, т. II, стр. 177—213.
Раевская З. А. 1931. Цестодология. Курс ветеринарной гельминтологии, под ред. К. И. Скрябина; вып. II, 55 стр., *Anoplocephalidae*, стр. 43—47.
Раевская З. А. и Баданин Н. В. 1933. Глистные инвазии верблюдов и борьба с ними. Москва — Ленинград. *Anoplocephalidae*, стр. 82—84.
Романович М. И. 1915. Новые формы паразитических червей северного оленя (реферат К. И. Скрябина). Хроника Архива ветеринарных наук, № 40, стр. 389.
Романович М. И. 1915. (Romànovitch M. I.). Quelques helminthes du Renne (*Rangifer tarandus*). Comptes rend. des séances de la Sociètè de Biologie et de ses filiales. Paris, vol. LXXVIII, pp. 451—453.
Рудаков В. С. 1935. О гельминтофауне овец Вост. Сибири. Советская ветеринария, № 12, стр. 58—60.
Рухлядев Д. П. 1941. Паразитофауна, заболевания и причины отхода диких млекопитающих животных Крымского заповедника (предварительное сообщение). Гл. Управление по заповедникам. Научно-методические записки, вып. 8, стр. 78—86.
Рухлядев Д. П. 1948. Паразиты и паразитозы диких копытных и хищных животных горно-лесного Крыма. Гл. Управление по заповедникам. Паразитофауна и заболевания диких животных. Москва, 1948, стр. 5—102.
Рыбалтовский О. В. 1949. Сообщение о случаях гибели жеребят-сосунов от аноплоцефалеза, обусловленной видом *Anoplocephala magna*. Итоги работы Всесоюзной гельминтологической конференции 8—12 декабря 1948 г. Ветеринария, № 2, стр. 147.
Савина И. В. 1942. К изучению распространения возбудителей кишечных цестодов мелкого рогатого скота в Армянской ССР. Труды Научно-исслед. ветерин. ин-та. Ереван, № 4, стр. 139—146.
Свенцицкий Б. П. и Золотарев Н. А. 1936. Глистные инвазии крупного рогатого скота и овец Дагестана. Сборник работ Дагестанского протозоол. научно-исслед. опорного пункта Северо-Кавказск. опытн. станции Наркомзема Даг. АССР. Махач-Кала, вып, 1, стр. 126—134.
Семененко В. М. 1939. Токсичні властивості представників гельмінтів родини *Anoplocephalidae*. Ветеринарна справа, № 7, стр. 39—41.
Скрябин К. И. 1915. (Skrjabin, K. I.). Beitrag zur Kenntnis einiger Vogelcestoden. Centralblatt f. Bacteriol., Parasitenk. u. Infectionskrankheiten. I Abt. Orig. LXXV, I, pp. 59—83.
Скрябин К. И. 1916. К характеристике гельминтофауны домашних животных Туркестана. (Диссертация). 80 стр.
Скрябин К. И. 1926. Этюды по изучению ленточных червей сем. *Anoplocephalidae*. Труды Гос. ин-та эксперимент. ветеринарии. Москва, III, № 2, стр. 58—64.
Скрябин К. И. 1927. Анатомо-биологический очерк ленточных червей. Москва, 15 стр.

Скрябин К. И. 1927а. Пятая Российская гельминтологическая экспедиция в Туркестанский край. Деятельность двадцати восьми гельминтологических экспедиций в СССР (1919—1925 гг.). Москва, стр. 40—92.
Скрябин К. И. 1928. «Экспериментальная профилактика» как метод изучения биологического цикла аноплоцефалид — возбудителей ленточноглистных энзоотий жвачных. Вестник соврем. ветеринарии, № 2, стр. 36—38.
Скрябин К. И. 1929. Глистные инвазии овец и их значение в экономике овцеводного хозяйства. «Новая деревня», С.-х. книга. 1-е изд., 116 стр.
Скрябин К. И. 1930. К познанию гельминтофауны убойных животных Северо-Двинской губернии. Работа 32-й и 38-й Союзных гельминтологических экспедиций, стр. 52—56, Вятка.
Скрябин К. И. 1931. Глистные инвазии овец и их значение в экономике овцеводного хозяйства. Сельхозгиз, Москва — Ленинград, 2-е изд. *Anoplocephalidae*, стр. 60—77.
Скрябин К. И. 1931а. Глистные инвазии северного оленя. Сельхозгиз. Москва — Ленинград. 88 стр.
Скрябин К. И. 1932. Глистные инвазии голубей. Сельхозгиз. Москва — Ленинград, 122 стр., 86 рис.
Скрябин К. И. (Skrjabine K. I.) 1932. La prophylaxie par le traitement des helminthoses du mouton, d'après la pratique de l'Union Sovietique. Bulletin de l'Office Internationale des Epizooties, Paris, VI, № 1, pp. 155—172.
Скрябин К. И. (Skrjabine K. I.) 1933. Au sujet d'un nouveau remaniement de la systematique de la famille des *Anoplocephalidae* Cholodk., 1902. Bulletin Société Zoologique de France. LVIII, № 2, pp. 84—86.
Скрябин К. И. 1938. (Совместно с Петровым, Орловым, Марковым, Цапрун и Саляевым). Краткий курс паразитологии домашних животных. Изд. 4-е испр. и дополн., Сельхозгиз.
Скрябин К. И. 1939. Научное обоснование и методы борьбы с гельминтозами овец. Протозойные и глистные болезни крупного рогатого скота и овец. Сельхозгиз, Москва, ч. II. Гельминтозные болезни, стр. 69—72.
Скрябин К. И. 1940. К перестройке систематики цестод отряда *Cyclophyllidea* (цепни). Зоологический журнал, XIX, № 1, стр. 3—13.
Скрябин К. И. и Верещагин М. Н. 1926. К познанию паразитических червей Смоленской губ. Научные известия Смоленского гос. университета, III, № 1. Естествознание, стр. 109—111.
Скрябин К. И. и Ершов В. С. 1933. Цестодозы лошади. Гельминтозы лошади. Сельхозгиз, Москва — Ленинград, стр. 360—397.
Скрябин К. И. и Матевосян Е. М. 1942. Стадии постэмбрионального развития цестод сем. *Hymenolepididae* и опыт установления морфологических типов их лярвоцист. ДАН СССР, т. XXXV (3), стр. 89—92.
Скрябин К. И. и Матевосян Е. М. 1945. Ленточные гельминты-гименолепидиды домашних и охотничье-промысловых птиц. Сельхозгиз, Москва.
Скрябин К. И., Подъяпольская В. П. и Шульц Р. С. 1929. Краткий очерк деятельности 60-й Союзной гельминтологической экспедиции в Дальневосточный край. Русский журнал тропич. медицины, VII (1), стр. 113—130.
Скрябин К. И. и Попов Н. П. 1924. Краткий очерк деятельности гельминтологической экспедиции в Армении в 1923 г. Русский журнал тропич. медицины, Москва, № 2, стр. 58—63.
Скрябин К. И. и Шульц Р. Эд. С. 1929. Гельминтозы человека (основы медицинской гельминтологии). Москва — Ленинград, ч. 1, стр. 155.
Скрябин К. И. и Шульц Р. С. (Skrjabine K. I. & Schulz R. S. 1936). La lutte contre les monieziozes invasions des moutons par le vers rubanes. Office Infernation des Epizooties, Bulletin, I, t. VIII, pp. 354—378. Abstract in: Veterinary Bulletin, 1936, t. III, № 5.
Скрябин К. И. и Шульц Р. Э. С. 1937. Цестодозы домашних животных. 1. Аноплоцефалидозы. Ветеринарная паразитология и инвазионные болезни домашних животных. Часть первая. Гельминтология, стр. 132—151.
Скрябин К. И. и Шульц Р. Э. С. 1937а. Подотряд *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933. Гельминтозы крупного рогатого скота и его молодняка. Москва, стр. 242—295.
Скрябин К. И., Шульц Р. С. и Озерская В. Н. 1930. Мероприятия по борьбе с гельминтозами лошадей коннозаводческих хозяйств Дальнего Востока. Вестник современной ветеринарии, № 1, стр. 14—16.
Смирновский Б. Н. 1924. К вопросу о гельминтофауне домашней мыши Казахстана. Медицинский журнал Казахстана.

Соболев А. А. 1950. Спирураты домашних и охотничье-промысловых животных (тезисы диссертации). Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, Москва — Ленинград.

Соколова И. Б. и Бондарева В. И. 1948. К познанию гельминтофауны джейрана — *Gasella subgutturosa* — Алма-Атинского заповедника. Известия Акад. наук Казахской ССР. Серия биологическая, № 44, вып. 6, стр. 110—112.

Солдатова А. П. 1945. К изучению биологии клещей *Oribatei* — промежуточных хозяев ленточных червей сем. *Anoplocephalidae*. ДАН СССР, т. XLVI, № 8, стр. 379—380.

Солдатова А. П. 1948. К биологии клещей *Oribatei* — промежуточных хозяев цестод — аноплоцефалид, паразитирующих у овец, крупного рогатого скота и лошадей. Сборник работ по гельминтологии. К 40-летию научной деятельности акад. К. И. Скрябина, Москва, стр. 209—213.

Сондак В. А. 1941. Материалы по гельминтофауне *Rattus turkestanicus*, *Rattus norvegicus*, *Mus musculus* Киргизии и Абхазии. Труды Воен.-мед. акад. им. Кирова, Ленинград, XXV, стр. 331—334.

Сопельченко М. И. и Никольский Я. 1942. Ленточноглистная болезнь овец. Глистные заболевания с.-х. животных. Ташкент, Гос. изд. Узб. ССР, стр. 25—27.

Спасский А. А. 1947. Материалы к познанию цестод Горьковской области. Труды Горьковского гос. педагогич. ин-та им. М. Горького, т. XII, стр. 48—58.

Спасский А. А. 1948. Новое семейство цестод — *Skrjabinochoridae*, fam nov., характеризующееся полным отсутствием матки. ДАН СССР, т. 59, № 2, стр. 409—412.

Спасский А. А. 1948. Смена функций фиксаторного аппарата у цестоды *Insinuarotaenia schikhobalovi* gen. et sp. nov. ДАН СССР, LIX, № 4, стр. 825—827.

Спасский А. А. 1949. Ленточные гельминты — аноплоцефаляты домашних и диких животных. Москва, 20 стр. Автореферат докторской диссертации.

Спасский А. А. 1949. Новая цестода ушастого ежа — *Mathevotaenia skrjabini* n. sp. Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. II, стр. 55—59, Москва — Ленинград.

Спасский А. А. 1949. О видовой самостоятельности цестоды — *Cittotaenia sandgroundi* Davis, 1944. Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. II, стр. 60—61. Москва — Ленинград.

Спасский А. А. 1950. Новое семейство цепней — *Catenotaeniidae*, fam. nov. и обзор системы аноплоцефалят. (*Cestoda*; *Cyclophyllidea*). ДАН СССР, т. LXXV, № 4 стр. 597—599.

Спасский А. А. 1950. К характеристике цестоды белки — *Catenotaenia dendritica*. Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР т. IV, стр. 25—29, Москва — Ленинград.

Спасский А. А. 1950. О биологическом и таксономическом значении признака сетчатости матки у аноплоцефалят (*Cestoda*). ДАН СССР, т. LXXVI, № 1, стр. 165—168.

Спасский А. А. 1950. Опыт построения системы аноплоцефалят на филогенетической основе. Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. III, стр. 80—86, Москва — Ленинград.

Спасский А. А. 1951. Реорганизация рода *Cittotaenia* Riehm в связи с обоснованием рода *Mosgovoyia*, gen. nov. Там же, т. V.

Спасский А. А., Романова Н. П. и Найденова Н. В. 1951. Новые данные о фауне паразитических червей ондатры *Ondatra zibethica* (L.). Там же, т. V.

Спасский А. А., Рыжиков К. М. и Сударикова В. Е. 1950. К познанию гельминтофауны сурка Мензбира (*Marmota menzbieri* Kashk). Там же, т. IV, стр. 32—39.

Список видов гельминтов, открытых и описанных акад. К. И. Скрябиным, 1946. Гельминтологический сборник, посвященный акад. К. И. Скрябину. Изд. Академии Наук СССР, Москва — Ленинград, стр. 21—26.

Странд Е. (Strand E.) 1942. Miscellanea nomenclatorica zoologica et palaeontologica. Folia Zool. hydrobiol., Riga, XI 387.

Строганов С. У. и Строганова А. С. 1944. Материалы по биологии зайца-песчаника (*Lepus tibetanus*) по наблюдениям в Южном Таджикистане. Известия Таджик. филиала АН СССР, № 5.

Судьбинин 1928. Несколько слов по поводу статьи проф. К. И. Скрябина «Экспериментальная профилактика». Вестник современ. ветеринарии, № 7, стр. 215.

Тихонов И. Ф. 1947. Терапия мониезиоза овец, коз и телят без применения глауберовой соли. Ветеринария, № 3, стр. 18.

Трофимов И. Т. 1938. К патологической гистологии мониезиоза овец. Ученые записки Казанского гос. зоовет. ин-та им. Н. Э. Баумана, XLIX, № 2, стр. 55—64.

Турандин Ф. А., Тахистов Б. А. и Орлова В. В. 1938. Гельминтозы северного оленя на Кольском полуострове. Советская ветеринария, № 12, стр. 32—33.

Филимонов М. 1936. Лечение сывороткой мониезиоза у овец. Труды Казанского НИВИ им. проф. Боль, вып. II, стр. 175—177.

Фуникова С. В. 1938. К вопросу о гельминтофауне Казахской лошади. Учен. записки Казанского гос. зоовет. ин-та, XLIX (2), стр. 119—121.

Фуникова С. В. 1941. К распространению гельминтозоонозов в г. Казани и окрестностях. Учен. записки Казанского гос. зоовет. ин-та им. Н. Э. Баумана, Казань, III (1), стр. 55—59.

Холодковский Н. (Cholodkowsky N.) 1894. Über eine neue Species von Taenia. Centralblatt f. Bacteriol. Parasitenk. u. Infektionskr. I Origin. XV; 552—554.

Холодковский Н. (Cholodkowsky N.) 1895. Helmintologische Notiz, I. Zur Frage über das Vorkommen von ausgebildeten Tänien im Darme des Schweines. Там же, XVIII, № 1: 10—12.

Холодковский Н. (Cholodkowsky N.) 1895. Zum Artikel des Herrn Ch. Wardel Stiles «On the Identity of Taenia Brandti Chol. with Taenia Giardi Moniez». Там же, т. XVII, № 7—8: 258.

Холодковский Н. А. 1902. К познанию ленточных глист жвачных животных. Труды СПб. общества естествоиспытателей, XXXIII (1), стр. 60—64.

Холодковский Н. А. (Cholodkowsky N.) 1902a. Contributions à la connaissance des Ténias des Ruminants. Archives de Parasitologie, Paris, v. VI (I): 145—148.

Холодковский Н. А. (Cholodkowsky N. A.) 1912. Erklärenden Katalog der Sammlung parasitischer Würmer des zoologischen Kabinets der kaismilitär med. Acad. Lfg. I Bandwürmer (Cyclophyllideae) St.-Petersburg.

Цветаева Н. П. 1941. Болезни животных Московского зоопарка. Труды Московского зоопарка, II (2), 152 стр., 52 рис.

Черникова Х. Г. 1941. Гельминтозы верблюдов в Туркмении. Ветеринария, № 4, стр. 16—17.

Шашкова З. Н. 1940. Распространение глистных заболеваний с.-х. животных Тобольского и Уватского районов. Тезисы и авторефераты докл. на III обл. научно-техн. конференции научн. работн. вузов и научн. учрежд., Омск, вып. III, стр. 38—39.

Шлейхер Э. И. 1936. Качественный и количественный анализ гельминтофауны толстого кишечника овец Средней Азии. Узбекистанский паразитологический сборник, Ташкент, т. 1, стр. 289—298.

Шумакович Е. Е. 1936. Глистные инвазии и другие паразитарные заболевания домашних животных. Н. Современная Монголия, № 2, стр. 82—92.

Шульц Р. С. 1930. К познанию гельминтофауны грызунов Северо-Двинской губ. Работа 32-й и 38-й гельминтологических экспедиций 1926—1927 гг. Москва, 24 стр.

Шульц Р. Эд. С. 1930. На пути к выяснению цикла развития аноплоцефалид — ленточных червей трахоядных. Практич. ветеринария, № 1, стр. 58—61.

Шульц Р. Е. С. 1931. Паразитические черви кроликов и зайцев и вызываемые ими заболевания. Библиотека по гельминтологии К. И. Скрябина. Москва и Ленинград, стр. 166—181, рис. 86—93.

Шульц Р. Э. С., Гнедина М. П. и Каденации А. Н. 1938. Материалы к изучению гельминтофауны животных Башкирии. Труды Башкирской гельминтологической экспедиции. Уфа, Башгосиздат, стр. 18—37.

Шульц Р. С. и Доброва М. И. 1933. Материалы к познанию паразитических червей водяных крыс Нижне-Волжского края. Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XII, № 4, стр 329—331.

Шульц Р. С. и Ланда Д. М., 1934. Паразитические черви большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.). Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIII, № 4, стр. 305—315.

Шульц Р. Э. С. и Ланда Д. М. (Schulz R. E. S., Landa D. M.) 1934. Parasitische Würmer der grossen Rennmaus — *Rhombomys opimus* Licht. Helmintol. Abstract. III, pt. 5: 177.

Щербович Н. А. и Лапунов В. Н. 1940. Прижизненная диагностика аноплоцефалидоза лошадей. Ученые записки Витебского вет. ин-та, VII, стр. 111—116, Витебск.

Шульц Р. Э. С. и Шихобалова Н. П. 1935. Иммунитет при гельминтозах. Медицинская паразитология и паразитарные болезни, т. IV, № 4, стр. 258 — 280.

Эккерт Н. И. 1909. Третья экспедиция в тундры Архангельской губернии. Архив ветеринарных наук, книга III.
Adams A. R. D. 1935. A fourth case of human infestation with *Bertiella studeri* (*Cestoda*) in Mauritius. Annals of Tropical Medicine and Parasitology. Liverpool. XXIX (N 3) : 361—362.
Adams A. R. D. & Webb L. 1933. Two further cases of human infestation with *Bertiella studeri* (Blanchard, 1891) Stiles et Hassall, 1902, with some observations on the probably synonymy of the specimens previously recorded from man, ibid., XXVII (N3) : 471—475.
Africa C. M. et Garcia E. Y. 1935. The occurrence *Bertiella* in man, monkey and dog in the Philippines. Philippine Journal of Science, LVI, (NI): I—II.
Alicata J. E. 1932. The occurrence of *Moniezia benedeni* in a peccary. (Abstract.) Journal of Parasitology. Urbana, XIX : 83.
Anon 1930. Internal Parasites of the Horse. Veterinary Medicine, XXV : 234—238.
Anon 1931. Hand-list of Helminth Parasites of Rabbit. Journal of Helminthology. London, IX (N2) : 105—116.
Anon 1933. Report of committee on parasitic diseasis. Journal of the American Veterinary Medical Association, LXXXII (N3) : 517—524.
Anon 1933. The Helminth Parasites of Marsupials. Journ. of Helminthol. St. Albans., XI : 195—256.
Anon 1943. Recommendations on the Control of diseasis of Sheep. ibid., 103 (N797) : 74—79.
Arnold J. G. 1935. A study of the Anoplocephaline Cestodes. Journal of Parasitology, XXI(N6) : 445.
Arnold J. G. 1935. A survey of the Parasites of North American Rabbits, ibid., XXI (N6) : 431.
Arnold J. G. 1938. A studies of the Anoplocephaline Cestodes of North American Rabbits. Zoologica. Scient. Contribut. New York Zool. Soc., XXIII : 31—53.
Baer J. G. 1923. Considération sur le genre *Anoplocephala*. Bulletin de la société Neuchâteloise des sciences naturelles, XLVIII : 3—16.
Baer J. G. 1923. Resultats zoologiques du voyage de Dr. P. A. Chappuis au Nil supérieur. III Helminthes. Revue Suisse de Zool. Genéve, XXX (N13) : 337—352.
Baer J. G. 1924. Considerations sur le genre *Anoplocephala*. Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat. XLYIII. : 3—16.
Baer J. G. 1924. Contribution à la faune helminthologique Sud-Africaine. (Note préliminaire). Annales Parasitol. Paris, II : 239—247.
Baer J. G. 1924. On a new Cestode of an East African Rock Rabbit (Procavia sp.). Journal of Helminthology, London, II : 77—80.
Baer J. G. 1925. Cestodes noveaux du Sud-Ouest de l'Afrique. Revue Suisse de Zoologie. Genéve, XXXI (N14) : 529—548.
Baer J. G. 1925. Contributions to the Helminth Fauna of South Africa. Thése Fac. Sc. Univ. Neuchatel. Prétoria. The Government Printing and Stationery Office : 1—79.
Baer J. G. 1925. On some *Cestoda* described by Beddard, 1911—1920. Annals of Tropical Medicine and Parasitology. Liverpool, XIX : 1—22.
Baer J. G. 1925. Sur quelques Cestodes du Congo Belge. Revue Suisse de Zoologie, Genéve, XXXII (N18) : 239—251.
Baer J. G. 1926. Contributions to the Helminth Fauna of South Africa. 11-th and 12-th Reports of the Director of Veterinary Education and Research. Pretoria : 61—136.
Baer J. G. 1927a. Monographie des Cestodes de la famille des *Anoplocephalidae*. Bulletin biologique de France et de Belgique, Paris, Suppl. 10, : 1—241.
Baer J. G. 1927b. Die Cestoden der Säugetiere Brasiliens. Abhandlungen der senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt — A—M, v. 40 (3) : 377—386.
Baer J. G. 1928. Contribution à la faune helminthologique de Suisse. Revue Suisse de Zoologie. Genéve. XXXV (N 3) : 27—41.
Baer J. G. 1932. Contribution á la faune helminthologique de Suisse (deuxieme partie), ibid., XXXIX : 1—58.
Baer J. G. 1933. Contribution á l'étude de la faune helminthologique africaine, ibid, XL (NI) : 31—84.
Baer J. G. 1935. Etudes de quelgues helminthes de Lemuriens. Ibid., XLII : 275—292.
Baer J. G. et Joyeux Ch. 1944. Réalisation expérimenta le d'un nouveau cycle evolutif de Cestode de la souris blanche (Note preliminaire). Verhandl. Schweiz. naturforsch. Gesellschaft. (Actes Soc. helvetique sci. nat.) 124 : 133—134.
Baird W. 1853. Catalogue of the species of Entozoa or Intestinal Worms contained in the Collection of the British Museum. London. : 1—132.

Balozet. 1922. Epizootie de gastro-entérite parasitaire et faune du tube digestif du mouton in Maroc. Bulletin de la Société de Pathologie Exotique et de la filiale de l'Ouest-Afrique. Paris, XV : 820—824.
Baker D. W. 1939. A systematic survey of the gastro-intestinal Worm Parasitism of Cattle. (Abstract). Journal of the American Veterinary Medical Association, XCV (N 571) : 483.
Baker D. W. 1939 a. Survival of Worm Parasite Infection on New York State Pasture. Cornell Veterinarian. Ithaca, XXIX (N 9) : 45—48.
Baker D. W. 1941. The Parasitic hasards encountered in Southern and Western raised Calves and Lambs in New York. Ibid., XXXI (NI) : 42—44.
Baker D. W. & Fincher M. G. 1937. Case reports. Parasitism. ibid. XXVII : 75—81.
Barbagallo. 1901. Richerche sperimentalli sulla durata della vitalita degli endoparassiti animali racchiusi entrogli organi dopola morte dei loro ospiti. Archives de Parasitologie. Paris. IV (N 4), : 531—549.
Barrois Th. 1890. Notes de voyage d'un naturaliste à la mer Morte. Revue biologique du Nord de la France, III ; 44.
Batsch C. 1786. Naturgeschichte der Bandwurmgattung : 137.
Baylis H. A. 1915. A new Cestode of the genus *Zschokkeella*. Annals and Magazine of Natural History. Ser. 8, XVI : 40—50.
Baylis H. A. 1919. On two new species of the Cestode genus *Oochoristica* from Lizards. Parasitology. Cambridge. XI : 404—414.
Baylis H. A. 1920. Note on some parasitic Worms from East Africa. Annals and Magazine of Natural History. Ser. 9, v. VI : 283—295.
Baylis H. A. 1926. On a Trichostrongylid Nematode from the Wood-mouse (Apodemus sylvaticus), ibid., XVIII : 455—464.
Baylis H. A. 1927. On two adult Cestodes from Wild Swine. Ibid., XIX : 417—425.
Baylis H. A. 1927. The Cestode genus *Catenotaenia*. Ibid., XIX (N 112) : 433—439.
Baylis H. A. 1928. A new species of *Schizotaenia* (*Cestoda*) from the Capybara, ibid. (ser. 10) I, : 601—605.
Baylis H. A. 1928. Records of some parasitic Worms from British Vertebrates, ibid. (ser. 10) v. I (N 3) : 329—343.
Baylis H. A. 1929. A new Cestode from the Grey Parrot. Ibid. (Ser. 10) IV : 381.
Baylis H. A. 1929. Some new parasitic Nematodes and Cestodes from Java. Parasitology. Cambridge, XXI (N 3) : 256—265.
Baylis H. A. 1934. Notes on four Cestodes. Annals and Magazine of Natural History (Ser. 10), XIV (N 84) : 587—594.
Baylis H. A. 1934. Some parasitic Worms from Australia. Parasitology. Cambridge. XXVI : 129—132.
Baylis H. A. 1934. Two new species of the Cestode genus *Bertiella*, with a note on the presence of uterine pores. Annals and Magazine of Natural History. (Ser. 10), XIV, (N 82) : 412—421.
Baylis H. A. 1935. Note on the Cestode *Moniezia* (*Furhmannella*) *transvaalensis* (Baer, 1925). Ibid. (Ser. 10). XV (N 90) : 673—675.
Baylis H. A. 1937. Some parasitic Worms from East African Chamaeleons. Ibid. (Ser. 10) XIX : 584.
Baylis H. A. 1939. Further Records of parasitic Worms from British Vertebrates, ibid. (Ser. II) IV (N 23) : 473—498.
Baylis H. A. 1947. Some Roundworms and Platworms from the West Indies and Surinam. II Cestodes. The Journal of the Linnean Society of London. Zoology. XLI (N 280) : 406—414.
Becker R. 1921. Die äussere Gestalt der Pferdebandwürmer. Centralblatt f. Bacteriol., Parasitenk. u. Infect. Orig. LXXXVII : 110—118.
Becker R. 1921. Weitere Beiträge zur Anatomie der Pferdebandwürmer. Ibid., LXXXVII : 216—227.
Becker R. 1922. Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Pferdebandwürmer unter besonderer Berücksichtigung von Anoplocephala magna (Abildgaard). Zoologische Jahrbücher. Abt. f. Anatomie, Bd. XLIII, Heft 2, : 171—218.
Becker R. 1922. Der Genitalapparat der Pferdebandwürmer. Centralblatt f. Bacteriol., Parasitenk. u. Infect. I Abt. Orig. LXXXVIII : 483—501.
Becker R. 1923. Zur Nomenklatur der Pferdebandwürmer (Anoplocephalidae). Ibid., I Abt. XCI : 63—67.
Beddard F. E. 1911. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of the *Cestoidea*. I. On some Mammalian *Cestoidea*. Proceedings of the Zoological Society of London : 626—660.
Beddard F. E. 1911. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of the Cestodes from Mammals, ibid. : 994—1018.

Beddard F. E. 1912. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of the *Cestoidea* IV. On a species of Inermicapsifer from the Hyrax, ibid. : 576—607.

Beddard F. E. 1913. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of the *Cestoidea*. VII, ibid. : 549—571.

Beddard F. E. 1913. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of *Cestoidea*. XI. On a new Tapeworm from Oedicnemus, ibid. : 861—877.

Beddard F. E. 1914. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of the *Cestoidea*. XIII. On two new species belonging to the genera *Oochoristica* and *Linstowia*, with remarks upon those Genera, ibid. : 263—283.

Beddard F. E. 1914. Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of *Cestoidea*. XV On a new genus and species of fam. *Acoleidae*, ibid. : 1039—1055.

Beddard F. E. 1916. On two new species of *Cestoda* belonging respectively to the Genera *Linstowia* and *Cotugnia*, ibid. : 695—706.

Bellingham O. B. 1844. Catalogue of Irish *Entozoa*. Annals and Magazine of Natural History, XIV : 318—320.

Belschner H. G. 1934. Present day knowledge of Worms in Sheep. Agricultural Gazette of New South Wales. XLV, (N 6) : 307—310.

Belschner H. G. 1944. Worms in Sheep, ibid., LV, : 217—220.

Beneden P. J. 1859. Mémoires sur les Vers intestinaux. Paris.

Bénion A. 1874. Traité compl. de l'elevage et des maladies du mouton. Paris. : 655.

Bennetts A. W. 1928. Further contributions to the helminths of Western Australian Stock. Journal of the Royal Society of Western Australia, XIV : 57—59.

Bevan L. E. W. & Lawrence D. A. 1930. A note in the internal parasites of sheep in South Rhodesia. Veterinary Journal. London. LXXXVI : 199—200.

Bhalerao G. D. 1930. Indian representatives of the genus *Avitellina* (Cestoda). Proceedings. Ind. Sci. Congr. Calcutta XVII : 248.

Bhalerao G. D. 1934. The common Worms of Cattle in India and their Control. Agriculture and Live-Stock in India. IV (N I) : 3—15.

Bhalerao G. D. 1934. The common Worms of Sheep and Goats in India and their Control, ibid. : 655—669.

Bhalerao G. D. 1935. On the occurrence of *Stilesia vittata* (*Cestoda*) in ovines in India. Indian Journal of Veterinary Science and Animal Husbandry. V (N 1) : 28—29

Bhalerao G. D. 1936. On some representatives of the Cestode genus *Avitellia* from India. Journal of Helminthol. London, XIV (N 3) : 141—162.

Bischoff C. R. 1912. Cestoden aus Hyrax. Zoologischer Anzeiger. Leipzig. XXXIX: 751—758.

Bischoff C. R. 1913. Cestoden aus Hyrax. Revue Suisse de Zoologie. XXI (N 8): 225—284.

Blanchard R. 1891. Notes Helminthologiques (Deuxieme série). Mémoires de la Société Zoologique de France. IV (N 3—4) : 420—489.

Blanchard R. 1891. Sur les helminthes des Primates anthropoides. ibid., IV (N 1—2): 186—196.

Blanchard R. 1913. *Bertiella* satyri de l'orang-outan est aussi parasite de l'homme. Bulleten de l'Académie de Medic. Paris (3 sér.) LXIX : 286—296.

Blei R. 1922. Drei neue Schafcestoden. Centralblatt f. Bact. u. Parasit. Origin. Abt. Bd. LXXXVII : 365—385.

Boas J. E. V. 1902. *Triplotaenia mirabilis*. Zoologische Jahrbuch. Abteil. für Systematik. XVII : 329—334.

Bodkin G. E. & Cleare L. D. 1916. Notes on some Animal Parasites in British Guiana. Bulletin of Entomological Research. London. VII : 179—190.

Bonne C. 1940. De lentwormen van den Mensch in Indie. Geneeskundig Tijdschrift voor Nederlandisch Indie, LXXX : 2376—2384.

Boughton R. V. 1932. The influence of helminth parasitism on the abundance of the snowshoe Rabbit in Western Canada. Canadian Journ. of Research, VII (N 5) : 524—547.

Bounhiol J. 1912. Sur l'existence d'une variété nouvelle de l'Anoplocephala plicata Zeder (var. servei) chez le cheval arabe. Bulletin Soc. Sci. Nat. Algers. IV:146—147.

Bourquin J. 1905. Cestodes de Mammiferes. Le genre *Bertia*. Revue Suisse de Zoologie. XIII : 415—506.

Buorquin, J. 1905. Contributions a l'étude des Cestodes de Mammeferes. Le genre *Bertia*. Zoologischer Anzeiger. Leipzig, XXVIII (N 11) : 417—419.

Brade-Birks S. G. 1927. Some parasites of domestic Animals in South-Eastern England Journal of Helminthology. V. : 47—54.

Braun 1900. Cestodes in Broun's Klassen und Ordnungen der Tierreiches. IV Abt. I, : 1712.

Bremser J. G. 1824. Icones Helminthum Systema Rudolphi Entozoologicum illustrantes. Viennae.

Bresslau E. 1927. Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise in Brasilien 1913—1914. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt.-a-M. XL (3) : 181—235.

Brumpt E. 1936. Precis de parasitologie. Edition 5. Paris, vol. I—II.

Buckley J. J. C. 1933. Some Helminths Parasites from Domesticated Animals in Southern Rhodesia. Journal of Helminthology. XI (N 2) : 109—114.

Burt D. R. R. 1933. *Oochoristica lygosomae* sp. nov.-a Cestode from the Lizard Lygosoma punctatum. Ceylon Journal of Science. Spolia Zeylanica Colombo, Ceylon, B. XVIII 1. 7.

Burt D. R. R. 1939. New Cestodes of the genus *Paronia*, ibid., XXI : 209—218.

Cameron T. W. M. 1923. On the Intestinal Parasites of Sheep and other Ruminants in Scotland. Journal of Helminthology, I : 53—60.

Cameron T. W. M. 1929. A new record of the occurrence of a tapeworm of the genus *Bertiella* in Man. ibid. VII 231—234.

Cameron T. W. M. 1930. Helminth parasites of stock in the British West Indies. ibid., VIII : 77—84.

Cameron T. W. 1931. Parasites of horses, Bulletin Dept. Agric., Canada (152) : 22.

Cameron T. W. M. 1932. Some notes on the Parasitic Worms of the Scottish Red Deer. Proceed. Phys. Society. Edinburgh. XXII : 91—97.

Cameron T. W. M. 1932. The Internal Parasites of Sheep : a Survey. Veterinary Journal. London, LXXXVIII (N 4) : 140—148.

Cameron T. W. M. 1933. Helminthology in its application to Live-Stock. Agriculture and Live-Stock in India. III : 371—376.

Cameron T. W. M. 1934. The Internal Parasites of Domestic animals. London. Anoplocephalidae : 189—204.

Cameron T. W. M. 1934. The Internal Parasites of horse : a Survey. Veterinary Journal. London. XC : 43—48.

Cameron T. W. M. 1939. Studies on the endoparasitic fauna of Trinidad Mammals. VI Parasites of Edentates. Canadian Journal of Research. (Section D.) Zoological sciences. XVII (N 12) : 249-264.

Cameron T. W. M. & Parnell, I. W. 1933. The Internal Parasites of land mammals in Scotland. Proceedings of the Royal Physical Society. London. XXII (N 3) : 133—154.

Ceruttia A. 1902. Sull *Oochoristica* (*Taenia*) *tuberculata* Rud., Bollettino della societa di Naturalisti in Napili. (Sect. I). XVI : 311.

Chandler A. C. 1925. New Records of *Bertiella satyri* (*Cestoda*) in Man and Apes. Parasitol. Cambridge, XVII (N 4) : 121—425.

Chandler A. 1936. The genus *Schizotaenia* in porcupines. Journal of Parasitology. Urbana (N 5) : 513—517.

Chandler A. C. 1942. Helminth Parasites of tree squirrels in South-East Texas, ibid. XXVIII (N 2) : 135—140.

Chandler A. C. 1942. The Helminths of raccoons in East Texas, ibid., XXVIII (N 4) : 255—268.

Chandler A. C. & Suttles C. L. 1922. A new Rat Tapeworm, *Schizotaenia sigmodonts*, from N. America. Journal of Parasitology. VIII : 123—128.

Chavarria M. 1939. Platelmintos determinados en los animales domesticos de Mexico. Presentado a la sociedad Mexicana de historia natural. Revista Mexicana de Medicina Veterinaria II. (N 23) : 13—18.

Chavarria M. 1940. Parasitos y entermedades parasitarias del ganodo vacuno en Costa Rico. Centro Nacional de Agricultura Revista Agricola. V. (N 2) : 59—72.

Chavarria M. 1940a. Platelmintos determinados en los animales domesticos de Mexico. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. Mexico, I, (N 2) : 97—102.

Chen H. T. 1933. A preliminary report on a survey of animal parasites of Canton, China rats. Lingnan Science Journal. Canton, XII, (N 1) : 65—74.

Chen H. T. 1935. Animal parasites of hogs, goats and buffaloes from Hong-Kong. Hong-Kong Natur. XVI : 102—104.

Chen H. T. 1937. Parasites in slaughter houses in Canton. Part III. Trematodes and Cestodes Parasites in the Alimentary Tract of Buffaloes. Lingnan Science Journal. XVI : 585—590.

Child C. M. 1900. Abnormalities in the Cestode *Moniezia expansa* I. Biological Bulletin. I (N 5) : 215—250.

Child C. M. 1900a. Abnormalities in the Cestode *Moniezia expansa* II. Ibid. I, (N 6): 261—290.

Chin T. G. 1938. A new species of Cestoda of the family *Anoplocephalidae* (Cestoda) from tapir. Lingnan Science Journal. Canton. XVII (N 4) : 605—607.

Chitwood B. G., McIntosh A. et Price E. W. 1946. Report of the Committee on nomenclature Authors of combinations of Zoological names. Journal of Parasitology. XXXII (5) : 519—520.
Christiansen M. 1939. Cestoden bei Säugetierweld, ihre Bedeutung and Bekämfung. Internationale Tierärztlicher Kongress. XIII (Zurich-Interlaken, Schweiz.), 1938. Sitzungsbérichte Bern, Bd. I, : 623—632.
Chu H. J. 1931. *Bertiella elongata* Bourquin, 1905, and *B. studeri* Blanchard, 1891, from flying-lemurs in the Philippine Islands. National Medical Journal. China. Shanghai. XVII : 488—492.
Clapham Ph. A. 1945. Some Helminths from West Africa. Journal of Helminthology. XXI (N 2—3) : 90—92.
Claussen L. 1933. Über haüfig bei der Biberratte vorkommende Darmparasiten. Deutsche Tierärztliche Wochenschrift. XLI, (N 38) : 599—601.
Cleland J. B. 1922. The parasites of Australian Birds. Trans. Proceed. Roy. Soc. South Austral., Adelaide XLVI : 85—118.
Cobbold F. S. 1861. List of Entozoa, including pentastomes, from animals dying at the Society's menagerie, between the years 1857—1860 inclusive with descriptions of several new species. Proceed. Zool. Society of London : 117—127.
Cobbold T. S. 1879. Parasites; a Treatise on Entozoa of Man and Animals. London.
Cohn L. 1903. Helminthologische Mitteilungen. Archiv. für Naturgeschichte. Berlin. Jahrg. LXIX, Bd. I, (N 1) : 47—68.
Cohn L. 1906. Zur Anatomie zweier Cestoden. Centralblatt f. Bacteriol., Parasitenk. u. Infectionskr. I Abt. Origin. XL. : 362—367.
Collin 1891. Parasiten aus dem Darm des Zebra. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforsch. Freunde. Berlin, (N 5).
Cram E. B. 1924. The presence of *Bertiella delafondi* in the pigeon (*Columba* dom.) in the United States. Journal of Parasitology. Urbana XI : 115.
Cram E. B. 1928. A species of the Cestode genus *Bertiella* in man and the chimpanzee in Cuba. American Journal of Tropical Medicine. Baltimore. VIII : 339—344.
Crocker W. I. 1919. *Anoplocephala* in the caecum of the horse. Cornell Veterinarian. IX : 176.
Curtice C. 1888. Early stages in the life of *Taenia pectinata*. Science. New York. XI (N 1) : 137—138.
Curtice C. 1888. First phases of the development of *Taenia pectinata*. Science. New York, XI, Referate in Rec. Med. Vet. (ser 7) V. : 677—678.
Curtice C. 1889. The Tapeworm disease of Sheep of the Western Plains. Annual Rept. Bureau of Animal Industry. U. S. Dept. of Agricult. : 165—186.
Curtice C. 1890. The Animal Parasites of Sheep. United States. Department of Agriculture. Bureau of Animal Industry. Special Report : 113—126.
Curtice C. 1892. Parasites. Journal of Comparative Medicine & Veterinary Archiv. New York. XXII : 223—236.
Curtice C. 1934. The Veterinarian and Sheep practice; especially as it relates to intestinal Parasites. Veterinary Journal XC : 425—432.
Darrah J. R. 1930. A new Anoplocephalid Cestode from the woodshuck—*Marmota flaviventris*. Transactions of the American Microscopical Society. XLIX : 252—256.
Daubney R. 1923. The adult Tapeworms of Sheep, particularly those occurring in Great Britain. Veterinary Record III : 679—686.
Daubney R. 1926. The adult tapeworms of sheep, particularly those occurring in Great Britain. Nat. Med. Vet. Assoc. Gr. Britain. Ireland Ann. Meeting. York, London, : 14.
Daubney R. 1928—1929. The important parasitic worms of sheep in Kenya. Bulletin. Kenya Department of Agriculture. (N 6).
Daubney R. 1932. The Life-cycle of *Moniezia expansa*. Journal of Parasitology. XIX. : 5—11.
Davis H. 1944. *Cittotaenia sandgroundi*, a new Anoplocephalid Cestode from a Javanese tree duck, ibid. XXX (N 4) : 241—244.
Davis H. J. 1927. A Tapeworm infestation in a horse. Veterin. Medic. XXII : 370.
De Buisson 1904. *Cittotaenia denticulata*—note on occurrence in the rabbit. Revue scientifique Bourbonnais et centre de la France. XVII : 130.
Deiner E. 1912. Anatomie der *Anoplocephala latissima* n. nov. Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität. Wien. XIX, Heft 3, : 343—372.
De Waele A. 1933. Recherches sur les migrations des Cestodes. Bulletin de l'Académie Roy. de Belgique Classe des Sciences. Ser. 5. XIX : 649—660.
De Waele A. 1934. Nieuwe bevindingen over der levenscyclus der Cestoden. Natuurwetenschappelijk Tijdschrift. XVI : 60—69.
Diamare V. 1900. Paronia carrinoi n. g. n. sp. di Tenioide duplici organi genitali. Bollettino Musei di Zoologia e Anatomia comparata. Genova (N 91).

Diamare V. 1900. *Paronia carrinoi* n. g. n. sp. von Taenioiden mit doppelten Geschlechtsorganen. Centralblatt f. Bacter. etc. Originale. XXVIII (N 24) : 846—851.
Diamare V. 1901. Zur Kenntnis der Vogelcestoden. Ueber Paronia carrinoi (mihi). ibid. XXX : 369—373.
Diesing C. M. 1834. Tropisaurus und Thysanosoma-zwei neue Gattung von Binnenwürmern aus Brazil. Med. Jahrb. des K. K. österreich Staates Vienna. VII: 83—116.
Diesing C. M. 1850. Systema helminthum, Vienne.
Deising C. M. 1856. Zwanzig Arten von Cephalocotyleen. Denkschrift der Keiserl. Akad. Wissensh. Wien, mathem.-naturwissenschaf. Klasse. XII : 23—38.
Dikmans G. 1935. Parasites of cattle in Costa Rica. Proceedings of the Helminthological Society of Washington II ; 83.
Dikmans G. 1935. Treatment for tapeworm, *Moniezia expansa*, infestation of sheep. North American Veterin. VI (N 7).
Dikmans G. 1939. Helminth Parasites of North American Semi-Domesticated and Wild Ruminants. Proceedings of the Helminthological Society of Washington, VI : 97—101.
Dikmans G. 1942. New Host-Parasite Records, ibid. IX (N 2) : 65—66.
Dikmans G. 1945. Check-list of the Internal and External Animal Parasites of Domestic Animals in North America. (Un. St. and Possessions and Canada). American Journal of Veterinary Research. VI (N 21) : 211—241.
Dollfus R. P. 1932. Mission saharienne Augiéras-Draper; 1927—1928. Cestodes de Reptiles. Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Paris. (Sér. 2) IV (N 5) : 539—554.
Douthitt H. 1915. Studies on the Cestode Family *Anoplocephalidae*. Illinois Biol. Monogr. I. (N 3).
Dujardin F. 1845. Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Paris.
Eider H. M. 1938. Worms in cattle. Journal Agricult. of Victoria : 491—494.
Elton C., Ford E. B. & Baker J. R. 1931. The health and parasites of a wild mouse population. Proceed. Zoological. Society, London : 657—721.
Endrigkeit A. 1939. Die Parasiten der Pferde in Ostpreussen unter besonderer Berücksichtigung der kleinen Strongyliden. Archiv d. wissensch u. prakt. Tierheilk. LXXV : I—19.
Enigk K. 1933. Ein Beitrag zur Parasitenfauna des Kamels (Camelus bactrianus). Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. N 4/7 : 271—280.
Erickson A. B. 1938. Parasites of some Minnesota *Cricetidae* and *Zapodidae* and a host catalogue of Helminths Parasites of native American mice. American Midland Naturalist, Notre Dame, XX (N 3) : 575—579.
Erickson A. B. & Highby P. R. 1942. Parasites of the woodland Caribou. Journal of Parasitology., Urbana, XXVIII (N 5) : 423.
Evans W. M. R. 1940. Observation upon some common Cestode parasites of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Parasitology. Cambridge. XXXII (N 1) : 78—90.
Fallis M. A. 1938. A studies of the Helminth Parasites of Lambs in Ontario. Transactions of the Royal Canadian Institute. XXII (N 47) : 81—128.
Fenstermacher R. 1934. Further studies of diseases affecting moose. Bulletin Minnesota Agricultural Experiment. Station, St. Paul. (N 308) : 26.
Fenstermacher R. 1937. Further studies of diseases affecting moose. Cornell Veterinarian. Ithaca XXVII (N 9) : 25—37.
Fenwick D. W. 1937. A censes of Intestinal Parasites of Lambs in South Wales. Journal of Helminthology. XV (N 3) : 169—176.
Ficalbi E. 1890. La *Taenia rotundata* Molin, e il suo ciclo vitale. Breve cenno preventivo. Monitore Zoologico Italiano, I (N 10) : 211—212.
Fischer D. A. 1929. The chemical constituents of the sheep tapeworm, *Moniezia expansa* (Abstracts). Anatomical Record. Philadelphia, XXXXIV : 263.
Flattely F. W. 1922. Considerations of the life-history of tapeworms of the genus *Moniezia*. Parasitology. Cambridge, XIV : 268—281.
Foster A. O. 1939. Some Helminths of the Woolly Opossum in Panama. Transactions of the American Microscopical Society LVIII (N 2) : 185—198.
Foster A. O. & Ortiz P. O. 1937. A Further Report on the Parasites of a Selected Group of Equines in Panama. Journal of Parasitology. Urbana. XXIII: 360—364.
Freeborn S. B. 1933. Notes on the economic importance, life-history, and control of *Moniezia expansa* Rudolphi, the common tapeworm of sheep. (Abstracts) ibid. XX, : 131.
Freeborn S. B. & Berry L. J. 1934. Observations on the sheep tapeworm, *Moniezia expansa* in California. Journal of the American Veterinary Medical Assoc. Chicago LXXXV : 611—616.

Freeman R. S. Notes on the Morphology and life cycle of the genus *Monoecocestus* Beddard, 1914 (*Cestoda: Anoplocephalidae*) from the Porcupine. Journal of Parasitology. 35, № 6, sect. I : 603—612, figs 1—3.

Freeman R. S. 1949. Temperature, Oribatid Mites and the Development of *Monoecocestus (Cestoda: Anoplocephalidae)*. Journal of Parasitology. 35, № 6, sect. 2, ; 26.

Freitas M. G. 1945 *Anoplocephala mamillana.. (Cestoda: Anoplocephalidae)* em, equinos no Brasil. Revista Brasiliera de Biol. LI (№ 1): 87—90.

Frölich F. A. 1802. Beitrage zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. Der Naturforscher. XXIX : 5—96.

Fuhrmann O. 1897. Sur un nouveau *Taenia* d'Oiseau (*Cittotaenia avicola*). Revue Suisse de Zoologie. V : 107—117.

Fuhrmann O. 1901. Bemerkungen über einige neuere Vogelcestoden. Centralblatt für Bacter. Parasitenk. I Abt. Orig. XXIX : 757—763.

Fuhrmann O. 1904. Neue Anoplocephaliden der Vögel. Zoologischer Anzeiger XXVII : 384—389.

Fuhrmann O. 1905. Ueber ost-asiatische Vogelcestoden. Zool. Jahrb. Abteil. für Systematik. XXII : 303—320.

Fuhrmann O. 1907. Die Systematik der Ordnung *Cyclophyllidea*. Illinois Biolog. Monogr. I. (N 3).

Fuhrmann O. 1907. Die Sistematik der Ordnung *Cyclophyllidae* Zool. Anz. XXXII: 289—297

Fuhrmann O. 1908. Die Cestoden der Vögel. Zoolog. Jahrbuch. Suppl.10 : 1—232.

Fuhrmann O. 1909. Cestoden der Schwedischen Zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und Deutsch-Ostafrika, Stockholm. XXII : 67—76.

Fuhrmann O. 1918. Cestodes d'oiseaux de la Nouvelle Caledonie et des Iles Loyalty—in : Sarasin and Roux, Nova Caledonia. Archives de Zoologie experimentale et générale. II (N 4) : 397—449.

Fuhrmann O. 1920. Consideration sur le genere *Davainea*. Festschrift für Zschokke. Basel.

Fuhrmann O. 1921. Einige Anoplocephaliden der Vögel. Centralbl. Bact. Jena, Originale. Abt. I. Orig. LXXXVII. H. 6, : 438—451.

Fuhrmann O. 1924. Two new Species of Reptilian Cestodes. Ann. Trop. Med. Parasitol. Liverpool. XVIII (N 4) : 505—513.

Fuhrmann O. 1926. Cestodes Catalogue des Invertébres de la Suisse, fasc. 17. Mus. Hist. Natur. Genéve : 149.

Fuhrmann O. 1927. Brasilianische Cestoden aus Reptilien und Vögeln. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschen. Gesellschaft. Frankfurt.-a.-M. XL. (N 3), 389—401.

Fuhrmann O. 1931. Vermes Amera. Cestoda. in Kükental & Krumbach, Handbuch der Zool. Berlin. Bd. II (Lieferung, 11)? Teil 2, : 257—416.

Fuhrmann O. 1932. Les ténias des oiseaux. Memoires de Universite de Neuchâtel. VIII : 1—381.

Fuhrmann O. 1933. Deux nouveaux Cestodes de mammiferes d'Angola. Bulletin Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles. LVIII : 97—106.

Fuhrmann O. 1933 a. Cestodes nouveaux. Revue Suisse de Zoologie, Genéve XL, (NI) : 169—178.

Fuhrmann O. 1943. Cestodes d'Angola, ibid. L. pp 449—471.

Fuhrmann O. et Baer J. G. 1944. Mission biologique Sagan-Omo (Ethiopie méridionale), 1939, dirigée par le professeur Eduardo Zavattari Cestodes. Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. nat. LXVIII : 113—140.

Galli-Valerio B. 1905. Einige Parasiten aus Arvicola nivalis. Zoolog. Anzeiger. XXVIII : 519—522.

Galli-Valerio B. 1910. Notes de parasitologie et de technique parasitologiques: Centralblatt für Bacteriol., Parasitenkunde u. Infectionskr., I Abt. Orig. LVI (N 1): 43—47.

Galli Valerio B. 1918. Ist Aphodius obscurus Farb der Zwischenwirt der *Cittotaenia marmotae*? Schweizer Archiv für Tierheilkunde : 551—553.

Galli-Valerio B. 1925. Parasitologische Untersuchungen und Beitrage zur parasitologische Technic. Centralblatt f. Bacteriologie, Parasitenk. etc. I Abt. Orig. XCIV : 63.

Galli-Valerio B. 1930. Observations et recherches sur les parasites et les maladies parasitaires des animaux sauvages. Bulletin de la Murithienne. Sion. XLVII: 50—89.

Galli-Valerio B. 1931. Notes de Parasitologie. Zentralblatt. Bacteriol. etc. Jena, I. Orig. CXX. : 98—106.

Galli-Valerio B. 1940 Notes de Parasitologie et de technique parasitologique. Schweizer. Archiv für Tierheilkunde. Zürich, LXXXII, (N 8) : 352—358.

Galli-Valerio B. 1940. Notes de Parasitologie et de Technique parasitologique, ibid. LXXXII, N 9 : 387—392.

Gambles R. M. 1939. A List of Parasites recorded from the Domestic and Wild Animals and Birds of Cyprus. The Cyprus Agriculture Journal. Nicosia, Cyprus. XXXIV (N 1) : 29—32.

Garrod A. H. 1877. On the *Taenia* of the Rhinoceros of the Sunderbunds (*Plagiotaenia gigantea* Peters). Proceedings of the Zool. Society of London : 788—789.

Garrod A. 1891. Parasiten aus dem Darm des Zebra. Sitzungs-Bericht der Gesellschaft der naturforsch. Freunde zu Berlin. N 5 : 85—

Gassner F. X. & Thorp, F. 1940. Studies on Thysanosoma actinioides. Journal of the American Veterinary Medical Association. Chicago. XCVI, N 756 : 410—411.

Goeze G. 1782. Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper. Leipzig Blaunkenburg, 471 : 35.

Gordon H. M. L. 1932. A note on the longevity·*Moniezia* sp. in sheep. Austral. Veterinary Journal, VIII (N 4) : 153—154.

Gough L. H. 1908. Notes on South African Parasites. S. Grahamstown.

Gough L. H. 1909. The Anatomy of *Stilesia centripunctata*. Commemoration Book for the opening of the new Laboratories of Onderstepoort. (Transvaal Department of Agriculture. Veterinary Bacteriological Laboratories) : 113—131.

Gough L. H. 1911. A Monograph of the Tapeworms of the subfamily *Avitellininae* being a Revision of the Genus *Stilesia* and an Account of the Histology of *Avitellina centripunctata* (Riv). The Quarterly Journal of Microscopical Science. London. vol. LVI, Part. 2 Ser. N 222 : 317—385.

Gough L. H. 1912. The Anatomy of *Stilesia globipunctata* (Rivolta). Parasitol. V (N 2) : 114—117.

Gottheil W. S. 1887. On some *Taenia* of the Quadrumana. Journal of Comparative Medicine and Surgery. Philadelphia, VII : 136—138.

Gradwohl R. B. H. 1943. Clinical Laboratory Methods and diagnosis. London, II : 1917—1932, 623—639.

Graham E. & Uhrich, J. 1943. Animal Parasites of Fox Squirrel, *Sciurus niger rufiventer*, in South-Eastern Kansas. Journal of Parasitology. XXIX (N 2) : 159—160.

Griffiths H. J. 1937. Some Observations on the Overwintering of Certain Helmintb Parasites of Sheep in Canada. Canadian Journal of Research. Ottawa, (Sect. D.) XV : 156—162.

Grini O. 1930. Parasitical diseases of Rabbits. North American Veterinarian. XIII (5) : 40—42.

Hall M. C. 1908. A new Rabbit Cestoda, *Cittotaenia mosaica*. Proceedings United States Nat. Museum, XXXIV : 606—699.

Hall M. C. 1912. The Parasite Fauna of Colorado. Colorado College Publications (Science Series). XII N 10.

Hall M. C. 1922. Sterile Tapeworms in unusual Hosts. Journal of Parasitol., IX : 35.

Hall M. C. 1930. Parasites and Parasitic Diseasis of sheep. U. S. Department of Agriculture. Farmers Bulletin, N 1330, : 46.

Hall M. C. 1931. Parasites of sheep and swine. Veter. Alumni Quart., Columbus., XIX : 120—131.

Hall M. C. 1934. The discharge of eggs from segments of Thysanosoma actinioides. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. I (N 1) : 5—6.

Hall M. C., Dikmans G. & Wright W. H. 1938. Parasites and Parasitic Diseases of Sheep. U. S. Department of Agriculture. Farmers Bulletin. N 1330 : 1—48.

Hall M. & Hoskins H. P. 1918. The occurrence of tapeworms, *Anoplocephala* sp. sp. of Horses in the United States. Cornell Vet. Ithaca. VIII : 287—295.

Hamid A. 1932. A cestode *Oochoristica khalili* n. sp. from a snake, Psammophis schokari Forskal. Parasitology. Cambridge. XXXIV (N 2) : 238—240.

Hansen M. F. 1947. Three Anoplocephalid Cestodes from the Prairie Meadow Vole, with descriptions of *Andrya microti* n. sp. Transactions of the American Microscopical Society. Menasha. LXVI (3) : 279—282.

Harkema R. 1936. The parasites of some North Carolina Rodents. Ecolog. Monograph. Durham. N. C. VI. : 153—232.

Harkema R. 1942. The Mourning Dove a new host of the Anoplocephalid Tapeworm, *Aporina delafondi* (Railliet). The Journal of Parasitology, Urbana. XXVIII (N 6) : 495.

Harwood P. D. 1932. The Helminths parasites in the Amphibia and Reptilia of Houston, Texas and vicinity. Proceed. U. S. Nat. Mus. LXXXI (17) N 2940 : 1—71.

Hawkins Ph. A. 1946. Studies of sheep parasites (Abstract) Journal of Parasitology. XXXII Program and Abstracts of the 21-st Annual Meeting. American Society of Parasitologists. Boston. Massachusetts, 1946.

Hegner R., Root F. M., Augustine D. L. and Huff C. G. 1938. Parasitology with special reference to man and domesticated animal. New-York—London : 812.
Helmy I. S. 1936. Parasites from Liberia and French Guiana. III. Cestodes from Liberia. Publications. Facult. Medic. Egypt. Univers. IX : 1—72.
Herman C. A. & Jankiewicz H. A. 1943. Parasites of cotton-tail rabbits on the S. Joaquin Experimental Range. California. Journal of Wildlife Management. VII (N 4) : 395—400.
Hernandez A. R. et Entralgo A. 1944. Primeras observaciones del Inermicapsifer cubensis en nuestro medio (Santa Clara). Medica Matanzas. III : 123—127.
Hinemann E. 1937. Neue Parasitenkunde beim Elchwilde. Zeitschrift für Parasitenkunde. IX : 559—562.
Honess R. F. 1935. Studies of the tapeworms of the Black Hills cotton-tail Rabbit, *Sylvilagus nuttalli grangeri* (Allen) with the special reference to the life history of *Cittotaenia variabilis* Stiles. University of Wyoming Publications II (NI) :1—10.
Hoskins H. P. 1919 A note in regard to the seasonal appearance of *Anoplocephala mamillana*. Cornell Veterinarian. Ithaca. IX. 202—203.
Houdemer E. 1925. Parasites des animaux domestiques ou sauvages du Tonkin. Bulletin Société de Pathologie exotique. Paris. XVIII, 343—350.
Hsü H. F. 1935. Contribution a l'étude des Cestodes de Chine. Revue Suisse de Zoologie. XLII (N 4) : 477—570.
Hsü Y. C. 1935. Helminths of cows in Soochow. Lingnan Science Journal, Canton, (Lingnan University) XIV (N 4) : 605—610.
Hudson J. R. 1934. Notes on some Avian Cestodes. Annals. Magaz. Nat. History. XIV, : 314—318.
Hughes R. C. 1940. The genus *Oochoristica* Lühe 1898. American Midland Naturalist, Notre Dame. XXIII (N 2) : 368—381.
Hughes R. C. Baker J. R. & Dauson C. B. 1941. The Tapeworms of Reptiles. Part I., ibid. XXV : 454—468.
Hussey K. L. 1941. Aporina delafondi (Railliet) an Anoplocephalid Cestode from the Pigeon. The American Midland Naturalist, Notre Dame, XXV (N 2) : 413—417.
Inglez A. 1937. Nota Sobre o ciclo evolutivo dos cestodes do genero Moniezia. Rivista de Medicina veterinaria. Lisboa, XXXII : 134—140.
Janicki C. 1904. Cestoden ohne Genitalporus. Centralblatt fur Bacter. Paras. I Abt. Orig. XXXVI : 222—223.
Janicki C. 1904a Ueber Säugetiercestoden. Zool. Anzeiger. XXIII : 230—231.
Janicki C. 1904b. Zur Kenntnis einiger Säugetiercestoden. Zoolog. Anzeiger. XXVII 700—782.
Janicki C. 1905. Cestoden aus Procavia. Schultze Zoologisch und Anthropol. Ergebn. einer Forschungsreise im west. und zentr. Südafrika, 1903—1905. Bd. IV Lieferung III.
Janicki C. 1906. Beutlercestoden der Niederländischen Neuguinea-Expedition. Zoologischer Anzeiger. Leipzig. XXIX : 127—131.
Janicki C. 1906a. Die Cestoden Neu-Guineas. Nova Guinea, V, Zoolog. : 181—199.
Janicki C. 1906b. Studien an Säugetiercestoden. Zeitschr. f. Wissensch. Zoologie. Leipzig. LXXXI : 505—597.
Janicki C. 1910c. Die Cestoden aus Procavia. Denkschr. Med. Ges. Jena. XVI: 373—396.
Jellison W. L. 1933. Parasites of the porcupines of the genus *Elithizon* (Rodentia). Trans. Amer. Microsc. Soc. Menasha, LII, : 42—47.
Jellison W. L. 1936. The occurrence of the Cestode *Moniezia benedeni* (Anoplocephalidae) in the American moose. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. III (N 1) : 16.
Jenkins J. R. 1923. On a new species of *Moniezia* from sheep *Ovis aries*. The Annals of Applied Biology. Cambridge X : 267—286.
John D. D. 1926. On *Cittotaenia denticulata* with notes to the occurrence of other Helminth Parasites of Rabbits found in the Aberystmyth Area. Parasitology. Cambridge. XVIII (N 4) : 436—454.
Johnston T. H. 1909. The *Entozoa* of *Monotremata* and Australian *Marsupialia* I. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. Sydney. XXXIV : 514—523.
Johnston T. H. 1911. On a new Genus of Cestoda from a Marsupial. Reports. Australian Assoc. for the Advancement of Science. Sydney.
Johnston T. H. 1911a. The *Entozoa* of *Monotremata* and *Marsupialia* II. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. Sydney. XXXVI : 47—57.
Johnston T. H. 1912. Notes on some Entozoa. Proceed. Royal Society of Queensland .

Johnston T. H. 1932. The parasites of the «stumpy-tail» lizard Trachisaurus rugosus. Transactions of the Royal Society S. Austral. LVI : 62—78.
Johri. 1934. Report on a Collection of Cestodes from Lucknow (U. P. India) Proceedings of the Indian Museum. Calcutta. XXXVI (N 2) 153—177.
Jones W. N. 1924. A preliminary survey of the Nematode and Cestode parasites of Sheep in North Wales, Oct. 1923 to Sept. 1924. Journ. Helminth. London. IV:31—35.
Jones W. N. 1926. A further survey of the Nematode and Cestode parasites of Sheep in North Wales, October 1924, to Septembe:, 1925. ibid. IV : 36—42.
Joyeux Ch. 1923. Recherches sur la faune helminthologique africaine. Archives de l'Institut Pasteur. Tunis. XIII : 119—167.
Joyeux Ch. 1924. Liste de quelques helminthes recoltées dans les colonies portugaises d'Afrique, Annales de Parasitologie Paris, II : 232—235.
Joyeux Ch. & Baer J. G. 1927. Etude de quelques cestodes provenant des colonies francaises d'Afrique et de Madagascar, ibid. V (N 1) : 27—36.
Joyeux Ch. 1927. Recherches sur la faune helmintbologique Algerienne (Cestodes et Trematodes). Archives de l'Institut Pasteur d'Algerie. Alger. V. : 509—528.
Joyeux Ch. & Baer J. G. 1928. Note d'Helminthologie tunisienne. Archives de l'Institut Pasteur, Tunis. XVII (N 4) — 347—349.
Joyeux Ch. & Baer J. G. 1929. Les Cestodes rares de l'homme. Bull. Soc. Pathol. Exot. XXII : 114—136.
Joyeux Ch. & Baer J. G. 1929. Notes de Parasitologie. «C» Observation sur quelques zooparasites. Zentralblatt für Bact. Parasit. u. Inf. Originale. Jena, Abt. I of CXII, Heft 1—2 : 58.
Joyeux Ch & Baer J. G. 1930. Mission saharienne Augueras — Draper, 1927—1928. Cestodes. Bulletn. Mus. national Hist. natnrelle. Paris (ser. 2) 1 : 217—220.
Joyeux Ch. & Baer J. G. 1930. On a collection of Cestodes from Nigeria. Journal of Helminthology. London. VIII : 59—64.
Joyeux Ch. & Baer J. 1935. Cestodes d'Indochine. Revue Suisse de Zoologie. XLII (N 7) : 249—273.
Joyeux Ch. & Baer J. G. 1936. Fauna de France. XXX. Cestodes. Paris : 613.
Joyeux Ch. et Baer 1945. Morphologie, évolution et position systématique de *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782), cestode parasite de rongeurs. Revue Suisse de Zoologie. LII (2) : 13—51.
Joyeux Ch. & Dollfus R. Ph. 1931. Sur quelques Cestodes de la collection du Musée de Münich. Zoolog. Jahrbücher. Jena (Syst.) LXII : 109—118.
Joyeex Ch. & Dollfus Ph. 1931a. Un nouveau cas de *Bertiella studieri* (R. Bl.) chez l'Homme. Comptes Readus des Séances de la Société de Biologie, Paris, CVII (N 14) : 35—36.
Joyeux Ch. et Foley H. 1930. Les helminthes de Meriones schawi schawi Roset. dans le nord de l'Algerie. Bulletin de la Societe Zoologique de France. LV : 353—374.
Joyeux Ch. & Gaud J. 1945. Recherches helminthologiques marocaines.—Archives de l'Institut Pasteur du Maroc. III (N 4) : 111—143.
Joyeux Ch. & Houdemer E. 1927. Recherches sur la faune helmintologique de l'Indochine (Cestodes et Trematodes) Orig. (Mémoires originaux). Annales de Parasitologie, Paris. V (N 4) : 289—294.
Joyeux Ch. & Houdemer E. 1928. Recherches sur la faune helminthologique de l'Indochine (Cestodes et Trematodes) (suite et fin). ibid., VI (N 4) : 289—309.
Joyeux Ch. & Kobozieff N. 1. 1929. Recherches sur l'évolution des Cestodes de la famille des *Anoplocephalidae*. ibid., VII : 477—482.
Joyeux Ch. & Mathias P. 1926. Cestodes et Trematodes recoltées par le professeur Brumpt ou cours de la mission de Bourg de Bozas, ibid. IV (N 4) : 333—336.
Kahane Z. 1880. Anatomie von *Taenia perfoliata* Goeze. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Berlin. XXXIV : 175—254.
Kates K. C. and Runkel C. E. 1948. Observation on Oribatid Mite Vectors of *Moniezia expansa* on Pastures with a Report of several New Vectors from the United States. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. XV (1) : 10—133.
Kerr T. 1935. On *Linstowia echidnae* (Thompson, 1893) Zschokke, 1899, a Cestode from the Australian ant-eater. Annals and Magazine of Natural History, (Ser. 10), XV (N 85) : 156—160.
Kienscherf M. 1939. Befall thüringischer Wildkaninchen mit Entoparasiten und die Beziehungen zu geologisch-klimatischen Verhältnissen Inaugural-Dissertation. Berlin, 42.
Kingscote A. A. 1932. The occurrence of tapeworms of the genus *Anoplocephala* in the Horse. Legislative Assembly of Ontario, Sessional Paper. N 29, 1932. Report of the Ontario Veterinary College, 1931 : 61—62.
Kingscote A. A. 1938 Common parasites of Canadian animals. Canadian Journal Compar. Medic. II (N2) : 47—55.

Klaptocz B. 1906. Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft Treitl unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. Franz Werner's in der Aegyptischen Sudan und nach Nord-Uganda. Cestoden aus Fischen, aus Varanus und Hyrax. Sitzungsberichte der Keiserlichen Akademie der Wissenschaften. Wien. Mathematisch — naturwissenschaftlichen Klasse. 115, Abt I, Heft, 1 : 121—144.

Kock P. 1942. Zum Parasitenbefall des Rehwildes. Deutsche tierärztliche Wochenschrift. L (N 3—4) : 36—38.

Kofend L. 1917. Cestoden aus Säugetieren und aus Agama colonorum. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathem. — naturwissensch. Klasse. Sitzung vom 12 Juli.

Kofend L. 1923. Cestoden aus Säugetieren und aus Agama colonorum. Wissensch. Ergebn. der mit Unterstütz. der Akademie Wiss. Wien unternommenen Zoolog. Exped. nach dem Anglo-Aegyptischen Sudan (Kordofan) 1914. Denkschr. Akademie der Wissenschaften in Wien. XCVIII: 1 — 10.

Konsuloff St. 1929. Recherches sur l'évolution des Cestodes de la famille des *Anoplocephalinae*. Annales de Parasitologie. Paris. VII (N 6) : 477—482.

Konsuloff S. 1930. Recherches sur l'évolution des Cestodes de la famille des *Anoplocephalidae*, ibid., VIII : 244—248.

Kotlan 1921. Vogel-Cestoden aus Neu Guinea. Annales Musei Nationalis Hungarici. Budapest, XVIII : 1—20.

Kouri P. 1943. Investigaciones parasitaires en la «Jutia conga» (Capromys pilorides Say). Nota previa. Revista de Medicina Tropical y Parasitologia, Bacteriologia, Clinica y Laboratorio, IX (N 3) : 26—27.

Kouri P. 1944. Tercer informe en relacion al Inermicapsifer cubensis, ibid. X (N 5—6): 107—112.

Kouri P. & Rappoport I. 1940. A new Human helminthic infection in Cuba. Journal of Parasitology. Urbana, XXVI : 179—181.

Koutz F. R. & Rebrassier R. E. 1942. The incidence of parasitic infection of domestic animals. Journal of the American Veterinary Medical Association 100 (N 780) : 214—216.

Krembs J. 1939. Die Krankheiten des Wildes und ihre Bekämpfung. München : 160.

Krijgsman B. J. 1935. Enkele voor Nederlandsch-Indie nieuwe parasitaire wormen Dutch East Indies. Nederlandsch-Indische Bladen voor Diergeneeskunde en Dierenteelt Botavia XLVII (N 2) : 106—107.

Krull W. H. 1939. Observation on the distributions and ecology of the Oribatid mites. Journal Washington Academy of Sciences. XXIX (N 12) : 519—528.

Krull W. H. 1939. a. On the life history of *M. expansa* and *Cittotaenia* sp. (*Cestoda, Anoplocephalidae*) Proceedings of the Helminthol. Soc. of Washington. VI (N 1): 10 — 11.

Krull W. H. 1940. Investigation on possible intermediate hosts, other than Oribatid mites, for *Moniezia expansa*. ibid. VII (2) : 68—71.

Krull W. H. 1946. The identification of Thysanosoma actinioides infections in sheep by examination of fekal pellets. Transactions of the American Microscopical Society. Menasha. XLV : 351—353.

Kumar D. A. & Dyal S. 1934. Observations on the tapeworms *Avitellina lahorea* and *Helictometra* from Lahore. Proceed. Ind. Sci. Congress. Calcutta. XXI. p. 262.

La Rue G. R. 1911. A revision of the Cestode Family *Proteocephalidae*. Zoologischer Anzeiger. Leipzig XXXVIII (N 22/23) : 473—482.

La Rne G. R. 1914. A Revision of the Cestode family *Proteocephalidae*. Illinois Biological Monographs. I (N 1—2) : 1—351.

Law R. G., Kennedy A. H. 1932. Parasites of fur-bearing animals. Bull. Ontario Gov't. Exp. Fur Farm. Kirkfield IV, 30 p. (n. v., rewiev in Vet. Rec. London, XII p. 982).

Lebour M. V. 1915. Some feeding habits of slugs. Annals of Applied Biology, Cambridge. I, 393—395.

Leidy J. 1855. Notices on Some Tapeworms. Proceedings of Academy of Nat. Sciences. Philad. VII p. 433.

Leiper R. T. 1911. Check-list of Helminths Parasitic in Equines. The Journal of the London School of Tropical Medicine. I (N 1) p. 22—26.

Leiper R. T. 1912. Check-list of Helminths Parasitic in Cattle. ibid. I (2): 115—122.

Leiper R. T. Helminth parasites obtained from the okapi at post-morten. Proceedings of the general meetings for scientific business of the Zoological Society of London, Part VI. Exhibitions and Notices : 949.

Leiper R. T. & Mahner M. T. 1911. Check-list of New Genera and Species of Helminths in 1911. The Journal of the London School of Tropical Medicine. London I (1) : 13.

Le Roux P. L. 1932. Notes on the more important worms of cattle, sheep and pigs in Northern Rhodesia. Annual Bulletin of the Department of Animal Health, Northern Rhodesia. 1931 : 9—24.

Leuckart R. 1885. Bandwurmer. Koch, A. Encyclopädie der Gesamten Thierheilkunde und Thierreich, I, Leipzig, : 361—404.

Lewis E. A. 1930. An account of a survey of the parasitic helminths of some domestic animals in Mid-West Wales. Journ. Helminth. London. VIII N 1, pp. 1—18.

Lewis R. C. 1914. On the new species of Tapeworms from the stomach and small intestine of a Wallaby, *Lagorchestes conspicillatus* from Hermite Island, Monte Bello Islands. Proceedings Zool. Soc. London : 419—432.

Limbourg J. Ph. 1766. Observationes de Ascaridibus et Cucurbitines, et potissimum de Taenia tam humana quam leporina. Philosoph. Transactions, LVI p. 126.

Linstow O. 1888. Report on the *Entozoa* (in Report. scientif. results of voyage of H. M. S. Challenger). Zoology. XXIII 1—18.

Linstow O. 1901. Helminthen von den Ufern des Nyassa Sees. Zeitschrift für Naturwissensch. Jena. XXXV : 409—428.

Linstow O. 1902. *Taenia trichoglossi*. Centralblatt. für Bact. Parasitenk. Erste Abteil. Orig. XXXI : 32.

Linstow O. 1904. Neue Helminthen. ibidem. I Abt. (N 5) : 678—683.

Linstow O. 1905. Neue Helminthen. Archiv für Naturgeschichte. Berlin LXXI (3 N) : 267—276.

Linstow O. 1906. Helminthes from the collection of the Colombo Museum. Spolia Zeylanica Pt. II, III : 163—188.

Loewen S. L. 1934. A new Cestode from a Bat. Transactions of the Kansas Academy of Science v. XXXVII : 257—261.

Loewen S. L. 1940. Some Reptilian Cestodes of the Genus *Oochoristica* (*Anoplocephalidae*). Transactions of the American Microscopical Society, Menasha LIX (N 4) : 511—518.

Lopez-Neyra C. R. 1943. Reflexiones la importancia de la evolucion uterina en la sistematica de los ciclophilidos. Revista Iberica de Parasitologia. Granada. III (1) : 61—68.

Lopez-Neyra C. R. 1945. Compendio de helminthologia iberica. Parte II. Capitulo III (Taeniidae) ibidem. V (1—2) : 121—151.

Lynch W. F. 1944. A new Anoplocephalinae Cestode, *Oochoristica anniellae*, from the California limbless Lizard. Transactions of the American Microscopical Society LXIII (2) : 165—169.

Lühe M. 1895. Mitteilungen über einige wenig becannte bezw. neue südamericanische Taenien des K.K. naturhistorischen Hof-Museums in Wien. Arch. für Naturgesch., Berlin. 61 J. I (N 2) : 199—212.

Lühe M. 1898. *Oochoristica* nov. gen. Taeniadarum. Zoolog. Anzeiger Bd. XXI : 650—652.

Lühe M. 1910. Die Susswasserfauna Deutschlands. Parasitische Platwürmer. II Cestodes, Jena Heft 18 : 153.

Lungwitz M. 1895. *Taenia ovilla* Rivolta, ihre anatomischer Bau und die Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane. Archiv für wissenschaftliche und pranttische Tierheilkunde. Berlin. XXI : 105—159.

Lyman R. A. 1902. Studies on the Genus *Cittotaenia*. Studies from the Zoolog. Laborat. Nebraska, N 48.

Lyman R. A. 1902. Studies on the Genus *Cittotaenia*. Transactions of the American Misroscop. Society. XXIII : 173—190.

MacCallum G. A. 1921. Studies in Helminthology. Zoopathologica. New York, I (6) : 137—284.

MacCallum G. A. et MacCallum W. G. 1912. On the structure of *Taenia gigantea* (Peters.). Zoologisch. Jabrbuch. Abt. f. System. XXXII : 379—384.

MacDonagh E. J. 1934. Notas helminthological. Notas Preliminares. Mus. La Plata. II : 271—279.

McIntosh. 1941. A new Dilepidid Cestode *Catenotaenia linsdalei* from a pocket gopher in California. Proceed. Helminthol. Society of Washington. IX : 60—62.

MacLeod J. A. 1933. A parasitological survey of the Genus *Citellus* in Manitoba. Canadian Journal of Research. Ottawa IX : 108—127.

Mahr M. M. 1942. Precipitin reaction and species specificity of *Moniezia expansa* and *Moniezia benedeni*. The Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory. Lancaster.

Malan J. R. 1939. Some Helminths of Soutb African Lizards. Onderstepoort Journa of Veterinary Science and Animal Industry, Pretoria. XII (N 1) : 21—74.

Maplestone P. A. 1922. Notes on Australian Cestodes. Ann. Trop. Med. Parasitol, Liverpool, XVI : 305—310.
Maplestone P. A. 1930. A new case of *Bertiella studeri* in a human being. Ind. Medical Gazette. LXV, : 258—260.
Maplestone P. A. 1936. Infection with *Bertiella studeri*, ibidem LXXI : 306.
Maplestone P. A. & Riddle J. S. 1936. Infection with *Bertiella studeri*, ibidem, LXXI (N 2) : 81.
Maplestone & Southwell. 1923. Notes on Australian Cestodes. VII. Annals of Tropical Medicine and Parasitology. Liverpool. XVII : 317—331.
Marotel M. G. 1899. Sur un téniadé du blaireau. Comptes Rend. Soc. Biolog. Paris. LI : 21—23.
Marotel M. G. 1903. Contribution a l'Etude zoologique du *Stilesia centripunctata* (Rivolta). Note Preliminaire. Journ. Med. Veterin. et Zootechn. Lion. (Sér. 5) VII : 24.
Marotel G. 1912. Noeuvau Cestode du Mouton. Société des Sciences Veterinaires de Lion. Bulletin.
Meggitt F. G. 1916. A tri-radiate Tapeworm (*Anoplocephala perfoliata* Goeze) from the Horse. Parasitology. Cambridge. VIII (N 4) : 379—389.
Meggitt F. J. 1920. A new species of Cestode (*Oochoristica erinacei*) from the Hedgehog. ibidem. XII, : 310—313.
Meggitt F. J. 1921. On a new Cestode from the pouched rat *Cricetomys gambianum*. ibidem. XIII : 193: 204.
Meggitt F. J. 1924. On two species of Cestoda from a mongoose. ibidem. XVI, : 48—54.
Meggitt F. J. 1924. The Cestodes of Mammals. London. 282.
Meggitt F. J. 1924. The tapeworms of the Rangoon pigeon. Parasitology. Cambridge. XVI, : 303—312.
Meggitt F. J. 1926. On a collection of Burmese Cestodes. ibidem. XVIII (N 2): 230—237.
Meggitt F. J. 1927. List of Cestodes collected in Rangoon during the years 1923—1926. Journ. Burma. Res. Soc. Rangoon XVI : 200—210.
Meggitt F. J. 1927. On Cestodes collected in Burma. Parasitol. Cambridge, XIX (N 2) : 141—153.
Meggitt F. J. 1927. Report on a collection of Cestoda, mainly from Egypt. Part I. Families *Anoplocephalidae, Davaineidae*. ibidem. XIX (N 3) : 314—327.
Meggitt F. J. 1934. On some tapeworms from the bullsnake (*Pityophis sayi*) with remarks on the species of the genus *Oochoristica* (*Cestoda*). Journal of Parasitology. XX (N 3) : 181—189.
Mello U. 1912. Anoplocephala minima sp. n. parassita nel Fagiano. Monitore Zoologico Italiano. XXIII 124—130.
Meyner. 1895. Anatomie and Histologie zweier neuer Taenien, Arten des Subgenus Bertia. Zeitschrift für Naturwissenschaften. Leipzig, 68, : 1—106.
Mikačić, D. 1936. Entoparasiticka fauna konja Savske banovine. Veterinarski Archiv, kniga VI (N 12) : 529—546.
Miklosi N. 1926. Beiträge zur kenntnis der in ungarischen Schafen vorkommenden Moniezia-Arten. Dissertation. Budapest.
Miller N. J. 1940. Diseasis incident to the fattening of Lambs. Journal of American Veterinary Medical Association. XCVI (N 754) : 28—29.
Mizra V. R. 1945. On a new species of genus *Oochoristica* from the intestine of Calotes versicolor. Proceedings of the Indian Academy of Science. XXII Sect. B. (N 1):1—5.
Moghe M. A. 1926. Two new species of Cestodes from Indian Lizards. Record of Ind. Museum. Calcutta, XXVIII : 53—60.
Moghe M. A. 1933. Four new species of avian Cestodes from India. Parasitology, Cambridge, XXV : 333—341.
Mola P. 1929. Description] platodorum sine extis. Zoolog. Anzeiger. Leipzig. LXXXVI : 107.
Molin R. 1860. Cephalocotylea e Nematoidea. Sitzungsberichte der Keiserlichen Akademie der Wissenschaften. Matematisch-naturwissenschaftlichen Klasse. Wien. XXXVIII (Jahrgang 1859, N 23) : 7—38.
Moniez R. 1891. Notes sur les helminthes (suite). Revue Biologique du nord de la France. IV p. 65.
Mönnig 1926. Three new Helminths. Transactions of the Royal Society of South Africa. Capetown, XIII : 291—292.
Mönnig H. O. 1929. Investigation into the life history of the Tapeworm, *Moniezia expansa*. Ann. Report. Dir. Vet. Serv., Onderstepoort, Union of South Africa I, sect 4 : 317—327.
Mönnig H. O. 1939. Worms in sheep. Different types and their control XIV (N 156) : 107—114.

Morgan D. O. 1924. A survey of helminthic parasites of domestic animals in the Aberystmyth area of Wales. Journ. Helminthol. London, II, (N 2) : 89—94.
Morgan D. O. 1925. Notes on helminth parasites of domestic animals in the Aberystmyth area of Wales. ibidem. III : 167—172.
Morgan D. O. 1930. The Helminth Parasites of the Goat in Britain including an account of *Skrjabinema ovis* (Skrjabin, 1915) Werestschagin, 1926. ibid., VIII: 69—76.
Moussaron A. 1935. Teniasis mortel chez la jument. Revue de Medicine Veterinaire et Journal de Medicine Veterinaire et de Zootechnie. LXXXVII: 619—620.
Mudaliar N. 1943. A collection of helminths from goats, not recorded from South India. Indian Veterinary Journal. Madras. XIX (N 6) : 287—288.
Mudaliar S. V. & Iyer K. S. G. 1938. *Pseudanoplocephala crawfordi* Baylis, 1927. The Indian Journal of Veterinary Science and Animal Husbandry, v. VIII Part III : : 235—237.
Mudaliar T. Mudaliar S. 1942. Parasites and Parasitosis of Sheep. ibidem. XII (N 2) : 165—168.
Murie J. 1870. On a probable new species of *Taenia* from the *Rhinoceros*. Proceedings of the Zoological Society of London. : 608—610.
Nagaty H. F. 1929. An account of the Anatomy of certain Cestodes belonging to the genera *Stilesia* and *Avitellina*. Annals of Tropical Medicine and Parasitology XXIII: 340—380.
Nagaty H. F., Meguid Fahmy M. A. et Hegab J. M. 1947. New records of some parasites from Egyptiar food mammals. Journal of the Royal Egyptian Medical Association. XXX (4) : 217—218.
Natveg L. 1929. Renntierzucht und Renntierparasiten in Norvegen. International Congress de Zool. X Budapest p. 272—300.
Neumann L. G. 1888. Traité des maladies parasitaires non microbiennes des animaux domestiques. Paris.
Neumann L. G. 1890. A propos d'un Taenia triedre de l'espéce *Taenia perfoliata* Goeze. Revue vétérin. XV : 478.
Neumann L. G. 1891. Observations sur les Tenias du mouton. Société d'Histoire naturelle de Toulouse. Compte-rendu de la séance du 18 mars 1891. 6—9.
Neumann L. G. 1892. Sur la place du *Taenia ovilla* Riv. dans la classification. ibidem. XXVI : 12—14.
Neveu-Lemaire M. 1927. Essai de mammologie medicine. II Les mammiferes hotes intermiediares ou hotes definitifs des helminthes parasites de l'homme et ceux qui hebergent des parasites qui leur sont communis avec l'espéce Humaine. Annales de Parasitologie Paris. VI (1928) (N 1) : 107—138.
Neveau-Lemaire M. 1936. Traité d'helminthologie médicale et vétérinaire. Paris XXIII+1514. 787.
Newsom I. E. & Thorp J. F. 1938. Lamb diseases in Colorado feedlots. Colo. Exper. Station. Bull. 448.
Nybelin O. 1927. *Anoplocephala gorillae*, n. sp. Archiv für Zoologie. Stockholm, XIX, B, (N 4) : 1—3.
Nybelin O. 1917. Results of Dr E. Mjöberg's Swedish scientific expedition to Australia, 1910-1913. XIV Australishe Cestoden. Svenska Vetenskaps. Academien. Handlingar. LII, (N 4) : 1—48.
Obitz K. 1934. Recherches ser les oeufs de quelques Anoplocephalides. Annales de Parasitologie humaine et Comparee, Paris. XII (N 1) : 40—55.
Obitz K. 1934. Recherches sur les oeufs de certaines Anoplocephalides. Comptes Rendus des Séances de la Société des Sciences et des Lettres de Varsovie, Sect. IV, XXVI (N 1) : 58—60.
Oldham J. N. 1931. The Helminth parasites of common rats. Journal of Helminthology, IX (N 2) : 49—90.
Oldham J. N. 1933. Imperial Bureau of Agricultural Parasitology. Notes and Memoranda N 10. ibidem. XI (N 4) : 195—256.
Oldham J. N. 1938. Changes in the Names of Worms. The Rules of Zoological Nomenclature as applied to Veterinary Helminthology. The Veterinary Record L (N 36) : 1131—1138.
Oldham J. N. & Morgan D. O. 1934. Helminths Parasites Observed in a Herd of Goats maintained at St. Albans, England. Journal of Helminthology XII : 39 — 46.
Olsen O. W. 1938. Anoplocephaliasis in Minnesota horses. Journ. of American Veterinary Medical Association (New Ser.) 45, (N 4) : 557—559.
Olsen O. W. 1939. Schizotaeniasis in muskrats. Journal of Parasitology XXV (N 3) : 89—91.

Olsen O. W. & Fenstermacher R. 1942. Parasites of Moose in Northern Minnesota. American Journal of Veterinary Research. Chicago III (N 9) : 403—408.
Ortlepp R. J. 1937. South African Helminths. Part I, Onderstepoort Journal Veter. Sci. and Animal Industry. Pretoria. IX (N 2) : 311—336.
Ortlepp K. J. 1938. South African Helminths, Part. III. Some Mammalian and Avian Cestodes. ibidem. XI : 23—50.
Ortlepp R. J. 1940. South African Helminths. Part. VII. Miscellaneous Helminths, Chufly Cestodes. ibid. XIV (N 1—2) : 97—110.
Oxspring G. E. 1934. Total tapeworm infestation in a foal. Journ. Royal Army Veterin. Corps. Albertshot. V. p. 76.
Pagenstecher H. A. 1878. Zur Naturgeschichte der Cestoden Zeitschrift für die wissenschaftl. Zoolog. XXX. p. 171.
Palais M. 1936. Recherches sur les parasites de souris â Marseille. Marseille Medic. LXXIII : 763—765.
Pallass P. S. 1781. Bemerkungen über Bandwürmer in Menschen und Tieren. Neue Nordbeiträge physik. geogr. Erd u. Volkbeschreibung Naturg. Oeconomie. V. I.
Pande P. G. 1942. Observations on normal worm burden of goats from certain districts in the United Provinces. Indian Journal of Veterinary Science. XII (N 3) : 199—203.
Parona C. 1900. Helminthum ex Conradi Paronae Museo Catalogus. Cestodes : 1—6.
Pease H. T. 1903. On the occurrence of *Stilesia globipunctata* and *Stilesia centripunctata* in Indian Sheep. Agricult. Ledger.Spec. Veterinary Ser. (N 16) : 17.
Peery H. J. 1939. A new unarmed Tapeworms from the spotted skunk. Journal of Parasitology. Urbana. XXV (N 6) : 487—490.
Perroncito A. 1879. Ueber eine Bandwurmart (*Taenia alba*). Archiv für Naturgeschichte. Berlin. XLV : 235—237.
Perroncito E. 1882. Parassiti dell Uomo e degli Animali utili. I—II. Milano.
Peters B. G. 1931. Imperial Bureau of Agricultural Parasitology. Notes and Memoranda, (N 4). The Helminth Parasites of Deer. Journal of Helminthology, IX (N 4) : 217—248.
Peters W. 1856. Ueberes eine durch ihre reisige Grösse ausgezeichnete Taenia. Monatsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. I, 469.
Peters W. 1871. Note on the *Taenia* from the *Rhinoceros*, lately described by Dr. Murie. Proceedings of the Zoological Society of London : 146—147.
Philip C. B. 1937. A parasitological reconnaissance in Alasca with particular reference to varying hares. Journal of Parasitology. Urbana XXIII, 562.
Pierantoni U. 1928. *Bertia hamadryadis* n. sp. di cestode anoplocephalo parassita di *Hamadryas hamadryas* L. Ann. Mus. Zool. R. Univ. Napoli Institut Med. Veter. Turin. N. Ser. V (N 21) : 3.
Pillers A. W. N. 1925. Notes on Parasites in 1924. Veterinary Record. London. V, (N 25) : 499—500.
Pillers A. W. N. 1933. Helminths of economic importance in farm animals, excluding poultry. ibidem. XIII, (N 45) : 1160—1170.
Price E. W. 1928. List of helminth parasites occurring in Texas. Journal of Parasitology Urbana, XIV : 200—201.
Pullar E. M. 1939. The life cycle of *Moniezia expansa*. Australian Veterinary Journal. XV, (N 2) : 71—74.
Railliet A. 1890. Les parasites de nos animaux domestiques. Revue des sciences naturelles appliquees. Paris. XXXVII, 745—756.
Railliet A. 1890. Une nouvelle affection parasitaire du lièvre et du lapin de garenne. ibidem. XXXVII : 345—352.
Railliet A. 1892. Sur un *Taenia* du pigeon domestique repressentant un espèce nouvelle (T. Delafondi Railliet). Comptes rendus de la Societè de biolog. Paris IV.
Railliet A. 1895. Traité de Zoologie Médicale et Agricole. Paris. II Ed. : 1303.
Railliet. 1896. Sur quelques parasites du Dromadaire. Comptes Rend. Société de Biologie Paris. XLVIII : 489—492.
Railliet A. 1899. Sur le Cestodes blaireau. ibidem. LI : 23—25.
Railliet A. 1916. The food slugs and the development of *Anoplocephalidae*. The Annals of Applied Biology III, (N 1).
Railliet A. 1924. Les helminthes des annimaux domestiques et de l'homme in Indochine (1-re Partie). Bulletin de la Société Zoologique de France, Paris. XLIX (N 8) : 589—608.
Railliet A., Henry R. and Bauche J. 1914. Sur les Helminthes de l'elephant d'Asie. I. Trematodes & et Cestodes. Bull. Soc. Path. Exot. VII : 78—83.
Ransom B. H. 1909. The Taenioid Cestodes of North American Birds. Smithsonian Institution. United States National Museum, Washington. Bulletin № 69 : 1—141.

Rausch R. 1946. *Paranoplocephala troeschi*, new species of Cestode from the Meadow Vole, *Microtus p. pennsylvanicus* Ord. Transact.of the American Microscopical Society Menasha. LXV (4) : 354—356.
Rausch R. 1947. *Andrya sciuri* n. sp., a Cestode from the Northern flying Squirrel. Journ. of Parasitology.XXXIII (N 4) : 316—318.
Rausch R. 1948. Transactions of the American Microscopical Society. 47 (2) : 189.
Rausch R. 1948. Studies on the parasitic Helminths of the North Central States. I. Helminths of Sciuridae. American Midland Naturalist. 39 (3) : 728—747.
Rayski C. 1947. Sheep tapeworms and their intermediate host. Scottish Farmer. LV (2823) : 284.
Rees F. G. 1933. Studies on *Cittotaenia pectinata* (Goeze, 1872) from the common Rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Part I. Anatomy and Histology. Proceed. Zoolog. Soc. of London. II : 239—257.
Rees F. G. 1933a. Studies on *Cittotaeni pectinata* (Goeze, 1872) from the common Rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Part II. Developmental changes in the egg and attempts to indirect infestation. ibidem. II : 233—257.
Reid W. M. 1948. Penetration glands in tapeworm onchospheres (Abstracts). Biological Bulletin XCI, (2) : 232.
Reid W. M. 1946. Penetration glands in Cyclophyllidean onchospheres. Transactions of the American Microscopical Society. LXVII (N 2) : 177—182.
Rendtorff R. C. 1939. Preliminary Investigations on the Life Cycle of a Cestode of the Mouse, *Mus musculus*. Journal of Parasitology XXV : 20.
Rendtorff R. C. 1948. Investigation on the Life Cycle of *Oochoristica ratti*, a Cestode from Rats and Mice. ibidem. XXXIV (3) : 234—252.
Riehm. 1881. Studien an Cestoden. Halle.
Riehm G. 1881. Studien an Gestoden. Zeitschrift für die gesammte Naturwissenschaft, Berlin. VI : 545—610.
Riggenbach E. 1895. *Taenia dendritica* Goeze. Ctb. f. Bact. etc I Abt. Orig. XVII : 710—716.
Rizzo A. 1902. La fauna helmintologica dei rettili nella provincia di Catania. Archives de Parasitologie Paris. VI (N 1) : 26—41.
Rivolta S. 1874. Sopra alcuni specie del Taenie della Pecora. Pisa.
Rivolta S. 1878. Di una nuove specie di Taenie della Pecora, *T. ovilla*. Giornale anat. path. anim. Pisa ': 302—308.
Roberts F. H. S. 1934. Parasites of the Horse. Queensland Agricultural Journal XLII : N 4 473—489.
Roberts F. H. S. 1934. Worm Parasites of Domesticated Animals in Queensland. ibidem. XLI (N 3) : 245—252.
Roberts F. H. S. 1936. The Distribution of the Gastro-Intestinal Parasites of Sheep in Queensland. ibidem. XLVI (N 1) : 30—37.
Roberts F. H. S. 1938. Worms in Sheep. ibidem. 50 (N 3) : 352—353.
Roberts F. H. S. 1939. The parasitic Worms of Sheep. ibid. LII (N 3) : 254—279.
Roberts F. H. S. 1940. Parasites of the Horse. ibidem. LIII (N 4) : 350—373.
Robertson D. 1933. Worm infestation of Lambs. Scottish Journal of Agriculture. Edinburgh. XVI (N 3) : 320—327.
Robertson D. 1939. Helminths from Hill Sheep. ibidem. XXII (N 3) : 231—235.
Robertson D. & Fraser A. H. H. 1934. On the incidence of stomach worms in Lambs in the North of Scotland and their control. Ind. Journal of Veter. Sci. : 268—274.
Rose G. A. 1938. Common Parasites encountered at meat inspection. Canadian Journal of comparative Medicine II (N 7) : 195—199.
Ross I. C. & Gordon H. M. 1936. The Internal Parasites and Parasitic Diseasis of sheep, their Treatment and Control. Sidney, Australia. 238. *Anoplocephalidae* : 38—48.
Roudabush R. L. 1936. Arthropod and Helminth parasites of the American bison (*Bison bison*). The Journal of Parasitology XXII (N 5) : 517—518.
Routz F. R. & Rebrassier R. E. 1942. The incidence of parasitic infection in domestic animals. Journal of American Veterinary Medical Association 100 (N 780) : 214—216.
Roy S. C. 1938. *Bertiella studeri*; a natural tape-worm parasite of monkeys in a Hindu child. Ind. Med. Gazette. LXXIII : 346.
Rudin E. 1916. *Oochoristica truncata* Krabba. Zoolog. Anzeiger. XLVII (2—3) : : 75—78.
Rundin E. 1917. Die Ichthytaenies der Reptilien. Revue Suisse de Zoologie XXV : 179—381.
Rudolphi C. A. 1804. Bemerkungen aus dem Gebiete der Naturgeschichte. Medizin und Thierarztheilkunde auf einer Reise durch einen Theil von Deutschland, Holland und Frankreich I Th. Berlin.

Rudolphi C. A. 1810. Entozoorum sive vermium intestinalium, historia naturalis. vol. II : 2 Amstelaedami.
Rudolphi C. A. 1819. Entozoorum Synopsis. Berlin.
Runkel C. E. & Kates K. C. 1947. A new intermediate host (*Protoschelobates segettii* n. sp.; Acarina: *Scheloribatidae*) of the sheep tapeworm, Moniezia expansa. Proceedings of the Helminthological Society of Washington, XIV (2) : 64—67.
Saint-Remy G. 1900. Contributions a l'étude du développement embryonaire dans le genre *Anoplocephala*. Archives de Parasitologie. Paris. III : 292—315.
Saint-Remy G. 1901. Contributions a l'etude développement des Cestodes. II. Le dévelopment embryonnaire de *Taenia serrata* Goeze. ibidem. IV : 143—156.
Sandground J. H. 1926. A new mammalian Cestode from Brazil. Contributions from the Harvard Institute for Tropical Biology and Medicine. Cambridge.: 284 — 291.
Sandground J. H. 1930. Notes and descriptions of some parasitic helminths collected by the expedition. Contrib. Dept. Trop. Med. & Inst. Trop. Biol. Med. Cambridge V, : 462—486.
Sandground J. H. 1933. Two new helminths from Rhinoceros sondaicus. Journal of Parasitology. XIX (N 3) : 192—204.
Sandground J. H. 1936. On the species of *Moniezia* (*Cestoda*: *Anoplocephalidae*) harboured by the hyppopotamus. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. III (N 2) : 52—53.
Sandground J. H. 1936. On the potential longevity of various Helminths with a record for a species of *Trichostrongylus* in man. The Journal of Parasitology XXII (N 4) : 464—470.
Sauter K. 1917. Beitrage zur Anatomie, Histologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Rindertaenien. Dissertation. München.
Scheibel A. 1895. Der Bau der *Taenia magna* Abildg. (*Taenia plicata* Zeder (Dissert. Giessen).
Schmelz. 1941. Quelques Cestodes nouveaux d'Oiseaux d'Asie. Revue Suisse de Zoologie. Genéve 48 (N 3) : 143—199.
Schmidt F. 1933. Der Einfluss von Stall- und Weidehaltung auf den Parasitenbefall bei Schafen, insbesondere bei Lämmern. Zentralblatt fur Bact. etc. I Abteilung Originale CXXX (N 5/6) : 338—349.
Schmidt F. 1939. Neue Beobachtung über den Parasitenbefall östpreussischer Schafe. Zeitschrift für Schafzucht. XXVIII (N 3—4) : 40—43.
Seidel R. 1935. Die Krankheiten des Kaninchens. Berlin.
Schwarz B. Imes M. & Wright W. H. 1936. Parasites and parasitic Diseases of Horses. United States Department of Agriculture. Circulares (N 148 : 54.
Scott J. W. 1931. An experimental Study of embryonated eggs of some *Anoplocephalidae*. (Abstract). The Anatomical Record, Philadelphia, LI. 67.
Scott J. W. & Honess R. F. 1931. A study of the eggs of *Moniezia expansa*. (Abstract.). Journ. Paras. Urbana XVIII : 130.
Seddon H. R. 1931. On the life history of *Moniezia expansa* within the sheep. Ann. Trop. Medic. Parasitol. XXV : 437—442.
Seddon H. R. 1931a. On the manner of transmission of *Moniezia expansa*, the common Tapeworm of the Sheep. ibidem. XXV : 421—429.
Seddon H. R. 1931 b. Tapeworms in Sheep. Agricultural Gazette. New-S. Wales. XLII : 772—774.
Seddon H. R. 1931c. The development in sheep of immunity to *Moniezia expansa*. Annales Trop. Med. and Parasitology XXV : 431—435.
Seddon H. R. 1943. The influence of wild Animals in the dissemination of diseasis of livestock in Australia. Proceed. Royal Society of Queensland. LIV : 1—12.
Setti E. 1891. Sulle Tenie del l'Hyrax dello Scioa. Atti della Societa Ligustica di Science Naturali II: 316—325.
Setti E. 1897. Nuovi Elminthi dell Erithrea. ibidem. VIII : 28—32.
Setti E. 1898. Nuove Osservatione sui Cestodi Parassiti degli Iraci. ibidem. IX : 188—202.
Sharma K. N. 1928. On the occurrence of *Cittotaenia pectinata* (*Cestoda*) in Burma. Ann. Mag. Nat. Hist. London. (Ser. 10) I : 398—399.
Sharma A. N. 1930. Helminthic infections in Shillong. Ind. Med. Gazette LXV : 200—203.
Shipley A. E. 1900. A description of the *Entozoa* collected by Dr. Willey during his sojourn in the Western Pacific. Willey's Zoological Results, : 531—566.
Shipley A. E. 1908. Rats and their Animal Parasites. Journal of Econom. Biol. III (N 3) : 61—83.

Shorb D. A. 1939. Preliminary observations of the effect on sheep of pure infestation with the tapeworm *Moniezia expansa*. Proceedings of the Helminthological Society of Washington VI (N 2) : 77—79.
Shorb D. A. 1940. A note on the effect of Tapeworm Infection on the Conditions of Sheep. Veterinary Medicine. Chicago. XXX (N 3) : 180—181.
Sinitzin D. F. 1931. A Glimpse into the life history of the Tapeworms of Sheep. Journal of Parasitology XVII (N 4) : 203—227.
Skinker M. 1935. A new spieces of *Oochoristica* from a Skunk. Journal of the Washington Academy of Sciences. XXV (2) : 59—65.
Skinker M. S. 1935. Miscellaneous notes on Cestodes. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. II (N 2) : 68.
Sleith F. S. G. 1940. The larger Helminth in the intestines of Domestic Animals, their association with Diseasis and Methods of Control. The Veterinary Research. London. v. LII (N 15) : 275—286.
Sluiter C. P. 1896. *Taenia plastica* n. sp., eine neue kurzgludrige Taenie aus *Galeopithecus volans*. Centralblatt f. Bact. Paras. Orig. XIX : 941—946.
Smith R. H. et Cheatum E. L. 1944. Role of ticks in decline of an insular cottontail population. Journal of Wildlife Management VIII (4) : 311—317.
Solomon S. G. 1932. On a collection of parasitic worms from East Africa. Journal of Helminthology. X (N 4) : 209—230.
Solomon S. G. 1933. Faunistic Note on a Collection of Helminthic Material from Palestine. ibidem, XI (N 1) : 1—8.
Southwell T. 1911. Some remarks on the occurrence of Cestodes in Ceylon. Spolia Zeylanica. Ceylon. Journal of Science. B. Zoology and Geology.
Southwell T. 1912. A description of ten new species of Cestode parasites from marine fishes of Ceylon, with notes on other Cestodes from the same region. Ceylon Marine Biological Laboratory Report., Pt. VI : 259—272.
Southwell T. 1913. On some Indian Cestoda. Record Indian Museum. Calcutta IX : 279—300.
Southwell T. 1921. A new species of Cestode (*Anoplocephala vulgaris*) from an African Rhinoceros. Annals of Tropical Medicine and Parasitology XIV : 355—364.
Southwell T. 1922. Cestodes in the collection of the Indian Museum. ibidem. XVI (N 2) : 127—152.
Southwell T. 1924. Notes on certain Cestodes in the school of Tropical Medicine, Liverpool. ibidem. XVIII : 177—182.
Southwell T. 1926. Cestodes of the Collection of the Liverpool school of Tropical Medicine. ibidem. XX : 221—228.
Southwell T. 1929. Notes on the anatomy of *Stilesia hepatica* and on the genera of the subfamily *Thysanosomatinae* (including *Avitellininae*). ibidem. XXIII : 47—66.
Southwell T. 1930. The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Cestoda II London : 265.
Southwell T. & Lake F. 1939. On a Collection of Cestoda from the Belgian Congo. Annals of Tropical Medicine and Parasitology XXXIII (№ 1) : 63—90
Southwell T. & Maplestone P. A. 1921. A note on the synonymy of the genus *Zschokkeella*, Ransom, 1919, and of the species Z. *guineensis* (Graham, 1908). ibidem. XV : 455—456.
Spena A. 1935. Sopra un cestoda parassita della gazzella. Nuova Veterinaria. XIII (N 9) : 21—24.
Sprehn C. E. W. 1932. Lehrbuch der Helminthologie. Berlin. 998.
Sprent J. E. 1946. Some observations on the incidence of bovine helminths in Plateau Province, Northern Nigeria. Veterinary Journal, CII (2) : 36—40.
Ssinitzin D. F. 1932. Complementary Note to my Observations on the life history of *Moniezia expansa*. Journal of Parasitology. XIX (N 2) : 163.
Steelman G. M. 1939. A new Cestode from the Texas horned lizard. Transactions of the American Microscopical Society, Menasha LVIII (N 4) : 452—455.
Steelman G. M. 1939a. *Oochoristica whitentoni*, a new Anoplocephalid Cestode from a Land Tortoise. Journal of Parasitology, Urbana, XXV (N 6) : 479—482.
Stieda L. 1862. Ein Beitrag zur Kenntnis der Tänien. Archiv fur Naturgesch. XXVIII: : 200—209.
Stiles Ch., W. 1892. Notes sur les parasites. 13. Sur le *Tqenia giardi* (Riv) Moniez. Comptes Rend. Soc. Biologie Paris. v. XLIV : 664—665.
Stiles Ch. W. 1892a. Sur le *Taenia expansa* Rudolphi. ibidem. XLIV : 665—666.
Stiles Ch. W. 1893. Adult Cestodes of Cattle, Sheep and allied Animals. Washington.
Stiles Ch. W. 1893. Ueber die topographische Anatomie des Gefässystems in der Familie Taeniidae. Centralblatt f. Bakt. Parasit. I Abt. Orig. XIII : 457—465.
Stiles W. 1894. Notes on Parasites. 23. An interesting Anomaly in *Moniezia planissima*. The Veterinary Magazine. I : 433.

Stiles C. W. 1895. Notes on Parasites. ibidem. III : 341—346.
Stiles C. W. 1895a. On the Identity of *Taenia brandti*, Cholodkowsky, 1894 with *Taenia giardi* Moniez, 1879, and *Taenia ovilla*, Rivolta, 1878. Centralblatt für Bakteriologie etc. I Abt. XVII (N 7—8) : 254—256.
Stiles C. W. 1895 b. Notes on Parasites. 34. On the Presence of Adult Cestodes in Hogs. ibidem. XVII (N 7—8) : 256—257.
Stiles C. W. 1895 c. Notes on Parasites. 36. A double-pored Cestode, with occasional single pores. ibidem. XVII (N 13—14) : 457—459.
Stiles Ch. W. 1896. A Revision of the Adult Tapeworms of Hares and Rabbits. Proceedings U. S. National Museum. XIX (N 1105) : 145—236.
Stiles C. W. & Baker C. 1935. Key-Katalogue of Parasites Reported for carnivora (Cats, Dogs, Bears etc.) with their Possible Public Health Importance. National Institute Health Bulletin (N 163) : 913—1223.
Stiles C. W. & Hassall A. 1893. A Revision of the Adult Cestodes of Cattle, Sheep and Allied Animals. United States Department of Agriculture. Bur. Animal Industry: Bulletin 4.
Stiles C. M. & Hassall A. 1896. Notes on Parasites. Veterinary Magazine. Philadelphia III : 6—9.
Stiles C. W. & Hassall A. 1896a. Notes on Parasites. On the Priority of *Cittotaenia* Riehm, 1881, over *Ctenotaenia* Railliet, 1891. ibidem. III (7) : 407.
Stiles C. W. & Hassall A. 1902. *Bertiella*, new name for the Cestode genus *Bertia* Blanchard, 8191. Science. New York. New Serie. (N 402) : 434.
Stiles C. W. & Hassall A. 1926. Key-Catalogue of the worms reported for man. United States Public Health Service. Hygienic Laboratory. Washington. Bulletin (N 142) : IV : 69—196.
Stiles C. W. & Hassall A. 1929. Key-Catalogue of Parasites reported from Primates (Monkeys and Lemurs) with their possible Public Health Importance. ibidem. (N 152) : 491—601.
Stiles C. et Nolan M. O. 1929. Key-Catalogue of Primates for which Parasites are reported. ibidem. (N 152) : 491—601.
Stiles C. W. Stanley S. F. 1932. Key-Catalogue of Parasites reported for Insectivora (Moles, Shrews etc) with their possible Public Health Importance. U. S. Treasury Department. Public Health Service. National Institute of Health. Bulletin (N 150) : 791—911.
Stoll N. R. 1935. Tapeworm studies I. Restricted pasture sources of *Moniezia* infection in Sheep. American Journal of Hygieue Baltimore. XXI : 628—646.
Stoll N. R. 1935a. Tapeworm studies. II. Persistence of the Pasture stage of *M. expansa*. ibidem. XXII (N 3) : 683—703.
Stoll N. R. 1936. Tapeworm studies. III. Sheep parasitized with one *Moniezia expansa* each. The Journal of Parasitology. XXII (N 2) : 161—179.
Stoll N. R. 1937. Rates of acquisition by grazing sheep of *Moniezia expansa* and what they reveal of the available pasture infestation. ibidem. XXIII : 568.
Stoll N. R. 1937. Tapeworm studies. IV. *Moniezia expansa* of sheep strain contracted by calf. Proceedings of Helminthological Society of Washington. IV : 32.
Stoll N. R. 1937a. Tapeworm studies. V. Absence of *Moniezia expansa* from the Sheep intestine early after infection. The American Journal of Hygiene. Baltimore XXII (N 1) : 148—161.
Stoll N. R. 1937 b. Tapeworm studies VI. Beginning of Reproductive Maturity of *Moniezia expansa* in Sheep. Festschrift Bernhard Nocht. : 611—619.
Stoll N. R. 1938. Tapeworm Studies. VII. Variation in pasture infestation with *M. expansa*. Journal of Parasitology XXIV : 527—545.
Stroh G. 1923. Ein Beitrag zur örtlichen Verbreitung und Entwicklungsgeschichte der Pferdebandwürmer. Zeitschrift für Infektionskrankheiten XXIV : 105 — 124.
Studer Th. 1879. Ueber eine Bandwurm des Chimpanze. Mitteilungen Naturforschende Gesellschaft. Bern. : 10—11.
Stunkard H. W. 1926. The Tapeworms of the Rhinoceroses, a study based on Material from the Belgian Congo. American Museum Novitates New-York 210 : 1—17.
Stunkard H. W. 1932. The Resistance of European Hares and Rabbits to Superinfestation by Different Species of the genus *Cittotaenia*. The Journal of Parasitology. XIX (N 2) : 156.
Stunkard H. W. 1934. Studies on the life history of *Anoplocephalinae*. Cestodes. Zeitschrift für Parasitenkunde. VI (N 4) : 481—507.
Stunkard H. W. 1937. The Life Cycle of *Moniezia expansa*. I. Science N. Y. LXXXVI : 316.
Stunkard H. W. 1937. The Life Cycle of *Moniezia expansa* (Abstract). The Biological Bulletin. Lancaster LXXIII (N 2) : 370.

Stunkard H. W. 1937. The Life Cycle of *Anoplocephalinae* Cestodes. Journal of Parasitology XXIII (N 6) : 569.
Stunkard H. W. 1938. Carnegia Institution of Washington Publications (N 491) : 46—50.
Stunkard H. W. 1938. *Oochoristica parvula* n. nom for *Oochoristica parva* Stunkard, 1938, preoccupied. Journal of Parasitology XXIV (N 6) : 584.
Stunkard H. W. 1939. The development of *Moniezia expansa* in the intermediate host. Parasitology. Cambridge, XXX (N 4) : 491—501.
Stunkard H. W. 1939. The development of *Moniezia expansa* in the intermediate host. Parasitology. XXX : 491—501.
Stunkard H. W. 1939a. The Role of Oribatid Mites as transmissing agents and intermediate hosts of ovine Cestodes. VII Internationaler Kongress für Entomologie. Berlin, 1938. Verhandlungen. III : 1669—1674.
Stunkard H. W. 1939b. Observation on the development of the Cestode, *Bertiella studeri*. Abstract. 3. Internation. Congress Microbiolog. New York : 179.
Stunkard H. W. 1939c. The Life Cycle of the Rabbit cestode *Cittotaenia ctenoides*. Zeitschrift für Parasitenkunde. X (N 6) : 753—754.
Stunkard H. W. 1940. The Morphology and life history of the Cestode *Bertiella studeri*. American Journal of Tropical Medicine. Baltimore. XX 2 : 305—333.
Stunkard H. W. 1940. Observation on the development of the Cestode *Bertiella studeri*. Proceed. 3 Intern. Congr. Microbiol. New. York : 461—462.
Stunkard H. W. 1940. Tapeworm infection in the West Indies. Rev. de Medicine el d'Hygiene tropical., Habana VI : 283—288.
Stunkard H. W 1941. Studies on the life history of the Anoplocephaline Cestodes of Hares and Rabbits. Journ. of Parasit. Urbana. XXVII (N 4) : 299—325.
Stunkard H. W. & Lynch W. F. 1944. A new *Anoplocephalinae* Cestode, *Oochoristica anniellae*, from the California limbless Lizard. Transactions of the American Microscopical Society, Menasha, LXIII (N 2) : 165—169.
Swales W. E. 1940. The Helminth Parasites and parasitic diseases of Sheep in Canada. A survey and some preliminary studies on existing problems. Canadian Journal of Research. Ottawa, Ser. D. 18 : 29—48.
Swanson L. E. 1939. A Note on the Parasite Fauna of the Hawaiian Islands. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. VI (N 1) : 29—30.
Swingle L. D. 1914. The morphology of the Sheep Tapeworm, *Thysanosoma actinioides*. Wyoming University. Agricultural Exper. Station. Bulletin (N 102) : 103—116.
Taylor E. L. 1928. *Moniezia* a Genus of Cestode Worms and the proposed Reduction of its Species to three. Proceedings of the United States National Museum. Washington, LXXI V : 1—9.
Taylor E. L. 1928. Society proceedings. Helminthological Society of Washington. Journal of Parasitol. XIV, (N 1) : 69.
Tempere. 1906. Parasites internes de l'homme et des animaux domestiques. Monographe preparateur. XIV : 27.
Theabold. 1910. Tapeworms in Rabbits and in Sheep. Report on Economic Zoology: 82—87.
Theiler G. 1924. On the anatomy of *Taenia festiva* Rud., 1819. Ann. Trop. Med. Parasitol. Liverpool. XVIII (N 1) : 3—13.
Theiler G. 1924. On the Classification of the Cestode Genus *Moniezia* (Blanchard, 1891) ibidem. XVIII : 109—123.
Thompson D. A. W. 1893. Note on a Tapeworm from Echidna (*Taenia echidnae* n. sp.). Journ. Royal. Microsc. Soc. London. XIII : 297.
Threlkeld W. L. 1942. The Sheep Parasite Problem in Angusta country. Virginia Agr. exper, Stat. Slacksburg. Virginia. Bulletin. (N 343).
Tower W. L. 1900. The nervous System of the Cestode *Moniezia expansa*. Zool. Jahrb. Abteilung f. Syst. XIII (3) : 349—384.
Travassos L. 1930. Fauna helminthologica des Psittacidae do Brasil. Arch. Inst. Biol. Sao. Paulo. III : 5—20.
Tubangui M. A. et Masilungan V. A. 1936. *Oochoristica excelsa* a new reptilian Cestode. Philippine Journal of Science. Manila. LXI (1) : 75—77.
Tubangui et Masilungan V. A. 1937. ibidem. LXV. : 409.
Veglia, F. 1919. Il vermi parasitti negli animali del Sud-Africa. Annali della R. Academia d'Agricultura di Torino LXII : 16.
Vevers G. M. 1922. On the Cestode parasites from Mammalian Hosts which died in the Gardens of the Zoological Society of London during the years 1919—1921; with a description of a new species of Cyclorchida. Proceedings of Zoological Society of London : 921—928.

Voge M. 1946. A new anoplocephalid Cestode, *Andrya neotomae*, from the wood rat *Neotoma fuscipes*. Journal of Parasitology XXXII (N 1) : 36—39.
Voge M. 1948. New Rodent host for *Catenotaenia linsdalei* with an additional descriptions of this Cestode. Transactions Amer. Microsc. Soc. LXVII (N 3) : 266—267.
Volkenberg H. L. 1933. Colics in horses caused by parasites. Agricultural Notes. Puerto Rico Agricultural Experimental Station Bulletin (N 64) : 3.
Wallace F. G. 1934. Parasites Collected from the Moose, Alces americanus, in Northern Minnesota. Journal of the American Veterinary Medical Association, Detroit, 84 : 770—775.
Wardle R. A. 1933. The parasitic helminths of Canadian animals. I. The Cestodaria and Cestoda. Canadian Journal of Research. Ottawa VIII : 317—333.
Wehr E. E. 1930. Helminth Parasites of Mammals in the Philippine Islands. The Philippine Journal of Science. XLI (N 3) : 261—272.
Weimer B. R., Hedden R. S. et Cowdery K. 1934. Flatworm and Roundworm Parasites of wild Rabbits of the Northern Panhandle. Proceedings of the West Virginia Academy of Science. VII : 54—55.
Westhuysen O. P. 1938. A Monograph of the Helminth Parasites of the Elephant. Onderstepoort Journal of Veterinary Science and Animal Industry. Pretoria. X. (N 1) : 49—190.
Wetzel R. 1934. Untersuchungen über den Entwicklungskreis des Taubenbandwürmes *Aporina delafondi* (Railliet, 1892). Deutsche tierärztliche Wochenschrift. Hanover XLII : 500—502.
Wetzel R. & Enigk K. 1936. Ein Beitrag zur Kenntnis der Parasitenfauna des deutschen Hochwildes Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin : 162—164.
Williams S. R. 1939. Variation in *Moniezia expansa* Rudolphi. Ohio Journal of Science, XXXIX (N 1) : 37—42.
Wollfhügel 1903. *Stilesia hepatica* nov. sp. ein Bandwurm aus den Gallengängen von Schafen und Ziegen Ostafrikas. Berliner Tierärztlichen Wochensch. XLIII : 1—16.
Wood W. A. 1935. Notes on the commonder Helminths Parasites of the Respiratory and Alimentary Tracts of the Domestic Ruminants. Veterinary Record, London. XV : : 1081—1095.
Woodland W. N. F. 1927. On three new species *Avitellina* (Cestoda) from India and the Anglo-Egyptian Sudan, with a redescription of the type species *A. centripunctata* (Rivolta, 1874). Ann. Trop. Med. and Parasitol. Liverpool. XXI. : 385—414
Woodland W. N. F. 1928. On a new Genus of Avitellinine tapeworms from Ruminants in East Africa. Parasitology, Cambridge. XX (N 1) : 56—65.
Woodland W. N. F. 1930. On three new Cestodes from birds. ibidem. XXII (N 2). : 214—229.
Woodland W. N. F. 1935. A new species of Avitellinine Tapeworm, *Avitellina sandrgoundi*, from *Hippottragus equinus*. Annals of Tropical Medicine and Parasitology XXIX : 185—190.
Yamaguti S. 1935. Studies of the Helminth-Fauna of Japan. Part VI. Cestodes of Birds, 1. Japanese Journal of Zoology, Tokio. VI : 196—201.
Yamaguti S. 1935 a. Studies on the Helminth-Fauna of Japan. Part VII. Cestodes of Mammals and Snakes, Japanese Journal of Zoology VI : 233—246.
Yamaguti S. 1940. Studies on the Helminth-Fauna of Japan. Part 30. Cestodes of Birds. National Research Council of Japan. Japanese Journal of Medical Science. VI Bacteriology and Parasitology. I (N 4) : 175—211.
Yamaguti S., 1942. Studies on the Helminth-Fauna of Japan. Part. 42. Cestodes of Mammals. II Kyoto: 18.
Yamaguti S. & Miyata I. A new Tapeworm (*Oochoristica ratti*) of the famile *Anoplocephalidae* from *Rattis r. rattus* and *Rattus rattus alexandrinus*. Japanese Journal of Zoology VII (N 3) : 501—503.
Yorke W. & Southwell T. 1921. Lappeted *Anoplocephala* in Horses. Annals of the Tropical Medicine & Parasitology XIV : 249—263.
Zeder J. G. H. 1800. Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer Leipzig : 320.
Zeder J. G. H. 1803. Anleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. Bamberg. : 43.
Zschokke F. 1896. Die Taenien der aplacentalen Saügetiere. Zool. Anz. IX:481—482.
Zschokke F. 1889. Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes. Mémoires de l'Institut National. Genéva. XVII.
Zschokke F. 1897. New Studien an Cestoden aplacentaler Säugethiere. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie LXV : 404.
Zschokke F. 1898. Die Cestoden der *Marsupialia* und *Monotremata* Denkschr. med-naturwiss. Gesellsch. Jena. VII : 357—380.

Zschokke F. 1898a. Weitere Untersuchungen an Cestoden aplacentaler Säugethiere. Zool Anzeiger. XXI : 213—214.
Zschokke F. 1899. Entozoen der aplacentalen Säugetiere. Proceed. 4 International Congress Zool. Cambridge : 203—204.
Zschokke F. 1899 a. Neue Studien an Cestoden aplacentaler Säugetiere. Zeitschr. wissensch. Zoolog. Leipzig LXV : 404—445.
Zschokke F. 1904. Die Cestoden der südamerikanischen Beuteltiere. Zoologischer Anzeiger. Leipzig. XXVII : 290—293.
Zschokke F. 1904. Die Darmcestoden der amerikanischen Beuteltiere. Centralblat für Bacteriologie, Parasitenkunde und Infectionskrankheiten. Originale. Jena Erste Abteilung, XXXVI : 51—62.
Zschokke F. 1905. Das Genus *Oochoristica* Lühe. Zeitschr. wissensch. Zool. Leipzig. LXXXIII (Festschrift Ehlers II) : 53—67.
Zschokke F. 1907. *Moniezia diaphana* n. sp. Ein weitere Beitrag zur Kenntnis der Cestoden aplacentaler Säugetiere. Centralblatt f. Bakt. Paras. Orig. XLIV: 261—264.
Zurn F. A. 1872. Die Schmarotzer. Weimar. I Theil : 336.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ [1]

A

aberrata Bertiella 161, 167, 190, 229, *234*, **234**, 248
aberrata Prototaenia 234
aberratus Inermicapsifer 166, 597, 598, 599, 617
aberratus Metacapsifer 195, 617, *617*
abissinicus Inermicapsifer 165, 195, 599, 601, *603*, 608
acanthocirrosa Paranoplocephala 158, 161, 168, 191, 306, *311*
acanthocirrus Linstowia 494
acephala Taenia 529
ACOELA 49
ACOLEATA 14, 17, 19, 20, 183
Acoleidae 115, 430
actinioides Thysanosoma 30, 32, 36, 62, 75, 79, 83, 84, 157, 173, 193, 473, 474, *474*, 475, **475**
aculeata Taenia 477, 478
aegyptica Avitellina 173, 193, 442, 447, *451*
africana Andrya 400
africana Aprostatandrya 85, 161, 169, 192, 401, 410, *412*, **412**
africana Cittotaenia 333, 337, 413, 414
africana Oochoristica 576
africana Paronia 171, 191, 333, *337*, **337**
agamae Oochoristica **81**, 137, 539, 540, 542, 569, 575, 576, 578, 580
alba Aporina 170, 190, 218, 219, *220*, **220**
alba Moniezia 30, 372, 373, 375, 382
alba Taenia 382
altaica Schizorchis 92, 150, 157, 162, 168, 191, 360, 361, 362, *362*, **363**, 415
Alyselminthus 287, 413
ambigua Moniezia 332, 338
ambigua Paronia 83, 162, 171, 191, 333, *338*, **339**, 344
ameivae Linstowia 533
ameivae Oochoristica 164, 194, 539, *542*, **543**, 575
americana Andrya 428
americana Bertia 428
americana Bertiella 428, 429
americana Cylindrotaenia **26**, 27, 28
americana Monoecocestus 86, 127, 161, 169, 193, *428*, **428**, 429, **429**, 430, 436
americana Mosgovoyia pectinata 168, 288, 290, **291**, *295*
americana Oochoristica 164, 194, 539, *544*, 547, 564, 576
americana Schizotaenia 425, 426, 428
americanus Necator 146
amphalodes Paranoplocephala 164, 538
amphibia Moniezia 192, 374, 375, *390*
amphisbaenae Oochoristica 536, 593
amphisbaenae Semenoviella 84, **85**, 93, 103, 164, 195, *593*, **594**
amphisbaenae Taenia 506, 593
amphisbeteta Mathevotaenia 165, 194, 509, *515*, 590
amphisbeteta Oochoristica 515, 517
anopolytica Bertiella 102, 115, 167, 190, 227, 228, *235*, **236**, 246
Andrya 52, 82, 84, 89, 91, 97, 142, 159, 162, **169**, 179, 180, 185, 186, 197, 192, 200, 287, 371, *392*, 393, 395, 399, 400, 404, 407, 411, 412, 420
anniellae Oochoristica 56, 164, 194, 539, *544*, **546**
anolis Oochoristica 164, 194, 539, 544, **545**, *547*, 554, 576
Anootypus 440, 441, 442, 445, 454, 457, 460
Anoplocephala 47, 52, 57, 58, 62, 78, 79, 89, 93, 94, 96, 97, 103, 106, 108, 110, 120, 121, 128, 142, 151, 159, 170, 178, 179, 180, 190, 196, 197, 198, *200*, 201, 205, 207, 210, 211, 215, 217, 275, 357, 426, 590, 599
ANOPLOCEPHALATA 7, 8, 13, 14, 15, 17, 19, 20, 27, 28, 29, 30, 32, 120, 146, 176, *189*, 215, 438, 486
Anoplocephalidae 13, 14, 19, 20, 22, 24, 28, 29, 30, 35, 37, 43, 55, 61, 77, 78, 82, 83, 84, 100, 104, 105, 115, 121, 128, 138, 140, 141, 142, 143, 146, 152, 161, 162, 177, 178, 179, 180, 189, 190, *196*, 198, 200, 260, 371, 423, 437, 473, 485, 486, 487, 507, 510, 511, 595, 596, 623, 627, 628
Anoplocephalinae 13, 14, 62, 74, 77, 78, 82, 94, 96, 103, 106, 108, 138, 139, 140, 158, 159, 160, 162, 177, 178, 180, 184, 185, 190, 192, *196*, 197, 198, 200, 201, 219, 227, 254, 257, 258, 275, 278, 280, 285, 286, 297, 299, 305, 333, 348, 357, 360, 365, 368, 416, 427, 485, 486, 597, 625, 627, 628
Anoplocephaloidea 9, 20, 22, 24, 27, 28, 29, 43, 49, 55, 58, 61, 65, 73, 79, 92, 98, 104, 116, 127, 137, 138, 140, 141, 144, 145, 147, 149, 150, 152, 162, 175, 181, *189*, 196, 438, 486, 508, 627
anoplocephaloides Monoecocestus **87**, 169, 193, *430*, 431, 435
anoplocephaloides Schizotaenia 430
anoplocephaloides Taenia 368
anoplocephaloides Triuterina 94, 171, 192, 368, *368*, **368**
Anoplotaenia 197
Aporina 52, 67, 80, 84, 93, 95, 121, 139, 140, 151, 152, 160, 170, 178, 190, 197, 199, *218*, 219, 221, 223, 225
apospasmation Inermicapsifer 165, 195, 597, 598, 601, *604*, **604**, **605**, 611
Aprostatandrya Andrya 192
Aprostatandrya 83, 84, 98, 142, 159, 169, 179, 184, 185, 186, 197, 371, 392, 393, *400*, 401, 404, 406, 407, 409, 411, 412
arctica Avetellina 451
arctica Avitellina 32, 36, **69**, 173, 193, 442, 444, 445, 447, *451*, 452, **452**
arenaria Panceria 591
arvicanthidis Anoplocephala 606
arvicanthidis Inermicapsifer 37, 165, 195, 599, 601, *606*
arvicola Cittotaenia *370*, 413, 414
Ascotaenia 437, 440, *444*, 445, 458, 473
Atriotaenia 80, 128, 142, 165, 194, 488, 489, 490, *499*, 500, 503, 536, 583
australiensis Oochoristica 161, 164, 194, 536, 539, *547*, 548, **574**, 575
avicola Cittotaenia 192, 260, 370, 413, 414
avicola Ctenotaenia 73, 139, 190, 257, *260*, **261**
Avitellina 13, 14, 36, 50, 52, 57, 63, 67, 68, 70, 75, 83, 84, 94, 97, 101, 102, 103, 104, 110, 112, 114, 143, 160, 173, 193, 437, 438, 439, 440, *440*, 441, 442, 445, 446, 454, 457, 458, 460, 462, 473
Avitellinidae 14, 22, 29, 30, 43, 57, 61, 76, 79, 83, 90, 92, 100, 121, 128, 138, 140, 141, 143, 152, 189, 193, 373, *437*, 438, 439, 444, 473, 598
Avitellininae 13, 14, 62, 79, 84, 193, 437, 438, *439*, 440, 446, 463, 473, 476

B

baeri Moniezia 32, 36, 192, 373, 375, 387, 388, *388*
Baeriella 197, 278
Baeriezia 143, 192, 371, 374, 375, *387*, 388, 390
bancrofti Cittotaenia 348, 349
bancrofti Progamotaenia 167, 191, 348, 349, *349*, **351**
baylisi Oochoristica 563
baeuforti Moniezia 332, 339
beauforti Paronia 148, 149, 171, 191, 333, *339*
benedeni Moniezia 30, 32, 35, 37, 55, 63, 64, **67**, 67, 68, **68**, 83, 89, **91**, **109**, 127, 151, 170 192, 372, 373, 374, 375, 382, *382*, 383, **383**, **384**, 387, 388, 389, 390, 391
benedeni Taenia 382
Bertia 196, 221, 226, 249
Bertiella 47, 50, 84, 103, 108, 115, 142, 148, 149, 158, 161, 167 178, 179, 185, 190, 196, 197, 199, 218, 221, *226*, 227, 228, 229, 234, 235, 237, 238, 239, 243, 249, 626
biuterina Paronia **96**, 171, 191, 332, 334, *339*
bivitellobata Oochoristica 96, 98, 161, 164, 194, 538, *549*, **550**
bivittata Linstowia 83, 148, 161, 165, 193, **494**, 498, *498*
bivittata Oochoristica 498, 500
blanchardi Anoplocephala 306, 307, 332
blanchardi Anoplocephaloides 306
blanchardi Paranoplocephala 306, 307, 308, 311
blanchardi Taenia 306
Blanchariezia 143, 192, 371, 375, 382
bocki Paronia 171, 191, 332, 333, 337, *340*, **341**
boholensis Bertiella 167, 190, 228, *236*, **237**, 238
borealis Aparina 219
brandti Taenia 300, 477, 478
braziliensis Linstowia 490, 495
braziliensis Oochoristica 495, 555

[1] Цифры, выделенные *курсивом*, обозначают страницы, где дается описание видов (и других более высоких систематических категорий), а цифры, выделенные **полужирным** шрифтом, — страницы, где приводятся рисунки. Различными шрифтами выделены названия ***Семейств*** (то же — ***Надсемейств*** и ***Подсемейств***) и ***ОТРЯДОВ*** (то же — ***НАДОТРЯДОВ*** и ***ПОДОТРЯДОВ***).

bresslaui Oochoristica 164, 194, 536, 539, *551*
brevis Paranoplocephala 55, **57**, **64**, 91, 92, 157, 162, 168, 191, 306, 307, 311, *312*, **313**, 313, 314, **316**, 329, 332
bursaria Cittotaenia 287

C

cacatuae Hemiparonia 83, 90, 161, 171, 191, 280, *280*, **281**, **282**, 284
cacatuae Schizotaenia 280
calcauterina Paronia 161, 171, 191, 332, *342*, **342**
campanulata Parabertiella **48**, 167, 191, 298, *298*, **298**
campestris Anoplocephala 306
caninum Dipylidium 631, 640
cannochaeti Helictometra 484
cannochaeti Thysaniezia 489
capensis Catenotaenia 628, 644, 645, 646
capensis Inermicapsifer 601, 602
capensis Zschokkeella 601
caprae Moniezia 192, 390, 391
caprae Taenia 390
capreoli Taenia 376
carrinoi Moniezia 334, 347
carrinoi Paronia 332, 334, 343, 347
Catenotaenia 79, 110, 143, 172, 177, 183, 196, 507, 508, 625, 626, 627, *628*, 642, 644, 645
Catenotaeniidae 22, 24, **25**, 29, 74, 79, 81, 127, 138, 140, 141, 143, 160, 162, 177, 189, 196, 508, *625*, 627, 628, 642, 644
Catenotaeniinae 627
caucasica Andrya 400, 403
caucasica Aprostatandrya 157, 162, 169, 192, **402**, *403*, **403**, 404, **405**
centripunctata Avitellina 30, 32, 36, 65, **66**, 72, 73, 75, **86**, 93, 112, 173, 193, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, *447*, **447**, **448**, 449, 452, 456, 461, 462
centripunctata Stilesia 447, 456
centripunctata Taenia 440, 442, 447, 462
cercopitheci Bertiella 229, 230
cesticullus Raillietina 44
Cestoda 15
Cestodaria 15
chalmersi Avitellina 30, 36, 65, 193, 440, 446, *453*
chappuise Moniezia 375
Choanotaenia 219
citelli Cittotaenia 162, 258, 263, 414, 415
citelli Ctenotaenia **53**, 56, **56**, 66, 82, 86, 91, 92, 93, 94, 103, 161, 168, 190, 257, 259, 263, *263*, 264, **267**
Cittotaenia 73, 128, 142, 159, 169, 184, 193, 197, 254, 256, 257, 258, 268, 270, 273, 286, 288, 296, 299, 337, 348, 369, 371, 373, *413*, **414**, 416
Coelodela 121, 139, 140, 153, 156, 160, 171, 190, 197, 199, *254*, 414
columbae Cittotaenia 153, 255, 256, 413, 414
columbae Moniezia 332, 343
columbae Paronia 161, 171, 191, 333, 334, 337, *343*
communis Andrya 399
composita Diandrya 161, 169, 185, 193, 420, *421*, **422**
conferta Bertia 226
conferta Bertiella 229
conferta Taenia 229
conjugens Moniezia 374, 382
coryllidis Paronia 171, 191, 332, 334, *343*, 344
crassiceps Oochoristica 164, 195, *580*
crassicollis Moniezia 374, 382
crawfordi Paranophocephala 33
crawfordi Pseudanoplocephala 36, 160, 170, 191, 357, *357*, **358**, **359**
cricetorum Catenotaenia 172, 196, 628, 629, *633*, **634**, 636
critica Anoplocephala 603
critica Arhynchotaenia 601
criticus Inermicapsifer 601
crucigera Moniezia 192, *391*
crucigera Taenia 391
cryptobothrium Ichthyotaenia 552, 568
cryptobothrium Oochoristica 164, 194, 538, *552*, 568
ctenoides Cittotaenia 268
ctenoides Ctenotaenia 35, 127, **132**, 146, 168, 190, 257, **267**, *268*, **269**
ctenoides Taenia 268
Ctenotaenia 75, 89, 93, 103, 106, 108, 139, 142, 152, 158, 160, 168, 171, 179, 180, 185, 190, 197, 200, 254, *256*, 257, 258, 259, 260, 261, 268, 271, 272, 286, 288, 297, 373, 413, 416
cubensis Inermicapsifer 600, 623, 624
cubensis Raillietina 623
cubensis Thysanotaenia, 37, 148, 158, 161, 166, 196, 621, *623*
cuniculi Andrya 35, 37, 146, 150, 162, 169, 192, 393, *395*, **396**
cuniculi Anoplocephala 392, 395
cuniculi Moniezia 395
CYCLOPHYLLIDEA 7, 8, 9, 14, 15, 20, 24, 27, 43, 58, 75, 115, 116, 177, 470, 486, 487, 568, 617
Cycloskrjabinia 50, 128, 142, 165, 194, 488, 489, *505*, 506, 536
cynocephali Bertiella 167, 228, *238*, **238**

D

Davainea 523
DAVAINEATA 14, 15, 17, 19, 24
Davaineidae 14, 19, 28, 29, 52, 113, 139, 180, 533, 596
Davaineoidea 20, 24, 28, 29, 55, 177, 180, 181, 393, 533
decrescens Monoecocestus 160, 162, 169, 193, 426, *427*

decrescens Schizotaenia 425, 426, 431
decrescens Taenia 426, 427
delafondi Aporina 35, 37, 73, 139, 149, 150, 151, 152, 156, 157, 163, 170, 190, 219, *221*, **222**, 223, 225
delafondi Bertia 221
delafondi Bertiella 221
delafondi Taenia 219, 221
dendritica Catenotaenia **88**, 162, 172, 196, 625, 629, 634, *636*, **636**, **637**
dendritica Cladotaenia 636
dendritica Halysis 636
dendritica Taenia 628, 636
dendriticus Alyselminthus 636
dentata Anoplocephala 307, 332
dentata Paranoplocephala 168, 191, *332*
denticulata Alyselminthus 382, 416
denticulata Cittotaenia 35, 93, 109, **127**, 146, 161, 169, 184, 185, 192, 197, 240, 337, 371, 413, 414, 415, **416**, *416*, 417, **418**, **419**
denticulata Ctenotaenia 416
denticulata Moniezia 30, 372, 373, 374, 375, 382, 390, 391, **416**
denticulata Taenia 376, 382, 413, 416, 417, 478
Diandrya 67, 79, 82, 89, 91, 142, **159**, 169, 179, 180, 185, 193, 197, 371, 392, *420*
diaphana Cittotaenia 350
diaphana Hepatotaenia 350
diaphana Moniezia 350
diaphana Progamotaenia 89, 167, 191, 348, 349, *350*, **351**, 354
Dicranotaenia 254
didelphydis Mathevotaenia 165, 194, 509, *515*, **516**
didelphydis Oochoristica 515
didelphydis Taenia 515
Dilepididae 19, 24, 29, 197, 219, 511, 626, 628, 642
diminuta Anoplocephala 58, 170, 190, 200, 201, 205, **205**, 207
diminuta Hymenolepis 186
Diochetes 488, 535, 567
Diorchis 46, **47**, 71
dipi Taenia 370
Diplogynia 414
Dipylidium, 288, 413
dispar Nematotaenia 62
dratchynskii Cittotaenia 32, 36, 159, 192, *369*, 414
dratschynskii Creterogonoporus 369
duodenale Ancylostoma 146

E

echidnae Linstowia 161, 165, 193, 490, 491, *491*, **492**, 492, 494
echidnae Taenia 491
echinobothrida Raillietina 16
edifontaineus Anootypus 441, 454
edifontaineus Avitellina 75, 173, **193**, 446, *454*
edulis Bertia 239
edulis Bertiella 161, 167, 190, 228, *239*, 253
edulis Prototaenia 239
elaphis Oochoristica 164, 194, 538, 545, *553*
elongata Bertia 239
elongata Bertiella 65, 73, 97, **99**, 115, 161, 167, 190, 228, 236, 237, 238, 239, *239*, **241**, **242**
elongata Prototaenia 227, 239
equi Taenia 213
equina Taenia 202, 213
equorum Parascaris 41
erethizontis Monoecocestus 426, 428, 430, **434**
erethizontis Schizotaenia 426, 435
erinacei Hymenolepis 178
erinacei Mathevotaenia 165, 194, 509, *516*
erinacei Oochoristica 515, **516**, 524
Ershovia 56, 142, 165, 194, 490, 500, 502, 505
eumecis Oochoristica 164, 194, 539, 544, **545**, *553*, 564, 576
excelsa Oochoristica 149, 164, 194, 539, *554*, **555**
expansa Moniezia **20**, 30, 32, 33, 35, 37, **44**, **48**, 55, 67, 89, 116, **117**, **118**, 118, 123, **124**, **125**, **126**, 127, 128, **130**, 147, **151**, 170, 192, 372, 373, 374, 375, *376*, 377, **378**, **379**, 381, 383, 391, 474, *478*
expansa Taenia 376, 377, 478
expansus Alyselminthus 376

F

fallax Bertiella 227, 522
fellicola Hepatotaenia 348, 351
festiva Cittotaenia 351, 352
festiva Hepatotaenia 348, 351, 352
festiva Moniezia 351, 373
festiva Progamotaenia 62, 167, 191 349, *351*, **352**, **353**
festiva Taenia 348, 351, 352
fibrata Oochoristica 558
figurata Mathevotaenia 165, 194, 509, *517*
figurata Oochoristica 517, 559
filicollis Ichtyotaenia **26**
fimbriata Moniezia 474
fimbriata Taenia 474
Flabelloskrjabinia 63, 143, 156, **159**, 170, 190, 197, 199, 200, *275*, 277, 319
floribanda Taenia 636
forcipata Bertia 316
forcipata Paranoplocephala 158, 168, 191, 306, 307, *316*, **317**
frivola Killigrewia 219, 221
frontina Raillietina 113
Fuhrmannella 89, 109, 143, 159, 169, 179, 193, 197, 371, *423*
fuhrmanni Aporina 170, 190, 219, 223, *223*, **224**
fuhrmanni Oochoristica 75, **76**, 164, 194, 539, *555*

Fuhrmannodes 142, 158, 190, 197, 199, *278*
fusca Oochoristica 580

G

gambianum Thysanosoma 607
gambianum Thysanotaenia 607, 608, 620
gambianum Zschokkeella 607
genettae Anoplocephala 200, 589, 590
genettae Oschmarenia 78, 165, 195, 588, *589*, **590**
geosciuri Catenotaenia 172, 196, 628, 629, *639*, **640**, **641**
giardi Helictometra 477
giardi Taenia 300, 477
giardi Thysaniezia **17**, 30, 32, 33, 36, 59, **60**, 83, 86, 90, **101**, 110, 127, 128, 173, 193, 373, 415, 474, *477*, 478, 479, **479**, 480, **481**
giardi Thysanosoma 473, 477
gigantea Anoplocephala 57, 58, 79, 161, 170, 190, 201, *206*, 207, 208, **209**, 211, 215
gigantea Plagiotaenia 206, 207, 211
gigantea Schizotaenia 206
gigantea Tuenia 206, 207
globiceps Anoplocephala 200, 277
globiceps Flabelloskrjabinia 170, 190 *277*
globiceps Taenia 319
globipunctata Stilesia 30, 32, 36, 76, 90, 173, 193, 463, *464*, **464**, 470, 471, 472
glolipunctata Taenia 462, 464
goezei Moniezia 373, 416
goezei Ctenotaenia 416
goezei Taenia 416, 417
gondokorensis Inermicapsifer 166, 195, *617*
gondokorensis Taenia 617
goughi Avitellina 30, **111**, 193, 441, 445, 447, 450, *456*
gorillae Anoplocephala 170, 190, 200, 201, **210**, *210*
gracewileyae Oochoristica 55, 83, 85, 97, 161, 164, 194, 538, *556*, **557**
grandis Priapocephalus 58
guineensis Davainea 607
guineensis Inermicapsifer 139, 165, 195, 599, 601, *607*, 612, 620, 623
guineensis Zschokkeella 139
gundii Andrya 169, 192, 393, *397*
Gyrocoelia 115

H

hagmanni Monoecocestus 169, 193, 427, *431*, **432**, **433**
hagmanni Schizotaenia 425, 427, 431, 434
hainanensis Oochoristica 76, 164, 194, 539, *557*, **558**, 559, 576
Halyzis 287, 413
hamadryadis Bertia 243
hamadryadis Bertiella 190, 199, 227, 228, *243*, **244**
Helictometra 473, 476, 477, 478
Hemiparonia 71, 77, 108, 121, 139, 140, 160, 171, 178, 179, 185, 191, 197, 198, *280*, 281
hepatica Anoplocephala 601
hepatica Stilesia 30, 32, 36, 58, 62, 65, 76, 84, **86**, 173, 193, 462, 463, *466*, **466**, **467**, **468**
Hepatotaenia 62, 197, 348, 352
herpestis Mathevotaenia 77, 161, 165, 194, 510, *518*, 590
herpestis Oochoristica 511
Hexastichorchis 13, 437, 440
houghi Avitellina 36
hydrochoeri Monoecocestus 103, 162, 169, 193, *434*
hydrochoeri Schizotaenia 434
HYMENOLEPIDATA 14, 15, 17, 19, 24, 25
Hymenolepididae 16, 24, 25, 27, 28, 29, 51, 55, 115, 393, 414
Hymenolepidoidea 20, 24, 27, 28, 29, 55, 177, 178, 181, 183
hyracis Anoplocephala 601
hyracis Hyracotaenia 601
hyracis Inermicapsifer **70**, **106**, 166, 195, 597, 600, *601*, **602**, 608
hyracis Taenia 601, 602
hyracis Anoplocephala 601
hyracis Zschokkeella 601

I

ichneumontis Mathevotaenia 83, 165, 194, 509, *519*, 590
ichneumontis Oochoristica 519
Ichtyotaenia 27
Ichtyotaeniidae **26**, 27, 176, 568, 625
Idiogenidae 14, 29
incisa Atriotaenia 56, 165, 194, 503, *504*, **505**
incisa Oochoristica 499, 500, 504, 517
incognita Oschmarenia 84, 97, 165, 195, 583, *584*, **584**
incognita Thysanotaenia 582, 583, 584
incruis Taenia 202
indica Oochoristica 164, 194, 539, *559*, **560**
Inermicapsifer 104, 105, 113, 142, 158, 161, **166**, 175, 195, 200, 487, 488, 517, 590, 594, 595, 596, 597, 598, *599*, 600, 602, 606, 607, 608, 612, 617, 618, 621, 622, 623, 624
Inermicapsiferinae 43, 70, 79, 82, 84, 95, 104, 141, 158, 161, 175, 180, 195, 487, 582, *596*, 597, 598, 599, 600, 617, 618, 621, 623
infrequens Anoplocephala 330
infrequens Anoplocephaloides 330
infrequens Paranoplocephala 62, 306, 330

Insinuarotaenia 58, 626
intermedia Inermicapsifer 614, **615**
interpositus Inermicapsifer 166, 195, 601, **603**, *608*, 616
Inversia 142, **165**, 195, 489, 584, 585

J

jheringi Linstowia 161, 165, 193, 490, 495, *495*, **496**, **497**, 499, 521
jheringi Oochoristica 495

K

kapul Bertiella 59, 115, 148, **167**, 190, 227, 228, 235, *245*, **245**
khalili Oochoristica 164, 194, 539, *560*
Killigrewia 218, 219, 225
kirbyi Paranoplocephala 168, 191, 305, *317*, **318**
kouridovali Raillietina 623
kuvaria Cittotaenia 255, 256, 413, 414
kuvaria Coelodela 148, 149, 153, 155, 156, 171, 190, 254, 255, *255*, **255**

L

laciniosa Avitellina 440, 447
lagorchestis Cittotaenia 348, 354
lagorchestis Progamotaenia 167, 191, 348, 349, *354*, **355**
lagrangei Oochoristica 76, **76**, 77, 164, 194, 538, 561
lahorea Avitellina 30, 440, 441, 447
lanceolata Drepanidotaenia 120
lanceolata Taenia 260
laticephala Taenia 370, 430
latifrons Moniezia 374, 382
latissima Anoplocephala 55, 161, 170, 190, 200, 201, 207, *211*
latissima Cittotaenia 413, 417
latissima Dipylidium 416
latissima Moniezia 416
latissima Plagiotaenia 211
latissima Schizotaenia 211
latissima Taenia 416
latissimum Dipylidium 417
latus Mesocestoides 18
lemuris Linstowia 511, 520, 521
lemuris Mathevotaenia 165, 194, 510, 511, *520*, 521
lemuris Oochoristica 507, 510, 520
lemuris Thysanotaenia 63, 158, 166, 196, 582, 620, 621, *621*, **622**, **623**, 624
leporina Taenia 287
leporis Andrya 428, 430
leporis Bertia 428
leporis Inermicapsifer 166, 195, 597 598, 599, 600, 601, *609*, **610**
leporis Schizotaenia 425, 428
leuckarti Ctenotaenia 268
leuckarti Dipylidium 268
leuckarti Moniezia 268, 373
leuckarti Taenia 268
lineatus Mesocestoides **18**, **112**, 182
linsdalei Catenotaenia 172, **196**, 628, 629, *642*
Linstowia **48**, 50, 97, **128**, 142, 148, 156, 161, **165**, 193, 485, 487, 488, 489, *490*, 491, 498, 499 500, 520, 521
Linstowiidae 14, 15, 19, 20, 22, 24, 29, 37, 43, 45, 55, 61, 78, **103**, 104, 121, 138, 140 142, 152, 161, 162, 177, 180, 189, 193, 200, 393, *485*, 486, 487, 506, 508, 511, 522, 536, 590, 598, 624
Linstowiinae 14, 66, 70, 77, 80, **81**, 83, 93, 137, 140, 141, 152, 180, 193, 227, 485, 486, *487*, 488, 489, 490, 506, 508, 533, 536, 537, 583, 590, 591, 593, 596, 600, 607, **620**, 623, 625
Linstowinae 14
linstowi Hymenolepis 534
linstowi Inermicapsifer 534
linstowi Linstowia 534
linstowi Multicapsiferina 139, 194, 533, 534, *534*, 594, 599
linstowi Taenia 534
linstowi Zschokkea 534
linstowi Zschokkeella 534
lobata Catenotaenia 625, 628, 645, 646
lobata Skrjabinotaenia 74, 75, **88**, 162, 172, 196, 644, *645*, **646**, **647**, 648
lobatus Alyselminthus 202
loechesalavezi Raiellietina 623
longa Plagiotaenia 56, 206, 207
lopas Inermicapsifer 166, 195, 597, 598, 601, *611*
lygosomae Oochoristica 75, **76**, 164, 194, 538, *562*, 563, 564
lygosomatis Oochoristica 56, 149, 164, 194, 536, 539, 562, *563*, 564

M

macilenta Moniezia 477
macrocephala Andrya 392, 400, 401
macrocephala Aprostatandrya 157, 162, 169, 192, 400, 401, *401*, **402**, 404, 408, 411.
macrocephalum Tetrabothrium **21**
magna Anoplocephala 33, 34, **34**, 36, 40, 41, 42, 57, 58, 72, 79, 83, 93, 127, 151, 170, 190, 201, *213*, **214**
magna Taenia 207, 211, 213
mamillana Anoplocephala 200, *213*
mamillana Anoplocephaloides 319
mamillana Paranoplocephala 33, 34, **34**, 36, 40, 42, 127, 191, 277, 306, *319*, **320**, **321**
mamillana Taenia 319
manubriata Anoplocephala 34, **36**, 57, 161, 170, 190, 200, 201, *215*, **216**
marmosae Mathevotaenia **105**, 165, 194, 509, *521*

marmosae Oochoristica 495, 521
marmotae Cittotaenia 184, 185, 258, 259, 414
marmotae Ctenotaenia 86, 168, 190, 257, *258*, **259**, **260**, 264, 293, 297, 413, 415
marmotae Moniezia 373
marmotae Taenia 256, 258, 288
Mathevotaenia 50, 66, 128, 129, 130, 135, 142, 151, 152, 165, 194, 227, 486, 489, 499, 500, 502, 503, *507*, 508, 509, 511, 515, 520, 521, 522, 523, 529, 536, 583, 588, 625
Mathevotaeniinae 182, 487, 508, 625, 644
megalocephala Taenia 213
megastoma Mathevotaenia 161, 165, 194, 227, 509, *522*, **523**
megastoma Oochoristica 227, 522, 582
megastoma Taenia 522
megnini Taenia 202
mephitis Oochoristica 195, 535, 583, 588
mephitis Oschmarenia 165, 587, *588*, **588**
meridionalis Bertia 370
merotomocheta Hemiparonia 77, **77**, 84, 161, 171, 191, 280, *283*
MESOCESTOIDATA 14, 15, 17, 19, 20, 54, 177, 181, 183
Mesocestoides 55, 182
Mesocestoididae 112
Metacapsifer 142, 158, 166, 195, 598, 599, *617*
mettami Moniezia 170, 192, 374, 388, *388*, 389
microti Andrya 404
microti Aprostatandrya 169, 192, 400, *404*, **405**
minima Anoplocephala 200, 370
minima Moniezia 374, 377
mirabilis Triplotaenia 86, 96, 167, 191, 365, *366*, **367**
monardi Anootypus 441, 442, 457
monardi Avitellina 75, 173, 193, 445, 446, *457*
monardi Moniezia 67, **67**, **102**, 103, 109, 156, 170, 192, 375, 376, *381*, **381**
Moniezia 25, 61, 63, 67, 79, 89, 98, 108, 120, 128, 143, 151, 159, 170, 179, 185, 192, 196, 197, 268, 273, 288, 332, 334, 348, 352, 371, *372*, 373, 374, 375, 376, 377, 386, 389, 413, 415, 416, 417, 420, 423, 463, 478
Monieziinae 108, 159, 179, 184, 192, 196, 197, *371*, 375, 393, 400, 401, 420, 423
Moniezioides 61, 139, 140, 160, 171, 191, 196, 197, 199, *285*
monodi Andrya 400, 410, 411
monodi Aprostatandrya 161, 169, 192, 401, 410, *411*, **411**, 412
Monoecocestus 84, 143, 156, 159, 169, 179, 193, 197, 300, 371, *425*, 426, 431, 434, 435
montana Andrya 84, 162, 169, 192, 393, *397*, **398**
Morosovella 142, 165, 195, 489, *587*, 588
mosaica Cittotaenia 288, 295
Mosgovoyia 78, 79 102, 108, 142, 158, 168, 184, 191, 197, 200, *286*, 288, 296, 297, 360, 362, 373, 414, 415, 416
mucronata Bertia 226, 246
mucronata Bertiella 148, 162, 166, 190, 228, 230, *246*, **247**
mucronata Taenia 246
Multicapsiferina 139, 140, 175, 194, 485, 488, 489, *533*, 583, 584, 594, 595, 607, 612
muricola Inermicapsifer 166, 195, 597, 598, 601, 608, *612*, **613**
muricola Zschokkeella 607, 612
murina Oochoristica 515

N

nana Hymenolepis 182, 183
natricis Oochoristica 164, 194, 538, 544, **545**, *564*
NEMATOTAENIATA 27
Nematotaeniidae 24, 25, **26**, 27, 28, 29
Nematotaenioidea 24, 28, 29, 176
Neoskrjabinolepis 50, **51**, 112, **114**, 114, 115
neotomae Andrya 400, 406
neotomae Aprostatandrya 169, 192, *406*, **406**, 407
neumanni Moniezia 372, 373, 382
norhalli Inermicapsifer 196, 598, 599, 619
norhalli Pericapsifer 166, 618, *619*
nullicollis Moniezia 192, 372, 373, 377, *391*

O

obesa Bertia 246
obesa Bertiella 167, 190, 228, 239, *246*, **248**
obesa Prototaenia 246
obesa Taenia 246
oblongiceps Moniezia 374, 376, 377
ochotonae Schizorchis 157, 168, 191, 360, 361, *361*, **361**
oenopopeliae Aporina 149, 171, 190, 219, *225*, **226**
oenopopeliae Killigrewia 219, 225
okapi Stilesia 173, 193, 463, 469
oklahomensis Oochoristica 535, 583, 584, 585
oklahomensis Oschmarenia **78**, 78, 100, 165, 195, 583, *585*, **586**
oligorchis Diplogynia 414
omphalodes Anoplocephala 306
omphalodes Bertiella 306
omphalodes Halysis 306
omphalodes Paranoplocephala 161, 168, 191, 305, 306, *306*, 307, 308, **308**, **309**, **310**, **311**, 311, 316, 332
omphalodes Taenia 306, 307
ondatrae Andrya 400, 407
ondatrae Aprostatandrya 169, 192, *407*, 408, **408**
Oochoristica 20, 50, 58, 62, 65, 75, 76, 80, 104, 128, 137, 138, 150, 152, 158, **164**, 175, 180, 184, 194, 486, 488, 489, 490, 495, 499, 501, 502, 504, 505, 508, 510, 515, 520, 522, 523, 529, *535*, 536, 537, 538, 542, 547, 552, 559, 562, 563, 565, 567, 568, 573, 576, 578, 582, 583, 588, 593
ookiepensis Oochoristica 575, 576
Ophiotaenia 175
Opossumia 83, 142, 165, 194, 490, 498, 499
oranensis Catenotaenia 625, 628, 645
oranensis Skrjabinotaenia 172, 196, 508, 625, 626, 644, *645*, **645**
Oschmarenia 50, 128, 142, 165, 195, 200, 488, 489, 536, *582*, 583, 585, 588
osheroffi Oochoristica 164, 194, 539, *565*
otidis Inermicapsifer 594, 595, 600
otidis Sobolevina 84, **85**, 139, 195, *595*, **595**
ovilla Moniezia 372, 373, 477
ovilla Taenia 478
ovilla Thysaniezia 40, 477, 478
ovilla Thysanosoma 477
ovina Halysis 376
ovina Taenia 376, 477
ovipunctata Stilesia 464
ovipunctata Taenia 462, 464

P

pagenstecheri Anoplocephala 618
pagenstecheri Inermicapsifer 166, 598, 599, 618
pagenstecheri Pericapsifer 196, *618*, **619**, 619
pallida Moniezia 33, 36, 159, 192, 374, 375, 382, *386*, 387, **387**
pamelae Killigrewia 219, 221
Panceria 591
Pancerina 50, 62, 128, 137, 138, 158, 164, 184, 195, 488, 489, *591*
Parabertiella 97, 143, 158, 161, 167, 178, 179, 191, 197, 198, *297*, 298
Paralinstowia 142, 165, 194, 489, 490, *495*
Paramoniezia 139, 140, 143, 152, 156, 160, 170, 171, 178, 191, *299*, 414
Paranoplocephala 47, 52, 84, 89, 93, 94, 98, 103, 106, 108, 120, 143, 158, 168, 178, 179, 180, 184, 185, 191, 197, 198, 200, 277, *305*, 308, 326, 404, 415, 626
paronai Porogynia 533
paronae Inermicapsifer 618
Paronia 77, 79, 89, 96, 108, **121**, 139, 140, 152, 160, 171, 178, 179, 185, 191, 197, 199, 281, *332*, 333, 334, 337, 342, 343
Paruterinidae 24, 27, 29, 393, 584
parva Atriotaenia 488, 499, 501, 536
parva Davainea 523
parva Mathevotaenia 194, 509, *523*, **524**
parva Moniezia 374, 382
parva Oochoristica 501, 523, 563, 566
parvovaria Oochoristica 61, **64**, 164, 194, 538, *565*, **565**
parvula Oochoristica 148, 164, 194, 539, *566*
parvulus Inermicapsifer 604
pectinata Andrya 393
pectinata Cittotaenia 158, 184, 258, 259, 263, 271, 273, 274, 287, 288, 290, 295, 296, 297, 299, **415**, 417, 418
pectinata Ctenotaenia 258, 264, 287
pectinata Halysis 287
pectinata Moniezia 273, 287, 373
pectinata Mosgovoyia 35, 37, 64, **64**, 86, 89, 90, 93, 102, **107**, 118, **119**, 146, 162, 168, 185 191, 274, 286, *287*, 288, **289**, **290**, **291**, 292, 296, 297, 312, 369
pectinata Taenia 258, 273, 287, 288
pectinatum Dipylidium 287
pectinatus Alyselminthus 287, 394
pellucida Bertiella 167, 190, 229, **247**, *248*, 253
pellucida Moniezia 374, 382
pellucida Prototaenia 248
perfoliata Anoplocephala 33, 34, **34**, 36, 40, 42, 46, **47**, 58, 59, 61, 65, 71, 74, 80, 121, 122, 127 131, 151, 170, 190, 200, 201, *202*, **204**, 206, 213, 216, 217, 275
perfoliata Halysis 202
perfoliata Taenia 202
perfoliatus Alyselminthus 202
Pericapsifer 142, 158, 161, 166, 196, 598, 599, *618*
perlatus Mesocestoides **21**
perplexa Cittotaenia 295
perplexa Ctenotaenia 288, 295
perplexa Mosgovoyia 168, 191, *295*, **296**
perspicua Ophiotaenia 134
petrotschenkoi Mathevolepis 55, **55**, 115
pintneri Hexasichorchis 447, 449
phacochoeri Paramoniezia 160, 170, 191, 299, 300, *301*, **302**
phrynosomatis Diochetos 567
phrynosomatis Oochoristica 77, 83, 161, 164, 194, 538, **545**, *567*
pintneri Hexastichorchis 440, 442
pisiformis Taenia 21
Plagiotaenia 207, 211, 426
planissima Moniezia 374, 382
plastica Bertia 249
plastica Bertiella 73, **87**, 89, 94, 115, 167, 190, 229, *249*, **250**, **251**, 253

plastica Prototaenia 94, 227, 249
plastica Taenia 249
plicata Anoplocephala 213
plicata Halysis 213
plicata Taenia 213
plicatus Alyselminthus 213
polyorchis Bertia 229
polyorchis Bertiella 229
praecoquis Ctenotaenia 168, 190, 258, *269*, **270**
praecoquus Ctenotaenia 269
Priapocephalus 58
primordialis Andrya 169, 192, 392, 393, 397, 399
prionodes Inermicapsifer 166, 195, 598, 600, 611, *614*, **615**
procaviae Hyracotaenia 618
procyonis Atriotaenia 165, 194, 502, 503, *503*, **503**
procyonis Oochoristica 499, 500, 503
Progamotaenia 62, 78, 79, 89, 136, 143, 158, 161, 167, 179, 185, 191, 197, 199, 278, *348*, 349, 352, 370, 373
proterogyna Baeriella 278
proterogyna Fuhrmannodes 61, 136, 190, 278, *278*, **279**
Proteocephalidae 568
Prototaenia 185, 197, 226, 227, 234, 239, 249
Pseudanoplocephala 121, 143, 155, 170, 191, 197, 199, 300, *357*
pseudochiri Bertiella 161, 167, 190, 229, *252*, **252**
pseudochiri Prototaenia 252
PSEUDOPHYLLIDEA 15, 52, 56
pseudopodis Oochoristica 540
pseudopodis Taenia 540
psittacea Cittotaenia 299, 300, 303, 413, 414, 415
psittacea Paramoniezia 83, 171, 191, 299, 300, *303*, **304**
pusilla Catenotaenia **45**, 121, 127, 132, **133**, 133, 134, **134**, **135**, 150, 162, 172, 177 196, 625, 626, 627, 628, *629*, **629**, **630**, **631**
pusilla Cladotaenia 629
pusilla Halysis 629
pusilla Taenia 628, 629
pusillus Alyselminthus 629
pycnonoti Paronia 149, 171, 191, 332, 334, 339, *345*, **345**
pygargi Ascotaenia 445, 458
pygargi Avitellina 162, 173, 193, 446, *458*, **459**
pygargi Thysanosoma 444, 452, 458, 473

Q

quadrata Cittotaenia 168, 271, 288
quadrata Ctenotaenia 158, 190, 258, *271*, 297
quadrilobata Taenia 202

R

ragazzii Taenia 601
Raillietina 15, 52, **113**, 370, 620
rangiferina Moniezia 32, 375, 377
ratti Oochoristica 45, 127, 510, 511
restricta Anoplocephala 213
rhea Cittotaenia 272, 413, 414
rhea Ctenotaenia 139, 171, 190, 257, *272*, **272**, 273
rhodesiensis Anoplocephala 170, 190, 200, 201, *216*, 217
rhombomydis Catenotaenia **25**, 150, 162, 172, 196, 625, 628, 629, *642*, **643**
rhopaliocephala Taenia 392, 394, 395
rhopalocephala Andrya 35, 37, **91**, 146, 161, 162, 168, 192, 393, *394*, **394**, 395
rhopalocephala Anoplocephala 393
ricardi Anootypus 441, 460
ricardi Avitellina 173, 193, 445, 446, 457, *460*
rigida Bertia 252
rigida Bertiella 70, 148, 161, 167, 190, 229, *252*
rigida Prototaenia 252
ris Catenotaenia 636
rodentinum Mathevotaenia 165, 194, 509, 516, *524*, **525**
rodentinum Oochoristica 516, 524
rostellata Oochoristica 164, 195, 538, 552, *567*, 568
rotunda Taenia 540
rotundata Oochoristica 540
rotundata Taenia 540
rouxi Moniezioides **60**, 61, 171, 191, 285, *285*, **286**
rugosa Moniezia 192, 373, 375, 388, *390*
rugosa Taenia 374, 390
rupicaprae Moniezia 170, 192, 375, *391*
ryjikovi Paranoplocephala 64, 77, 81, 95, 103, 150, 161, 162, 168, 184, 185, 191, 306, *322*, **323**, **324**, 415

S

saginatus Taeniarhynchus 626
sandgroundi Atriotaenia 55, 80, **81**, 82, 104, 165, 194, 488, 499, 500, *501*, 503, 536
sandgroundi Avitellina 173, 193, 443, 446, *460*
sandgroundi Cittotaenia 58, 413, 414
sandgroundi Oochoristica 488, 499, 501, 536
sarasinorum Bertia 253
sarasinorum Bertiella 167, 190, 229, *253*
sarasinorum Prototaenia 253
satyri Bertia 226, 229
satyri Bertiella 229
satyri Taenia 229

schaldybini Neoskrjabinolepis **51**
schikhobalovi Insinuarotaenia 58, **59**, 626
Schizorchis 86, 143, 158, 168, 184, 191, 199, 288, *360*, 415
Schizotaenia 197, 211, 281, 425, 426, 429, 434
sciuri Andrya 400, 409
sciuri Aprostatandrya 85, **87**, 169, 192, 401, 408, *409*, **409**
sciuri Taenia 636
Semenoviella 137, 138, 155, 158, 164, 195, 488, 489, 506, 536, *593*
semoni Linstowia 93, 103, 161, 165, 193, 491, **493**, *494*
semoni Taenia 490, 494
septentrionalis Cittotaenia 369
settii Inermicapsifer 84, 85, 166, 195, 597, 598, 601, 605, *615*, **616**
sigmodontis Monoecocestus 169, 193, *435*
sigmodontis Schizotaenia 435
sigmoides Oochoristica 580
sinaitica Inermicapsifer 166, 195, 600, 601, 608, *616*
sjöstedti Stilesia 462, 463, 466.
skrjabini Mathevotaenia 66, 85, 93, 94, 100, 103, **104**, 104, 150, 162, 165, 194, 510, 511, 521, *525*, **526**, 528, 531, 536
Skrjabinochora 535, 536
Skrjabinochoridae 486
Skrjabinotaenia 81, 110, 143, 160, 172, 196, 508, 625, 626, 627, 628, *644*, 646
Sobolevina 84, 140, 195, 488, 489, 583, *594*, 595, 600
sobolevi Aploparaksis 58, 178
sobolevi Oochoristica **24**, **53**, 57, 100, 103, 162, 164, 195, 539, *568*, **569**, **570**
sobolevi Skrjabinochora 536, 568
southwelli Avitellina 30, 442, 447
sp. *Acoleus* 370
sp. *Andria* 169, 192, 399, 400
sp. *Aporina* 150, 163, 171, 190
sp. *Avitellina* 193, 462
sp. *Bertiella* 167, 190, 254
sp. *Catenotaenia* 643, 644
sp. *Cittotaenia* **192**, *370*
sp. *Ctenotaenia*, 123
sp. *Inermicapsifer* 623
sp. *Linstowia* 582
sp. *Mathevotaenia* 165, 194, 533
sp. *Moniezia* 170, 192, 391, **392**
sp. *Oochoristica* 150, 164, 195, 532, 533, *581*, *582*
sp. *Pancerina* 593
sp. *Paranoplocephala* 191, 331
sp. *Paronia* 191, *347*
sp. *Raillietina* 623
spatula Anoplocephala 161, 170, 190, 200, 201, *217*, **218**
spatula Taenia 217
sphenocephala Taenia 221
SPIRURATA 145, 153,
Stilesia 13, 52, 62, 90, 97, 98, 101, 103, 110, 113, 143, 160, 173, 193, 437, 438, 439, 440, *462*, 464, 473
Stilesiidae 13, 14, 22, 437, 439, 473
Stilesiinae 437, 439, 473, 476
streptopeliae Killigrewia 219, 221
Strongyloidea 146, 182
studeri Bertia 226, 229
studeri Bertiella 37, **71**, 127, 131, 156, 167, 190, 228, *229*, 230, **231**, **232**, **233**, 238, 243, 246
studeri Taenia 229
sudanea Avitellina 30, 440, 441, 447
Sudarikovina 142, 159, 169, 192, 401, *410*, 411, 412
suis Paramoniezia 160, 170, 191, 299, 300, *300*, 414
surinamensis Mathevotaenia 165, 194, 509, *529*, **530**, **531**
surinamensis Oochoristica 529
surinamensis Taenia 529
symmetrica Catenotaenia 507, 508, 510, 628
symmetrica Mathevotaenia 22, 23, 45, 66, 73, 93, 100, 104, 128, 129, 149, 158, 162, 165, 194, 499, 509, 510, *510*, 511, **512**, **513**, 521, 528, 536, 625
symmetrica Oochoristica 507, 508, 510, 511, 520

T

taborensis Cycloskrjabinia 82, 84, **85**, 93, 96, 165, 194, 505, 506, *506*, **507**
taborensis Oochoristica 505, 506, 535, 536
tachiglossi Cittotaenia 370
Taenia 115, 268, 277, 413, 478, 602, 626
Taeniarhynchus 115, 626
TAENIATA 14, 15, 17, 19, 20
Taeniidae 13, 14, 59, 115, 196, 197, 507, 508, 511, 625, 626, 628, 644
Taeniinae 183, 508, 625
tanganyikae Inermicapsifer 196, 598, 599
tanganyikae Pericapsifer 166, 618, *620*, **620**
tapirus Anoplocephala 275, 276
tapirus Flabelloskrjabinia 170, 190, 200, 275, *276*, **276**
tasmanica Linstowia 98, 148, 161, 165, 491, *492*, **493**
tatia Avitellina 36, 193, 443, 444, 447, *461*
Taufikia 197
TETRABOTHRIATA 14, 17, 19, 20
Tetrabothriidae 14
tetragona Raillietina 16
tetragonocephala Mathevotaenia 162, 165, 195, 509, *532*, **532**
tetragonocephala Oochoristica 532

tetragonocephala Taenia 532
tetragonocephalus Taenia 532
***TETRAPHYLLIDEA* 26**, 27, 115, 176, 177, 183, 568
thapari Oochoristica 164, 195, 538, *571*
theileri Oochoristica 56, 84, 161, 164, 195, 535, 538, *571*, **572**, 574, 575
Thryonomys 423
Thysaniezia 52, 62, 63, 68, 84, 90, 92, 93, 100, 103, 110, 111, 112, 127, 128, 143, 156, 173, 193, 373, 389, 437, 473, 476, *477*, 478
Thysanieziinae 14, 79, 84, 193, 437, 438, 439, 476, 477
Thysanosoma 13, 97, 110, 112, 143, 156, 160, 173, 193, 437, 458, 473, *473*, 474, 478
Thysanosomatidae 13, 14, 22, 437, 439, 476
Thysanosomatinae 14, 62, 84, 193, 437, 438, 439, 473, 474, 476
Thysanosomidae 13, 20, 437, 439
Thysanosominae 438
Thysanotaenia 105, 142, 156, 158, 166, 175, 196, 487, 488, 583, 596, 598, 599, 600, *620* 624
trachysauri Oochoristica 73, 164, 195, 536, 538, 547, 548, 571, *573*, 574, 575
trachysauri Taenia 573
translucida Andrya 392, 401
translucida Moniezia 382
transvaalensis Fahrmannella 83, 161, 169, 193, 424, *424*, **424**
transvaalensis Moniezia 424
transversaria Anoplocephala 327
transversaria Anoplocephaloides 327
transversaria Paranoplocephala 87, 150, 161, 162, 168, 184, 185, 191, 306, *327*, **327**, 415
transversaria Taenia 327
triangularis Moniezia 89, 374, 382
trichoglossi Moniezia 334
trichoglossi Paronia 148, 149, 155, 156, 161, 171, 191, 333, 334, *334*, **335**, **336**, 338
trichoglossi Taenia 332, 334
***Trichostrongyloidea* 146**
trigonophora Moniezia 30, 89, 374, 375, 376, 377
Triplotaenia 25, 27, 79, 143, 158, 161, 167, 191, 196, 197, 199, *365*
Triuterina 121, 139, 140, 160, 171, 175, 192, 197, 198, *368*
troeschi Paranoplocephala 55, 157, 168, 191, 306, 307, 312, *328*, **329**, 332, 347
truncata Oochoristica **81**, 150, 162, 164, 195, 539, 540, 542, 559, *575*, **576**, 576, **577**, 578
truncata Taenia 575
tuberculata Oochoristica 162, 164, 194, 536, 537, 539, *540*, **541**, 559, 575
tuberculata Taenia 535, 540

U

undulata Bertiella **60**, 61, 167, 190, 228, *253*
undulata Prototaenia 253

V

varani Pancerina **53**, 79, 164, 195, *591*, **592**, 592
varani Taenia 591
variabilis Anoplocephala 330
variabilis Anoplocephaloides 330
variabilis Cittotaenia 161, 273
variabilis Ctenotaenia 86, 108, 168, 190, 257, *273*, 274, **274**, 287, 288, 293, 297, 366
variabilis Mesocestoides **18**
variabilis Moniezia 332, 346
variabilis Monoecocestus 127, 169, 193, *435*
variabilis Paranoplocephala 168, 191, *330*
variabilis Paronia 171, 191, 334, 344, *346*, **346**
variabilis Schizotaenia 426, 430, 435
vasi Taenia 376
villosa Cittotaenia 25, 27, 79, 365, 366
villosa Triplotaenia 79, 83, 167, 191, *366*, **367**
viscaciae Mosgovoyia 158, 168, 191, *296*, 297
vittata Stilesia 30, 32, 36, **86**, 193, 462, 463, *469*, **470**, 470, **471**
vogti Moniezia 192, *391*
vogti Taenia 391
vulgaris Anoplocephala 206, 207
vulgaris Plagiotaenia 206

W

wageneri Oochoristica 532
whitentoni Oochoristica 73, **74**, 75, 164, 195, 538, *579*
wimerosa Andrya 331
wimerosa Anoplocephala 331
wimerosa Anoplocephaloides 331
wimerosa Paranoplocephala 35, 37, 146, 161, 168, 191, 306, 312, *331*, **331**
wimerosa Taenia 331
woodlandi Avitellina 30, 443, 447

Z

zanzibarensis Inermicapsifer 607
zebrae Anoplocephala 213, 215
zebrae Taenia 213, 215
zederi Anomotaenia 58, 178
zonuri Oochoristica 164, 165, 194, 533, 538, *580*, 582
Zschokkea 485, 533
Zschokkella 139, 533, 599, 607, 612
zschokkei Cittotaenia 348, 356
zschokkei Progamotaenia 78, 89, 136, 148, 167, 191, 348, 349, *356*, **356**

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 5
Введение 7

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Исторический очерк 13

Глава I. Значение аноплоцефалят в ветеринарии и медицине 30
I. Ветеринарное значение аноплоцефалят 30
II. Распространение аноплоцефалят домашних животных 35
II. Медицинское значение аноплоцефалоидей 37
IV. Борьба с аноплоцефалятозами домашних животных 37
1. Мероприятия по борьбе с мониезиозом овец и телят 39
2. Мероприятия по борьбе с аноплоцефалидозами лошадей 40

Глава II. Общая морфолого-анатомическая характеристика 43
Вводные замечания 43
I. Симметрия тела 43
1. Зигота 44
2. Онкосфера 44
3. Лярвоциста 44
4. Половозрелая (имагинальная) стадия 46
1) Антимерия 46
2) Метамерия 49
Изменения типа антимерии 54
II. Морфолого-анатомические особенности аноплоцефалят 55
1. Форма тела и размеры 55
1) Сколекс 56
2) Шейка 61
3) Стробила 61
2. Кожно-мышечный мешок 65
1) Кутикула 65
2) Субкутикулярный слой 66
Межпроглоттидные железы 67
3. Паренхима 68
Известковые тельца 70
4. Мускулатура 70
Паренхимная мускулатура 70
Мускулатура присосок 71
5. Экскреторная система 72
Строение и взаиморасположение экскреторных сосудов 73

6. Нервная система . . . 79
7. Половая система . . . 79
1) Общие замечания . . . 79
2) Половая клоака . . . 80
3) Мужская половая система . . . 82
А. Семенники . . . 82
Б. Семевыносящие канальцы . . . 89
В. Семепровод . . . 90
Г. Мужской копулятивный аппарат . . . 92
4) Женская половая система . . . 95
А. Яичник . . . 95
Б. Желточник . . . 98
В. Тельце Мелиса . . . 98
Г. Женские проводящие пути . . . 99
Д. Матка . . . 104
Е. Яйца . . . 116
III. Тератологические явления у аноплоцефалят . . . 121

Глава III. Стадии онтогенеза и цикл развития аноплоцефалят . . . 127

Глава IV. Хозяева аноплоцефалят . . . 137
I. Класс рептилий . . . 137
II. Класс птиц . . . 138
III. Класс млекопитающих . . . 140

Глава V. Географическое распространение аноплоцефалят . . . 145
I. Введение . . . 145
II. Предварительная схема зоогеографического районирования суши в отношении аноплоцефалоидей . . . 147
III. Уточнение границ зоогеографических областей . . . 148
IV. Общие особенности географического распространения аноплоцефалоидей 150
V. Распределение аноплоцефалоидей по зоогеографическим областям . . . 153
1) Общая характеристика областей . . . 153
2) Выявление самостоятельности фауны отдельных областей . . . 155
3) Распространение отдельных систематических и экологических групп аноплоцефалоидей . . . 157
VI. Распространение аноплоцефалят в СССР . . . 162

Глава VI. Опыт выявления филогенетических взаимоотношений аноплоцефалят 174
Гипотеза утери первого промежуточного хозяина тенниид . . . 181
Вопрос о возникновении парности полового аппарата . . . 184

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подотряд *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933 . . . 189
Надсемейство *Anoplocephaloidea* Spassky, 1949 . . . 189
Определительня таблица семейств . . . 189
Систематический список видов аноплоцефалоидей . . . 190

Семейство *Anoplocephalidae* Cholodkowsky, 1902 . . . 196
Подсемейство I. *Anoplocephalinae* R. Blanchard, 1891 . . . 196
Ревизия подсемейства *Anoplocephalinae* . . . 196
Определительная таблица родов подсемейства *Anoplocephalinae* 198
Род I. *Anoplocephala* E. Blanchard, 1848 . . . 200
Ревизия рода *Anoplocephala* . . . 200
Определительная таблица видов рода *Anoplocephala* . . . 201
Род II. *Aporina* Fuhrmann, 1902 . . . 218
Определительная таблица видов рода *Aporina* . . . 219

Род III. *Bertiella* Stiles et Hassall, 1902 . . . 226
Ревизия рода *Bertiella* . . . 226
Определительная таблица видов рода *Bertiella* . . . 228
Род IV. *Coelodela* Shipley, 1900 . . . 254
Род V. *Ctenotaenia* Railliet, 1893 . . . 256
Определительная таблица видов рода *Ctenotaenia* . . . 257
Род VI. *Flabelloskrjabinia*, gen. nov. . . . 275
Род VII. *Fuhrmannodes* Strand, 1942 . . . 278
Род VIII. *Hemiparonia* Baer, 1925 . . . 280
Определительная таблица видов рода *Hemiparonia* . . . 280
Род IX. *Moniezioides* Fuhrmann, 1918 . . . 285
Род X. *Mosgovoyia*, Spassky, 1951 . . . 286
Ревизия вида *Cittotaenia* pectinata (Goeze, 1782) . . . 287
Род XI. *Parabertiella* Nybelin, 1917 . . . 297
Род XII. *Paramoniezia* Maplestone et Southwell, 1923 . . . 299
Ревизия рода *Paramoniezia* . . . 299
Определительная таблица видов рода *Paramoniezia* . . . 299
Род XIII. *Paranoplocephala* Lühe, 1910 . . . 305
Определительная таблица видов рода *Paranoplocephala* . . . 305
Род XIV. *Paronia* Diamare, 1900 . . . 332
Определительная таблица видов рода *Paronia* . . . 333
Род XV. *Progamotaenia* Nybelin, 1917 . . . 348
Определительная таблица видов рода *Progamotaenia* . . . 349
Род XVI. *Pseudanoplocephala* Baylis, 1927 . . . 357
Род XVII. *Schizorchis* Hansen, 1948 . . . 360
Род XVIII. *Triplotaenia* Boas, 1902 . . . 365
Род XIX. *Triuterina* Fuhrmann, 1921 . . . 368
Подсемейство II. *Monieziinae*, Spassky, 1951 . . . 371
Определительная таблица родов и подродов подсем. *Monieziinae* 371
Род I. *Moniezia* R. Blanchard, 1891 . . . 372
Ревизия рода *Moniezia* . . . 372
Подрод 1. *Moniezia* Skrjabin et Schulz, 1937 . . . 376
Определительная таблица видов подрода *Moniezia* . . . 376
Подрод 2. *Blanchariezia* Skrjabin et Schulz, 1937 . . . 382
Определительная таблица видов подрода Blanchariezia . . . 382
Подрод 3. *Baeriezia* Skrjabin et Schulz, 1937 . . . 387
Определительная таблица видов подрода *Baeriezia* . . . 388
Род II. *Andrya* Railliet, 1893 . . . 392
Ревизия рода *Andrya* . . . 392
Определительная таблица видов рода *Andrya* . . . 398
Род III. *Aprostatandrya* (Kirschenblatt, 1938) Gen. nov. . . . 400
Подрод 1. *Aprostatandrya* Kirschenblatt, 1938 . . . 401
Подрод 2. *Sudarikovina* subgen. nov . . . 410
Определительная таблица видов подрода *Sudarikovina* . . . 410
Род IV. *Cittotaenia* Riehm, 1881 . . . 413
Ревизия рода *Cittotaenia* . . . 413
Род V. *Diandrya* Darrah, 1930 . . . 420
Род VI. *Fuhrmannella* Baer, 1925 . . . 423
Род VII. *Monoecocestus* Beddard, 1914 . . . 425

Семейство *Avitellinidae* Spassky, 1950 . . . 437
Определительная таблица подсемейств семейства *Avitellinidae* 439
Подсемейство I. *Avitellininae* Gough, 1911 . . . 439
Определительная таблица родов подсемейства *Avitellininae* . . 440

Род I. *Avitellina* Gough, 1911 440
а) Ревизия рода *Avitellina* 440
б) Ревизия рода *Ascotaenia* Baer, 1927 444
Определительная таблица видов рода *Avitellina* 446
Род II. *Stilesia* Railliet, 1893 462
Определительная таблица видов рода *Stilesia* 463
Подсемейство II. *Thysanosomatinae* (Fuhrmann, 1907) Skrjabin, 1933 . 473
Род I. *Thysanosoma* Diesing, 1834 473
Подсемейство III. *Thysanieziinae* Skrjabin et Schulz, 1937 476
Род I. *Thysaniezia* Skrjabin, 1926 477

Семейство *Linstowiidae* (Mola, 1929) Spassky, 1949 485
Перестройка системы линстовиид 485
Определительная таблица подсемейств семейства *Linstowiidae* 487
Подсемейство I. *Linstowiinae* Fuhrmann, 1907 487
Перестройка системы подсемейства *Linstowiinae* 487
Определительная таблица родов и подродов подсемейства *Linstowiinae* 489
Род I. *Linstowia* Zschokke, 1899 490
Подрод 1. *Linstowia* (Zschokke, 1899) Baer, 1927 491
Определительная таблица видов подрода *Linstowia* 491
Подрод 2. *Paralinstowia* Baer, 1927 495
Подрод 3. *Opossumia*, subgen. nov. 498
Род II. *Atriotaenia* Sandground, 1926 499
Ревизия рода *Atriotaenia* 499
Подрод 1. *Atriotaenia* (Sandground, 1926) subgen. nov. 500
Подрод 2. *Ershovia*, subgen. nov. 502
Определительная таблица видов подрода *Ershovia* subgen. nov. 503
Род III. *Cycloskrjabinia* gen. nov. 505
Род IV. *Mathevotaenia* Akhumian, 1946 507
Ревизия рода *Mathevotaenia* 507
Определительная таблица видов рода *Mathevotaenia* 509
Род V. *Multicapsiferina* Fuhrmann, 1922 533
Род VI. *Oochoristica* Lühe, 1898 535
Ревизия рода *Oochoristica* 535
Определительная таблица видов рода *Oochoristica* 538
Род VII. *Oschmarenia* gen. nov. 582
Подрод 1. *Oschmarenia* subgen. nov. 583
Подрод 2. *Inversia* subgen. nov. 584
Подрод 3. *Morosovella* subgen. nov. 587
Определительная таблица видов подрода *Morosovella* 588
Род VIII. *Pancerina* Fuhrmann, 1899 591
Род IX. *Semenoviella* gen. nov. 593
Род X. *Sobolevina* gen. nov. 594
Подсемейство II. *Inermicapsiferinae* Lopez-Neyra, 1943 596
Ревизия подсемейства *Inermicapsiferinae* 596
Определительная таблица родов подсемейства *Inermicapsiferinae* 599
Род I. *Inermicapsifer* Janicki, 1910 599
Определительная таблица видов рода *Inermicapsifer* 600
Род II. *Metacapsifer* gen. nov. 617
Род III. *Pericapsifer* gen. nov. 618
Определительная таблица видов рода *Pericapsifer* 618

Род IV. *Thysanotaenia* Beddard, 1911 620
Определительная таблица видов рода *Thysanotaenia* 621
Семейство *Catenotaeniidae* Spassky, 1950 625
Определительная таблица родов семейства *Catenotaeniidae* . . 627
Род I. *Catenotaenia* Janicki, 1904 628
Определительная таблица видов рода *Catenotaenia* 629
Род II. *Skrjabinotaenia* Akhumian, 1946 644
Определительная таблица видов рода *Skrjabinotaenia* . . . 644

Распределение паразитов по хозяевам 649

Дополнение 684

Литература 687

Алфавитный указатель 720

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Академии Наук СССР

*

Редактор издательства *В. Е. Сударикова*
Технический редактор *Е. В. Зеленкова*

*

РИСО АН СССР № 4481. Т-06991. Издат. № 3022.
Тип. заказ № 1132. Подп. к печ. 22/IX 1951 г.
Форм. бум. 70×108 1/16. Печ. л. 63,02. Бум. л. 23
Уч.-издат. л. 62,5. Тираж 1500.
Цена в переплете 54 руб.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР
Москва, Шубинский пер., д. 10