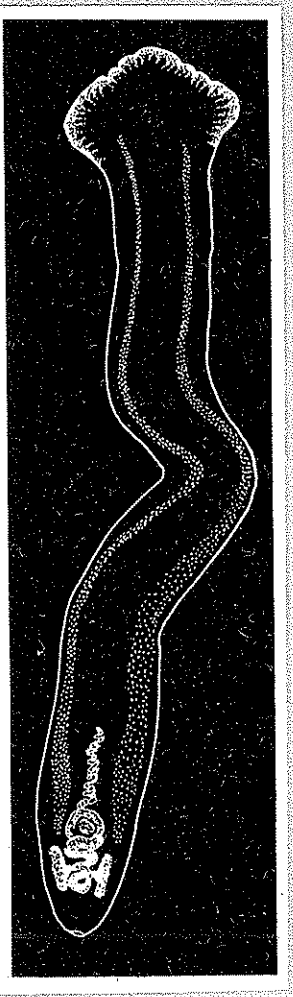
Кариофиллиды фауны СССР



R01508

·Наука·

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЛАБОРАТОРИЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИИ

Кариофиллиды фауны СССР

Ответственный редактор
член-корреспондент АН Армянской ССР
С.О. Мовсесян

R-01508
Kariofillidy fauny SSSR

МОСКВА "НАУКА"
1990

CENTER FOR RESEARCH LIBRARIES

УДК 895.I2I
Авторы: Е.Н.Протасова, Б.И.Куперман, В.А.Ройтман, Л.Г.Поддубная
Кариофиллиды фауны СССР / Е.Н.Протасова, Б.И.Куперман, В.А.Ройтман, Л.Г.Поддубная. М.: Наука, I990. – 238 с. – ISBN 5-02-004683-3.

Это первая обобщающая работа по кариофиллидным цестодам фауны СССР. В книге даны морфологическая и биологическая характеристики, приведены сведения о морфофункциональном значении отдельных органов и тканей кариофиллид, их положение в системе отряда; рассмотрено географическое распространение, распределение по хозяевам. Обсуждаются возможные пути эволюции и филогенетические связи этой группы цестод. Приведены описания видов, даны определительные таблицы видов, родов, диагнозы всех рассматриваемых таксонов.

Для гельминтологов, паразитологов и практических работников рыбного хозяйства.

Табл. I2, ил. 54. Библиогр. 685 назв.

The work is devoted to the study of the cestodes of the family Caryophyllaeidae of the USSR fauna. It is the first generalized work of this kind. Both morphological and biological characteristics are presented; data on morpho-functional variability of various organs and tissues of caryophyllids, and their position in the cestode system are given; authors also pay attention to the cestode geographical and host distribution. Possible ways of the evolution and phylogenetic relationships of the group are discussed. Descriptions and illustrations of each species are presented as well as keys for species and genus identification and diagnoses of all considered taxa.

The book is designed for a wide audience – helminthologists, parasitolpgists, and specialists engaged in fish-farming.

Tabl. 12, Ill. 54, Ref. 685.

Рецензенты: В.А.Мусселиус, Л.М.Толкачева

К $\frac{I903050000-I76}{042\ (02)-90}$ 509-90, I полугодие

ISBN 5-02-004683-3

© Издательство "Наука", I990

ПРЕДИСЛОВИЕ

Кариофиллиды, или гвоздичники, – небольшая группа монозоичных ленточных червей, обладающая интересными морфологическими чертами и биологией. Они давно привлекали внимание исследователей, которые высказывали различные мнения о таксономическом составе семейства, дифференцирующих критериях таксонов видового ранга, филогенетических связях с другими группами цестод, геологических сроках возникновения.

В середине 60-х годов О.П.Кулаковская на материалах главным образом по гвоздичниковым фауны СССР разработала систему Caryophyllaeidae, получившую признание многих специалистов. Эта система используется и до настоящего времени. Обстоятельные исследования канадского ученого Мацкевича (Mackiewicz, I965-I984) по фауне, морфологии, таксономии, распространению и филогении кариофиллид мировой фауны значительно расширили представления об этой своеобразной группе гельминтов. В предшествующие годы и отечественными специалистами получено много новых данных о гвоздичниковых, особенно по их морфофункциональным адаптациям, жизненным циклам, онтогенезу, морфологической изменчивости, популяционной биологии. Немало новых сведений опубликовано о видах гвоздичниковых, являющихся возбудителями опасных болезней рыб в условиях их искусственного выращивания, и мерах профилактики и терапевтического лечения рыб при кариофиллидозах.

Предлагаемая книга, представляющая коллективный труд, включает оригинальные данные авторов по различным аспектам изучения кариофиллид фауны СССР. При анализе материалов использована обширная литература зарубежных специалистов. В книге представлены впервые публикуемые авторами сведения о общем плане строения представителей семейства, изменчивости архитектоники отдельных участков тела и органов, результатах светового и электронно-микроскопического изучения покровов тела. Отдельные разделы книги посвящены изложению биологии развития, географическому распространению, генезису и филогении гвоздичниковых.

В книге излагаются сведения о I9 представителях гвоздичниковых, распространенных в СССР. Тщательные описания видов сопровождаются в большинстве случаев оригинальными иллюстрациями. Четкие ключи позволяют определить систематическое положение таксонов разных рангов. Глава о болезнях рыб, вызываемых кариофиллидами, в которой отражены современные знания об эпизоотологии кариофиллидозов и обобщен опыт борьбы с ними, делает книгу интересной для работников рыбного хозяйства.

Книга вызывает интерес не только у цестодологов, но и у гельминтологов разных специальностей, а также будет несомненно полезна практическим работникам рыбного хозяйства.

Член-корреспондент АН АрмССР С.О.Мовсесян

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

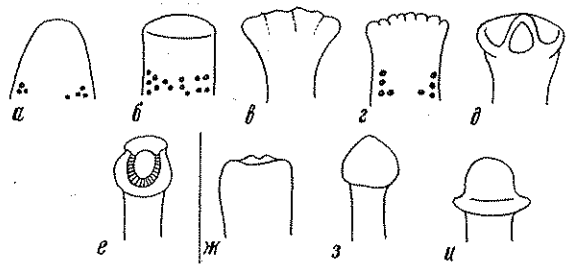
Форма и размеры тела. Тело кариофиллид удлиненное, лишено наружной и внутренней сегментации, т.е. монозоичное, обычно уплощено в дорсовентральном направлении. Чаще всего оно плавно закругляется на заднем конце или задний конец удлиненно-заостренный. У большинства кариофиллид головной конец характерно расширен, после него следует небольшое сужение тела, а затем оно постепенно расширяется, достигая максимальной ширины, как правило, в области расположения половых комплексов, после чего вновь сужается в направлении заднего конца. У некоторых видов (Caryophyllaeides fennica) передний край головного конца почти прямой, а его ширина практически равна ширине тела на всем его протяжении. У других видов ширина тела может быть максимальной в передней части (роды Markevitschia, Notolytocestis, Capingens и др.), ее постепенное уменьшение к заднему концу придает телу листовидную форму.

Размеры тела кариофиллид широко варьируют не только в пределах отряда, но даже в пределах одного рода.

Длина тела кариофиллид обычно колеблется в пределах 5,0 – 40,0 мм при ширине I,0 – 2,0 мм. Однако представители рода Archigetes имеют длину тела I,5–4,5 мм при ширине 0,3–0,8 мм, а виды рода Khawia (Kh. sinensis) – 83,0–90,0 мм при ширине 2,5–4,0 мм. Размеры тела и органов кариофиллид одного рода и даже одного вида очень изменчивы и могут варьировать в широких диапазонах в зависимости от целого ряда факторов (вид хозяев, интенсивность инвазии и др.).

Монозоичное тело кариофиллид состоит из сколекса, выраженной в различной степени шейки и собственно тела.

Сколекс (рис. I). Форма сколекса кариофиллид хотя и довольно разнообразна, но у большинства представителей он сравнительно просто устроен. У одних форм он представляет недифференцированный участок переднего конца тела, лишенный каких-либо прикрепительных органов; у других – более или менее обособленный, снабженный выраженными в различной степени прикрепительными ямками или щелями, но лишенный истинных присосок или ботрий. При отсутствии специализированного сколекса передний край головного конца может быть прямым или выпуклым, ровным (Caryophyllaeides Hunterella, Notolytocestis и др.) или складчатым (Caryophyllaeus), фестончатым (Khawia); на терминальном конце может быть в различной степени



Р и с. I. Типы сколекса кариофиллид

а – куполообразный; б – клинообразный; в – клиноволнообразный; г – клинофимбриатный; д – клинолокулятный; е – биацетабулятный; ж – моноботриатный; з – клубневидный; и – хоаноколоколообразный (по: Mackiewicz, 1982)

выражено терминальное углубление (Monobothrium wageneri). У ряда видов сколекс несет различное число (2–6) слаборазвитых прикрепительных ямок или углублений (Archigetes, Biacetabulum, Glaridacris), которые зачастую бывают отчетливо заметны только у живых экземпляров или процеркоидов. У некоторых кариофиллид сколекс может иметь более или менее отчетливо выраженный терминальный диск (Biacetabulum carpiodi, Capingens singularis, Glaridacris confusus). Все выше названные формы сколекса встречаются в пределах всех семейств. Нередко даже у представителей одного рода может встречаться несколько типов строения сколекса (виды родов Biacetabulum, Glaridacris). По форме сколекса Мацкевич (Mackiewicz I982 a) выделил девять типов его у кариофиллид: куполообразный (Tholate) характерен для Tholophyllaeus, Hunterella; клинообразный (Cuneiform) – характерен для Caryophyllaeides, Edlintonia; клиноволнообразный, или веерообразный (Cuneicrispitate или Flabellate) – характерен для Caryophyllaeus; клинолокулятный (Cuneiloculate) – характерен для Glaridacris, Spartoides; клинофимбриатный (Cuneifimbriate) – характерен для Khawia; биацетабулятный (Biacetabulate) – характерен для Biacetabulum, Rogersus; моноботриатный (Monobothriate) – характерен для Monobothrium; клубневидный (Bulbate) – характерен для Atractolytocestus; хоаноколокообразный (Choanocampanulate) – для Caryoaustralus.

Шейка у кариофиллид может отсутствовать или быть выраженной в различной степени. У форм с недифференцированным сколексом, у которых отсутствуют какие-либо видимые следы перехода головного конца в собственно тело (небольшие выемки или сужение тела), шейка, как правило, отсутствует (Caryophyllaeides fennica, Breviscolex orientalis, Hunterella nodulosa, Notolytocestis major и др.). Однако она может отсутствовать и у форм с отчетливо выраженным сколексом (Balanotaenia bancrofti, Capingens singularis и др.). У кариофиллид со слабо дифференцированным сколексом, но имеющим более или менее четкое сужение в месте его перехода в собственно тело за область шейки обычно принято счи-

тать участок тела от этого сужения до границы появления желточников или семенников (виды родов Caryophyllaeus, Khawia, Isoglaridacris и др.). Некоторые представители этой группы цестод имеют отчетливо выраженную шейку (Atractolytocestus huronensis, Djombangia penetrans, Markevitschia sagittata и др.).

Покровы тела. Общий план строения тегумента кариофиллид типичен для цестод. Он организован по типу погруженного эпителия и представлен наружным цистоплазматическим безъядерным слоем синцитиального строения, ограниченным поверхностной плазматической мембраной и хорошо развитой базальной пластинкой, состоящей из базальной мембраны и примыкающего к ней слоя коллагеновых волокон (табл. I, А – В). Под базальной пластинкой расположена покровная мускулатура, включающая три слоя: кольцевой и два продольных. Тегументальные клетки, содержащие ядра, лежат под базальной пластинкой и мускульными слоями. Клетки тегумента связаны между собой и наружным синцитием многочисленными цитоплазматическими отростками (табл. I, В, Г; табл. IУ).

Изучению ультраструктуры покровных тканей разных видов кариофиллид посвящены работы ряда авторов (Beguin, I966; Hayunga , Mackiewicz, I975; Куперман, I980; Richards, Arme, I98I a, в, I982 а. в; Поддубная и др., I984, I986). Поверхность тегумента кариофиллид несет множество специализированных образований – микротрихий, свойственных только представителям класса цестод. Установлены различия в ультратонком строении тегумента разных участков тела червей, отражающие многообразие их функций. В области сколекса на поверхности тела C. laticeps, Kh.sinensis , A.sieboldi и др. обнаружены микротрихии конусовидного типа с короткой широкой базальной частью и удлиненной, суживающейся к вершине, электронно-плотной – апикальной (табл. I, А; П, А, В, Д) (Поддубная и др., I984, I986). Базальная часть микротрихий содержит внутренний цилиндр с мелкогранулированным матриксом, продолжающийся иногда в слой наружной цитоплазмы. Апикальная часть состоит из набора микротрубочек, связанных микрофиламентами и объединенных в один комплекс.

Электронно-плотный матрикс дистальной части микротрихии отделен от плазмалеммы узким светлым промежутком, который переходит в проксимальную часть. Предполагается, что через это пространство поступает материал в дистальную часть микротрихии в процессе ее образования. Обе части микротрихии разделены трехслойной пластинкой. Стенки базальной части микротрихий большинства кариофиллид укреплены равномерно осмиофильным материалом. У.C. laticeps сильнее укреплена стенка со стороны противоположной наклону микротрихии (табл. П, А), что препятствует ее разгибанию. Конусовидные микротрихии распределены равномерно с высокой степенью плотности на всей поверхности сколекса (табл. IX, А). Конусовидные микротрихии рассматриваются как фиксаторные образования, способствующие дополнительному прикреплению к стенке кишечника хозяина наряду с органами прикрепления сколекса. По мнению некоторых авторов, они служат для защиты червя и способствуют трофическим процессам гельминта, разрушая слизистую кишечника хозяина (Morseth, I966; McVicar I972; Rothman, I963).

На поверхности тегумента среднего и заднего отделов тела кариофиллид присутствуют многочисленные микротрихии трубчатого типа с длинной узкой неукрепленной базальной частью и короткой электронно-плотной апикальной (табл. I, Б; табл. П, Б, Г). Удлиненная цилиндрическая базальная часть делает их сходными с микроворсинками клеток кишечного эпителия рыб. Микротрихии этого типа специализированы для выполнения трофической функции. Результаты морфометрического анализа микротрихий C. laticeps в разных участках тела, проведенного по специальной методике (Graeber, Storch, I979), показывают значительное увеличение за счет их мембранной абсорбционной поверхности гельминтов (табл. I).

Таблица I

Морфологические характеристики микротрихий и увеличение за счет их поверхности тела половозрелых форм Caryophyllaeus laticeps

Показатель	Передний отдел	Задний отдел
Количество микротрихий на I мкм^2, шт.	20,9±0,85	34,5±I,48
Длина		
базальной части микротрихий, мкм	0,205±0,0I8	0,66±0,036
апикальной части микротрихий, мкм	I,I7±0,03	0,49±0,063
Диаметр базальной части микротрихий, мкм	0,I6±0,007	0,I3±0,005
Увеличение поверхности		
за счет базальной части, мкм	2,75±0,49	I0,I±0,88
за счет апикальной части, мкм	6,2I±0,I6	3,54±0,45
Суммарное увеличение поверхности за счет микротрихий на I мкм^2	8,96±0,5I	I3,6±0,99

Увеличение поверхности происходит как за счет большого числа микротрихий на единицу площади, так и вследствие удлинения их базальной части. Поверхность средних и задних отделов тела C. laticeps увеличивается в 3–4 раза больше за счет трубчатых микротрихий, чем передний отдел за счет конусовидных (Поддубная и др., I986). Аналогичная картина наблюдается при морфометрии конусовидных и трубчатых микротрихий у процеркоида A. sieboldi (табл. 2).

Таблица 2

Морфологические характеристики микротрихий и увеличение за счет их поверхности тела процеркоидов Archigetes sieboldi

Показатель	Передний отдел	Задний отдел
Количество микротрихий на I мкм^2, шт.	I9,07±I,62	36,I±3,I5
Длина		
базальной части микротрихий, мкм	0,26±0,0I	0,76±0,03
апикальной части микротрихий, мкм	0,65±0,07	0,38±0,0I
Увеличение поверхности		
за счет базальной части, мкм^2	3,43±0,62	I0,02±0,I2
за счет апикальной части, мкм^2	3,63±0,37	2,36±0,86
Суммарное увеличение поверхности за счет микротрихий на I мкм^2	7,06±0,73	I2,38±0,I2

На поверхности тела выявлен тонкий слой фибриллярного материала мукополисахаридной природы - гликокаликс, связанный с наружной цитоплазматической мембраной и участвующий в процессе мембранного пищеварения. Наличие в слое микротрихий и в наружной цитоплазме тегумента неспецифической щелочной фосфатазы и АТФ-азы указывает на участие покровов в активном транспорте питательных веществ.

Высота наружного синцитиального слоя в разных участках тела половозрелых C.laticeps варьирует в среднем от 2,47 мкм на сколексе до 3,84 мкм в среднем и заднем отделах. Цитоплазма этого слоя на всем протяжении тела червей имеет гранулярно-фибриллярный матрикс и заполнена многочисленными палочковидными телами.

Они равномерно распределены по всему слою наружной цитоплазмы, а под поверхностной мембраной расположены перпендикулярно к ней (табл. Ш). Палочковидные тела, обнаруженные у C. laticeps,Kh. sinensis, A. sieboldi, Kh. armeniaca, аналогичны по строению таковым у других представителей кариофиллид: "рабдитоморфным органоидам" у C. fennica (Beguin, I966) и "пластинчатым органоидам" у Hunterella nodulosa (Hayunga, Mackiewicz,I975). Структура этих телец подробно описана у C. laticeps (Richards, Arme,I982). Электронно-плотные тельца яйцевидной формы ограничены мембраной и содержат отдельные гексагональные структуры (табл. Ш, А). Они раалличаются по размерам и внутренней структуре (разделены на мелкие, содержащие гексагональные субъединицы, и более крупные с продольной исчерченностью).

Диаметр гексагонов 5,5 нм, толщина стенки 2,5 нм, в центре каждого проходят фибриллы - 2 нм. На основе реконструкции показано, что электронно-плотные тельца тегумента C.laticeps представляют собой образования единого типа, разные сечения которых дают картину различного строения их. Подобные электронно-плотные тела обнаружены также у ряда псевдофиллидных (Braten, I968; Morris , Finnegan , I968; Lumsden et al., I974; Куперман, I980) и циклофиллидных (Conway-Jones Rothman , I978) цестод. Формирование этих телец происходит с участием комплексов Гольджи тегументальных клеток, откуда они поступают по отросткам клеток в наружную цитоплазму тегумента.

Предполагается, что палочковидные тела участвуют в образовании апикальной части миктротрихий (Braten, I968; Lumsden et al., I974; Hayunga, Mackiewicz, I975), в формировании наружной цитоплазматической мембраны (Beguin, I966), в транспорте веществ из цитоплазмы клеток тегумента в наружный синцитиальный слой. Наружная цитоплазма сколекса кариофиллид, кроме палочковидных телец, содержит крупные электронно-плотные тела, представляющие секрет тегументальных железистых клеток. Выведение наружу секрета и палочковидных тел осуществляется посредством отшнуровывания небольших выпячиваний наружной цитоплазмы сколекса, содержащих эти компоненты (Kuperman, Davydov, I982). Наряду с перечисленными образованиями в слое наружной цитоплазмы присутствуют митохондрии, лежащие над базальной мембраной, и везикулы с мелко дисперсным содержимым. Наблюдается секреция электронно-прозрачных везикул (d = 0,08 мкм) с поверхностью тегумента в области базальной части микротрихий C. laticeps. Показано, что содержимое везикул участвует в обновлении гликокаликса цестод (Oaks, Lumsden, I97I). Слой гликокаликса наиболее развит у A. sieboldi из полости тела олигохет. Базальная мембрана образует глубокие инвагинации в глубь наружного синцития, особенно многочисленны они у неполовозрелых червей. Базальная пластинка, подстилающая слой дистальной цитоплазмы - толщиной 0,I мкм, состоит из плотно переплетенных фибриллярных волокон, под которыми расположен еще один слой, представленный отдельными фибриллами.

Толщина тегументального клеточного слоя Kh. sinensis и C. laticeps варьирует в зависимости от участка тела и стадии зрелости гельминта, достигая до I20 мкм. Он состоит из клеток полигональной формы диаметром до 20 мкм, тела которых расположены на разных уровнях (Поддубная и др., I986). Тегументальные клетки имеют множество цитоплазматических отростков, с помощью которых они соединяются с наружной цитоплазмой тегумента, между собой и клетками паренхимы. Наиболее многочисленны связи клеток тегумента с наружной цитоплазмой у неполовозрелых червей. В составе тегумента исследованных цестод обнаружено несколько типов клеток. Большинство из них составляют дифференцированные тегументальные клетки, обладающие крупным ядром с одним,

реже – двумя ядрышками. Цитоплазматическая мембрана клеток дает глубокие инвагинации, направленные к ядру. Цитоплазма клеток содержит митохондрии, гранулярную эндоплазматическую сеть, аппараты Гольджи, везикулы, палочковидные тела, липидные гранулы, реже – аутофагосомы (табл.IУ,А,Г; табл.У). Одна из основных функций тегументальных клеток заключается в формировании структурных элементов, необходимых для построения наружного цитоплазматического слоя (табл. У, В, Г).

Образование тегументального слоя связано с миграцией из паренхимы в покровы недифференцированных (камбиальных) клеток и их последующей дифференцировкой(табл. ХУШ). Камбиальные клетки плотно прилегают друг к другу, небольшого размера, с крупным центрально расположенным ядром и цитоплазмой, богатой РНК. В процессе миграции камбиальных клеток в тегумент наблюдается их активное митотическое деление. После внедрения в тегумент эти клетки имеют вытянутую форму, увеличиваются в размере. При этом количество РНК в них заметно уменьшается, а в цитоплазме появляются мелкие гранулы гликогена. По мере дифференцировки тегументальные клетки утрачивают способность к митозу. Для дифференцированных тегументальных клеток характерно деление путем амитоза. Полной плазматомии при этом не происходит, клетки остаются связанными плазматическими перетяжками разной толщины. Нередко наблюдается образование многоядерных клеток. Подобная картина свойственна многим цестодам, в частности представителям отряда Pseudophyllidea. В сколексе и переднем отделе тела в состав покровов кариофиллид входят железистые клетки фронтальных желез с многочисленными отростками, заполненными гранулами секрета. Секрет поступает в слой наружной цитоплазмы и заполняет его. Наибольшее количество секреторных гранул содержится в центральной части сколекса. Характерной особенностью покровов половозрелых червей является наличие большого числа миобластов, трофические тела которых лежат среди тегументальных клеток (табл. УI). В цитоплазме миобластов выявлено высокое содержание РНК.

В результате гистохимического исследования кариофиллид выявлен гликоген, представленный преимущественно мелкими гранулами. В зоне микротрихий и клеток тегумента присутствуют протеогликаны (кислые мукополисахариды) в виде карбоксилсодержащих и сульфатированных групп. Синцитиальная часть тегумента содержит карбоксилсодержащие группы, в состав которых входит гилуроновая кислота. Количество протеогликанов в тегументе среднего отдела тела больше, чем в заднем. Наибольшее количество нейтральных гликопротеинов отмечено в наружной цитоплазме тегумента. Базальная пластинка и поверхностный синцитиальный слой обнаруживают высокое содержание суммарного белка (Пронина и др., 1985).

Установлены существенные структурные и функциональные изменения тегумента псевдофиллидных и протеоцефалидных цестод в процессе их

онтогенеза. На раннем этапе развития процеркоида на поверхности тела образуются многочисленные микроворсинки. Дальнейшее развитие покровов сопровождается сменой микроворсинок новыми уникальными образованиями – микротрихиями, присущими только цестодам (Куперман, 1978, 1982, 1987). У исследованных кариофиллидных цестод обнаружены те же закономерности преобразования покровов на ранних стадиях развития (Поддубная и др., 1984). На основе микроворсинок тегумента процеркоидов формируются микротрихии. Микроворсинки сохраняются лишь на поверхности церкомера, как и у псевдофиллидных и протеоцефалидных цестод.

Тегумент кариофиллид, так же как и других отрядов цестод, представляет собой полифункциональный орган, выполняющий барьерно-защитную, пищеварительно-абсорбционную, опорную, секреторную, экскреторную и осморегуляторную функции (Куперман, 1982, 1987). Покровы цестод более специализированы в совершенствовании трофической, осморегуляторной и других функций по сравнению с представителями других классов паразитических червей. На основе анализа материала по ультраструктуре и функции покровных тканей Plathelminthes можно заключить, что длительная адаптация к эндопаразитическому образу жизни сопровождается постепенным переходом трофической функции от кишечника к покровам. При этом кишечник может частично или полностью редуцироваться. Эта закономерность становится общей для всех групп плоских червей (Куперман, 1980, 1987).

Мышечная система. Как и у других ленточных червей, состоит из кожной и паренхимной мускулатуры (Janiszewska, 1954; Mackiewicz, 1972a). Кожная мускулатура включает три слоя: кольцевой и два продольных (табл. УI). Последний продольный слой мускулатуры наиболее развит у кариофиллид и представлен мышечными волокнами, расположенными между тегументальными клетками (Поддубная и др., 1986). Аналогичный слой мускулатуры описан у Lytocestus parvulus и назван "субдермальным" (Furtado, 1963). Кроме кариофиллид, сильное развитие продольного слоя мускулатуры выявлено также у некоторых псевдофиллидных цестод (семейство Ligulidae) (Дубинина, 1966). Сильное развитие кожной мускулатуры у кариофиллид связано, вероятно, со слабо выраженным у них прикрепительным аппаратом и необходимостью противостоять перистальтике кишечника карповых рыб, где они обитают.

Два первых слоя кожной мускулатуры – кольцевой и продольный – представлены синцитиальными мышечными пучками, соединенными с ядерной частью цитоплазматическими отростками (табл. УI, В). Второй продольный мышечный слой состоит из отдельных волокон, расположенных глубже первых двух слоев. Трофические тела клеток этого слоя лежат среди тегументальных клеток ближе к кортикальной паренхиме. Мышечные клетки имеют крупное ядро, цитоплазма их плотная за счет большого количества свободных рибосом, цитоплазматические отростки одного миобласта связаны с несколькими волокнами этого слоя.

К паренхимной мускулатуре относят продольные и дорсовентральные мышечные волокна (Hunter, I930; Furtado, I963; Mackiewicz, I972a). Мощный продольный слой мускулатуры лежит на границе кортикальной и медуллярной паренхимы. Миобласты продольной паринхимной мускулатуры имеют удлиненное ядро, перинуклярная саркоплазма содержит рибосомы, митохондрии, микрофиламенты, гранулы гликогена, цистерны агранулярной эндоплазматической сети. Непосредственно от перинуклярной области отходят мышечные волокна, окруженные узким слоем цитоплазмы.

Дорсовентральная мускулатура кариофиллидных цестод представлена как отдельными волокнами, так и пучком волокон (Kh. armeniaca (табл. УI). Мышечные волокна, разветвляясь между тегументальными клетками, подходят к базальной пластинке с дорсальной и вентральной сторон. Ядерные участки клеток тесно прилегают к сократительной части и находятся в медуллярной паренхиме червей. Окаймляющий ядро узкий участок цитоплазмы плотный, в нем содержится много свободных рибосом, митохондрий, фибриллярные структуры.

Паренхимной является и так называемая специальная мускулатура. Этот тип мускулатуры представлен отдельными волокнами или группой волокон, расположенных вокруг стенок протоков репродуктивной и экскреторной систем (табл. УП, А, В). Мышечные волокна окружают стенки вагины, сумки цирруса, дистальных отделов матки, семяпровода, желточных протоков. Имеются мышечные волокна вокруг стенок крупных выделительных каналов.

Железистый аппарат. Фронтальные железы, описанные впервые у Caryophyllaeus mutabilis = C. laticeps (Will, I893), впоследствии были обнаружены у нескольких видов кариофиллид в форме отдельных клеток и их скоплений, расположенных в паренхиме передних отделов червей (Mrázek, I90I; Pintner, I906; Hunter, I930; Wisniewski, 1930; Secutowicz, I934; Szidat, I937 a, b). Электронно-микроскопические исследования выявили синцитиальное строение желез, наличие двух типов секрета, способы формирования и выведения секреторного материала (Давыдов, Куперман, I979; Hayunga, I974; Kuperman, Davydov, I982 ; Richards, Arme, I982 a, b; Поддубная и др. I984, I986; Тимошечкина, I984).

Характерной особенностью структурной организации взрослых цестод отряда Caryophyllaeidea является наличие у них мощно развитых фронтальных желез. Исследованные кариофиллидные цестоды (C.laticeps, Kh. sinensis, Kh. armeniaca) обладают двумя типами фронтальных желез. Железы первого типа формируются при попадании паразитов в кишечник окончательных хозяев. У процеркоидов кариофиллид, в том числе и у A. sieboldi, они отсутствуют. Наиболее развитый железистый синцитиальный комплекс имеют половозрелые особи (табл. УШ, Б-Г). У C. laticeps и Kh. sinensis они заполняют перенхиму сколекса, медуллярную и частично кортикальную паренхиму средней части тела и продолжаются вплоть до цирруса (Давыдов, Куперман, I979; Kuperman, Davydov, I982). В сколексе Kh. armeniaca, по данным Л.Г.Поддубной, синцитиальная железистая масса разделяется на три параллельно идущие полосы, расположенные в медуллярной паренхиме и заканчивающиеся около сумки цирруса (табл. УШ, В).

Цитоплазма железистого синцития содержит гранулярную эндоплазматическую сеть, свободные рибосомы, митохондрии. В отдельных участках наблюдается скопление гликогена и единичные липидные включения. Секрет фронтальных желез этого типа - электронно-плотный, в виде крупных удлиненных гранул, формируется в многочисленных диктиосомах аппарата Гольджи (табл. Х, А). Средний размер гранул секрет составляет у C. laticeps и Kh. armeniaca 0,87 x 0,27 мкм, а у Kh. sinensis 0,5x 0,24 мкм. Наибольших размеров секреторные гранулы достигают в участках желез, расположенных в сколексе червей, где у C. laticeps они имеют длину более 3 мкм. Секрет желез транспортируется по цитоплазматическим отросткам непосредственно в наружную цитоплазму тегумента червей (табл. IX). Вместе с секретом сюда поступают палочковидные тела, являющиеся составной частью покровов кариофиллид. Наружная цитоплазма тегумента наиболее интенсивно заполнена секретом в центральной части сколекса, куда подходит большая часть железистых отростков. Тегумент боковых участков сколекса слабо заполнен секретом.

Выход секрета во внешнюю среду осуществляется двумя способами: мерокриновым, который, вероятно, служит основным путем выведения секреторного материала в нормальных условиях функционирования железистого аппарата, и апокриновым (табл. XI, А, Б). Последний связан с отделением от наружной цитоплазмы небольших выростов, содержащих несколько секреторных гранул и палочковидных тел. При стимулирующем воздействии сыворотки крови хозяина апокриновый способ секреции преобладает.

У червей разного возраста железы существенно различаются по степени развития. Железистый аппарат молодых червей в период их роста и морфогенеза состоит из немногочисленных, редко расположенных участков цитоплазмы с одним или двумя ядрами, соединенных между собой тонкими отростками (табл. УШ, А). Формирование желез начинается в сколексе, а затем они появляются в средней части тела. Железы неполовозрелых и половозрелых червей имеют синцитиальное строение.

Ультраструктурные особенности желез первого типа дают основание рассматривать их как модифицированные тегументальные железы (Давыдов, Поддубная, I988). На это указывает непосредственная связь желез посредством цитоплазматических отростков с наружной цитоплазмой тегумента, в толщу которой поступает секрет, а также формирование в железистом синцитии наряду с секреторными гранулами палочковидных тел - составной части тегумента кариофиллид. На возможность происхождения желез данного типа из покровных элементов указывалось ранее и другими авторами (Richards, Arme, I98I a,b).

Функция этих желез связывалась в основном с прикреплением паразитов к стенке кишечника хозяина (Mackiewicz, I972 a). Вместе с тем нами показано, что экспериментальное воздействие сыворотки крови карповых рыб на половозрелых червей C. laticeps приводит к активному секрето-

образованию, накоплению в тегументе и выходу секрета. Гистохимически в составе выявлены положительные вещества типа нейтральных гликопротеинов. Выведение секрета на сколексе, имеющего наиболее тесный контакт с тканями, и стимулирование секреции сывороткой крови хозяина дает основание предположить защитную функцию секрета, направленную на ингибирование иммунных реакций карповых рыб - хозяев кариофиллид (Давыдов, Поддубная, 1988). Защитная функция железистых образований покровов показана для псевдофиллидных цестод (Давыдов, 1981).

Железы второго типа имеются у всех исследованных видов кариофиллид (Давыдов, Поддубная, 1988). У взрослых особей они представлены единичными железистыми клетками, локализованными в паренхиме сколекса. Протоки железистых клеток открываются по всей поверхности сколекса. Наиболее многочисленны железы этого типа у процеркоидов и молодых кариофиллидных цестод. Процеркоиды A. sieboldi обладают хорошо развитыми железами второго типа на всех стадиях своего развития. Они заполняют паренхиму передней части тела, отдельные клетки встречаются на всем протяжении тела червей вплоть до церкомера.

Железистые клетки содержат округлые электронно-плотные гранулы секрета размером в среднем 0,45 x 0,28 мкм. У A. sieboldi гранулы секрета несколько мельче (0,35 x 0,26 мкм). Клетки этого вида могут быть связаны цитоплазматическими отростками, образуя синцитиальную сеть. Протоки железа второго типа (в отличие от таковых первого) укреплены микротрубочками и отделены от наружной цитоплазмы тегумента специализированными клеточными контактами типа септированных десмосом (табл. XI, В, Г; табл.XII). Апикальные части протоков ограничены мембраной, разрываемой при выходе секрета. Цитоплазма желез дает реакцию на присутствие белковых соединений (Давыдов, Поддубная, 1988).

Особенности ультраструктуры желез этого типа чрезвычайно сходны с таковыми желез проникновения псевдофиллидных цестод (Kuperman, Davydov, 1982a). Признавая за железами второго типа функцию желез проникновения, можно объяснить их преимущественное развитие у процеркоидов кариофиллид. В процессе своего развития процеркоиды мигрируют из задних отделов тела олигохет в передние (Кулаковская, 1962). Подобная миграция связана с преодолением тканевых барьеров в виде многочисленных диссепиментов, разделяющих целом олигохет. A. sieboldi, обладающий наиболее развитыми железами, на завершающем этапе своего жизненного цикла должен разрушить стенку тела олигохеты и выйти во внешнюю среду. Кишечные стадии развития кариофиллид не проникают глубоко в ткани, в связи с чем железы проникновения у них представлены лишь единичными клетками.

Паренхима. У кариофиллидных цестод, как и у всех плоских червей, пространство между внутренними органами заполнено паренхимой, которая разделяется слоем продольной мускулатуры на кортикальную (внешнюю) и медуллярную (внутреннюю). Основной структурной единицей паренхимы цестод являются гликогенсодержащие клетки, расположенные преимущественно в медуллярной паренхиме. Количество их незначительно и составляет от 2 до 8 % от общего числа клеток (Bonsdorff et al., 1971; Gustafsson, 1973). Однако объем, который они занимают в паренхиме, за счет большого числа длинных разветвленных отростков весьма велик. Паренхимные клетки кариофиллид крупные, полигональной формы, ядро с отчетливо выраженным ядрышком. Цитоплазма клетки четко подразделяется на эндо- и экзоплазму. Эндоплазма окаймляет ядро и содержит параллельно идущие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы и митохондрии. Гликоген в этой части клетки не выявлен. В экзоплазме сосредоточено большое число гранул гликогена в α-форме (табл. XУШ, В). Розетки гликогена заполняют и многочисленные отростки этих клеток. Аналогичную картину строения гликогенсодержащих клеток в паренхиме у псевдофиллидных цестод наблюдала ранее Ж.В.Башкатова (1988).

По мере утилизации гликогена в период полового созревания кариофиллид количество его в отростках клеток уменьшается и появляются липидные капли диаметром до 1 мкм. У червей со сформированными яйцами гликоген в отростках полностью отсутствует, они заполнены липидными гранулами. У неполовозрелых червей в отростках гликогенсодержащих клеток встречаются ламеллярные тела. Примечательно, что ядра паренхимных клеток сколекса половозрелых червей некоторых кариофиллид содержат участки с гранулами гликогена. Подобное явление описано в желточных клетках Glaridacris catostomi (Swiderski, Mackiewicz, 1976). Следует отметить, что участки или мешки с большим количеством гликогена выявлены не только в отростках паренхимных, но и в отростках мышечных клеток, связанных с выделительными каналами, секреторных и нервных.

Процесс накопления и расходования гликогена в паренхиме цестод осуществляется в два этапа (Пронина и др., 1985). Первоначально им заполняются паренхимные клетки, а затем гранулы гликогена начинают откладываться в межклеточных пространствах. Гранулы гликогена могут быть округлой, вытянутой, палочковидной или в виде конгломератов неправильной формы. Размеры их колеблются от 3 до 15 мкм. В первую очередь утилизации подвергается межклеточный гликоген, и только впоследствии происходит использование внутриклеточного.

В паренхиме, помимо гликогенсодержащих, выявлены следующие виды клеток: мерцательные; клетки, формирующие стенку выделительных каналов; три типа мышечных клеток (продольно и поперечно-мышечные, дорсовентральные); нервные, секреторные, известковые, недифференцированные и малодифференцированные. Все клетки, за исключением последних, описаны в соотвествующих разделах.

Впервые Пренаном (Prenant, 1922) в качестве важного клеточного элемента паренхимы плоских червей был выделен базофильный амебоцит.

Впоследствии это было подтверждено на цестодах многими исследователями (Логачев, 1978; Базитов, Поройкова, 1977). Ряд авторов называет эти клетки герментативными или зародышевыми, вследствие того что они дают начало основным типам клеток тела червей (Wikgren et al., 1971). В работе по развитию и гистогенезу A. sieboldi различают зародышевые и зародышево-соматические клетки. Последние дифференцируются в паренхимные, а также в мышечные и нервные. В сравнительно-гистологической литературе последнего времени эти клетки получили термин недифференцированные (камбиальные) (Заварзин, 1976). Недифференцированные и малодифференцированные клетки размером 5-7 мкм, округлой или веретоновидной формы. Большую часть клетки занимает центрально расположенное ядро со скоплением хроматина по его периферии. Узкий слой цитоплазмы окружает ядро (табл. XУП). Их отличительной особенностью является хорошо выраженная базофилия цитоплазмы, что связано с содержанием в них большого количества РНК. На активные синтетические процессы указывает и наличие хорошо развитого гранулярного эндоплазматического ретикулума, большое количество свободных рибосом и митохондрий (табл. XУП, А, Г). Клетки этого типа активно размножаются митотически и способны к миграции. С помощью тимидиновой авторадиографии показано, что гистогенез цестод идет за счет миграции недифференцированных клеток из паренхимы в направлении тегумента (Wikgren et al., 1971).

Наибольшее количество недифференцированных клеток находится в области шейки и передних отделов тела цестод, где происходит закладка и формирование половой системы. В участках тела со сформированными гонадами количество этих клеток значительно уменьшается. У разных видов цестод количество камбиальных клеток может значительно варьировать. Так, у плероцеркоидов D. dendriticum они составляют 32 % от общей клеточной массы (Bonsdorff et al., 1971), у T. nodulosus - 17 % (Gustafsson, 1973), в процессе дифференциации камбиальных клеток образуются различные типы клеток, в том числе и паренхимные, мышечные и клетки тегумента (табл. XУШ, А, Б - Г).

Паренхима цестод, как ткань внутренней среды, выполняет две основные функции: трофическую и опорную. Предполагается, что паренхима может осуществлять также транспортную и функции отсутствующих у цестод пищеварительной и кровеносной систем (Базитов, Поройкова, 1977). Трофическая функция связана с синтезом и накоплением в паренхиме большого количества гликогена и его дальнейшей утилизацией. Именно в паренхиме обнаруживается высокая активность фермента фосфорилазы, участвующего в расщеплении гликогена (Lumsden, 1966; Давыдов, 1981).

Паренхимные клетки соединяются друг с другом своими отростками (табл. XУП, Б, В), образуя своеобразный ячеистый "каркас", который выполняет опорно-механическую функцию. Такая структура паренхимы

характерна для кариофиллидных цестод. У псевдофиллидных цестод усиление опорной функции происходит путем образования волокнистых структур типа коллагеновых и эластиновых волокон. Наиболее значительное развитие волокнистых структур наблюдается у циклофиллидных цестод.

Нервная система. Первые сведения о нервной системе кариофиллид получены в конце прошлого века для вида Caryophyllaeus mutabilis (=C. laticeps), у которого обнаружено в сколексе два нервных кольца и десять продольных нервных стволов, соединенных двадцатью поперечными комиссурами (Will, 1938). У A. appendiculatus выявлено одно нервное кольцо на переднем конце тела и три пары продольных нервных стволов (Mrázek, 1898).

На основе гистохимического метода выявления ферментов холинэстераз, топографически связанных с нервной системой, изучена анатомия нервного аппарата разных групп цестод, включая и кариофиллид (Котикова, 1979). У кариофиллид выявлено наличие неоформленного мозга со слабо выраженными ганглиями, которые имеют вид рыхлой ганглиозной массы неопределенной формы. У взрослых кариофиллид нервная система представлена пятью парами продольных нервных стволов, связанных кольцевыми комиссурами. Наиболее развиты главные боковые стволы, менее развиты дорсальные и вентральные и самые слабые - две пары сопровождающих нервных стволов. Главные боковые стволы залегают в медуллярной паренхиме, остальные на границе кортикальной и медуллярной. Аналогичное строение нервной системы свойственно большинству псевдофиллидных цестод (Котикова, Куперман, 1977). У ленточных червей различают три нервных плексуса: тонкий поверхностный, грубый субэпителиальный и внутренний. Эти плексусы связывают нервные стволы, образуя единую нервную сеть. На стадии процеркоида у псевдофиллидных цестод возникает нервная система ортогонального типа с тремя парами продольных стволов и поперечными комиссурами, которую можно принять за исходное состояние нервного аппарата цестод (Котикова, Куперман, 1978). Важно подчеркнуть, что и у A. sieboldi ранее было установлено наличие трех пар продольных нервных стволов (Mrázek, 1898; Wisniewski, 1930). Этот факт свидетельствует в пользу представления об A. sieboldi как о процеркоиде, достигающем половой зрелости, а не как о взрослой особи.

Имеются немногочисленные работы, касающиеся ультратонкого строения нервной системы кариофиллид (Richards, Arme, 1982a, b; Поддубная, 1985). Л.Г.Поддубной изучена ультраструктура нервных клеток головного ганглия, синапсов и рецепторных образований у видов Kh. armeniaca, C. laticeps и A. sieboldi. В головном ганглии исследованных видов обнаружено два типа нервных клеток, расположенных среди железистых и паренхимных клеток сколекса. Нейроны неравномерно распределены в пределах "мозга" и встречаются одиночными и объединенными в

группы по 2-4 клетки (табл. XIII, А). Несекреторные нейроны размером 11-7,5 мкм имеют крупное ядро, в котором хроматин диспергирован или конденсирован в виде отдельных глыбок (табл. XIII, Б). Наблюдаются глубокие инвагинации плазматической мембраны клеток. В области таких инвагинаций присутствует большое число митохондрий, скопления рибосом. Нейроплазма этих клеток содержит также розетки гликогена, микротрубочки, лизосомы и редко цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума.

Нейросекреторные клетки (табл. XIII, В) имеют меньшие размеры (6,5 x 3,9 мкм), крупное ядро, содержат гранулы округлой формы (850 x 700°А). Основная масса гранул электронно-плотная с гомогенным содержимым, значительно реже встречаются электронно-светлые и единичные гранулы - с плотной сердцевиной и окаймляющим ее светлым узким участком. В нейроплазме имеются также розетки гликогена, большое скопление свободных рибосом, цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума и изредка - диктиосомы комплекса Гольджи.

Нервные клетки и их отростки связаны между собой синаптическими контактами (табл. XIII, Г). Часто одно пресинаптическое окончание вступает в контакт с несколькими постсинаптическими. Мембраны всех окончаний в области синапса утолщены. Синаптическая щель шириной 250°А заполнена электронно-плотным материалом. В нейроплазме аксона пресинаптического окончания содержатся электронно-светлые пузырьки (d = 300-350°А), секреторные гранулы (d = 670°А), 2-3 митохондрии. Встречаются также двусторонние синапсы, в которых синаптические пузырьки и секреторные гранулы имеются в пре- и постсинаптических окончаниях, и последние, в свою очередь, вступают в синаптические связи с другими нервными отростками.

Рецепторные образования у изученных видов цестод встречаются на всем протяжении тела. Наиболее многочисленны они в области сколекса, где встречаются одиночно и группами (по две-три). Базальный бульбус дендрита связан септовидными десмосомами с плазматической мембраной наружного синцитиального слоя (табл. XIV). В области десмосом базальный бульбус клетки содержит одно или два электронно-плотных кольца, расположенные параллельно друг другу на расстоянии 600°А. Терминальная ресничка имеет длину 1,6 мкм и диаметр 0,29 мкм. В зоне перехода базального тела в аксонему видна электронно-плотная поперечная пластинка диаметром 520°А. Базальное тельце реснички снабжено корешком грушевидной формы, состоящим из филаментов, и равномерно чередующимися поперечными темными и светлыми полосами (табл. XIV, Б, Г). Нейроплазма базального бульбуса содержит множество микротрубочек диаметром от 200 до 300°А, митохондрий, везикул с гомогенно-плотным и средней электронной плотности материалом, расположенных в районе кинетодесмы ресничек. В проксимальных отделах нейроплазмы сенсорного окончания локализованы крупные вакуоли с электронно-плотными включениями. За сенсорными структурами цестод признается функция механо- и хеморецепторов.

Выделительная система. Как и у других плоских червей, построена по единому протонефридиальному типу. Она представлена тремя основными отделами: протонефридиальными клетками с мерцательным ресничным пламенем, отходящими от них капиллярными канальцами и системой собирательных протоков, включающих главные секреторные каналы и концевой экскреторный пузырек. Анатомия выделительной системы наиболее полно описана у видов Archigetes appendiculatus (Mrázek, 1898) и A. sieboldi (Wisniewski, 1930). Обзор литературных данных по строению экскреторной системы кариофиллид дан Мацкевичем (Mackiewicz, 1972a). Мерцательные клетки выявлены на всем протяжении тела кариофиллидных цестод, но распределены нерегулярно. Отходящие от мерцательных клеток капилляры сливаются, образуя более крупные протоки. Восходящие (дорсальные) каналы начинаются в заднем отделе тела и тянутся вдоль него в кортикальной паренхиме, ближе к дорсальной стороне. В области шейки восходящие протоки переходят в медуллярную паренхиму, сливаются между собой, формируя пару широких трубок, которые проникают в сколекс, где соединяются с нисходящими (вентральными) каналами. Каналы соединяются поперечными комиссурами. По сведениям разных авторов, у кариофиллид имеется от 8 до 12 крупных продольных каналов. Высказано мнение, что число сосудов в сколексе пропорционально уровню метаболической активности червей (Hunter, 1930).

У представителей отряда Caryophyllaeidea, как и у Pseudophyllidea, наблюдается разветвленная медуллярная и кортикальная сосудистые выделительные сети, связанные между собой большим числом сравнительно широких канальцев и тонких капилляров. Отличительная особенность кариофиллидных цестод - расположение части протонефридиальных мерцательных клеток непосредственно под наружным цитоплазматическим слоем среди клеток тегумента. При этом 2-3 терминальные клетки лежат близко друг от друга, образуя пучок, от которого отходит тонкий капилляр, сливающийся с продольными сосудами.

Сведения по ультраструктуре выделительной системы кариофиллид приводятся впервые. Ультратонкое строение этой системы у кариофиллидных цестод в основных чертах сходно с таковой у псевдофиллидных, однако имеет некоторые особенности. Протонефридии их построены по типу цирротицитов. Мерцательная клетка с пучком ресничек располагается в концевом участке слепо заканчивающегося протонефридиального канальца. Терминальные клетки имеют крупное, центрально расположенное ядро, цитоплазма их содержит большое число митохондрий, особенно многочисленных у основания ресничек, много свободных рибосом, везикул, вакуолей. Мерцательное пламя протонефридиальной терминальной клетки образовано пучком плотно упакованных ресничек (киноцилий), направленных в просвет канальца (табл. XV). Число ресничек существенно различается у разных видов: у A. sieboldi их около 50 в одном комплексе, у Kh. si-

nensis – около 100. На поперечном срезе центральные ресничк содержат типичный для них комплект микротрубочек (9-2). Базальное тельце и корешок ресничек глубоко внедряются в цитоплазму терминальной клетки. Поперечнополосчатая исчерченность имеет место только на периферии корешка реснички (табл. XУ, Б).

Стенка терминального канальца, заключающего пучок ресничек, имеет участок в виде "верши", служащий фильтрующим и транспортным устройством. Она состоит из двух параллельно идущих продольных рядов палочек. Наружный ряд образован овальными палочками – цитоплазматическими отростками клетки, разделенными промежутками; внутренний ряд палочек лежит ниже, напротив этих промежутков. По всей вероятности, именно через промежутки между наружными и внутренними палочками полость мерцательной клетки сообщается с окружающей ее паренхимой. Такое устройство "верши" обеспечивает фильтрацию и транспорт питательных веществ и метаболитов из паренхимы в каналы выделительной системы, которые выполняют функцию распределения или циркуляции этих веществ по телу цестод.

Протонефридиальные мерцательные клетки кариофиллидных цестод располагаются в субтегументальном слое, в кортикальной и медуллярной паренхиме. Они могут быть единичными или объединены в группы по 2-3 клетки в каждой. У Kh. armeniaca от одной ресничной клетки отходят 2-4 пучка ресничного пламени (табл. XУ, В). На всем протяжении тела червей в субтегументальном слое и паренхиме встречаются канальцы выделительной системы. Клетки, формирующие их стенки, имеют многочисленные длинные цитоплазматические отростки. Нуклеарная часть этих клеток представлена крупным ядром с глыбками хроматина (табл. XУI, А). Перинуклеарная цитоплазма содержит множество свободных рибосом, цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, митохондрии (табл. XУI, Б). В экзоплазме этих клеток имеются запасы гликогена. Стенки каналов отграничены от окружающих тканей базальной мембраной и пластинкой. Базальная мембрана образует глубокие инвагинации, направленные к наружной стенке канала. Стенка канала укреплена волокнами продольной мускулатуры. Внутренняя поверхность каналов по всей окружности покрыта пластинчатыми выростами, прилегающими к стенке (табл. XУI, В, Г). У псевдофиллидных, трипанориных и протеоцефаллидных цестод на внутренней поверхности каналов обнаружены четко выраженные микроворсинки, которые значительно увеличивают их внутреннюю поверхность и участвуют в реабсорбции экскретов, воды и питательных веществ через стенку каналов (Куперман, 1982). В канальцах выделительной системы Kh. armeniaca встречаются липидные капли и кристаллы неизвестной природы.

По данным Б.И.Купермана (1982, 1987), преобладающей функцией выделительной системы большинства стробиллированных цестод является распределение и циркуляция веществ по всему телу червей, что связано с увеличением их линейных размеров. В функции осморегуляции и экскреции

у цестод наряду с выделительной системой активно участвуют покровы тела червей. У монозоичных цестод отряда Caryophyllaeidea, имеющих сравнительно небольшие размеры, выделительная система выполняет, по-видимому, в основном функции экскреции. В пользу этого свидетельствует усиление функции пламенных клеток у некоторых кариофиллид за счет увеличения количества пучков ресничек в одной терминальной клетке, отсутствие четко выраженных микроворсинок на внутренней стенке выделительных каналов, наличие в каналах продуктов экскреции.

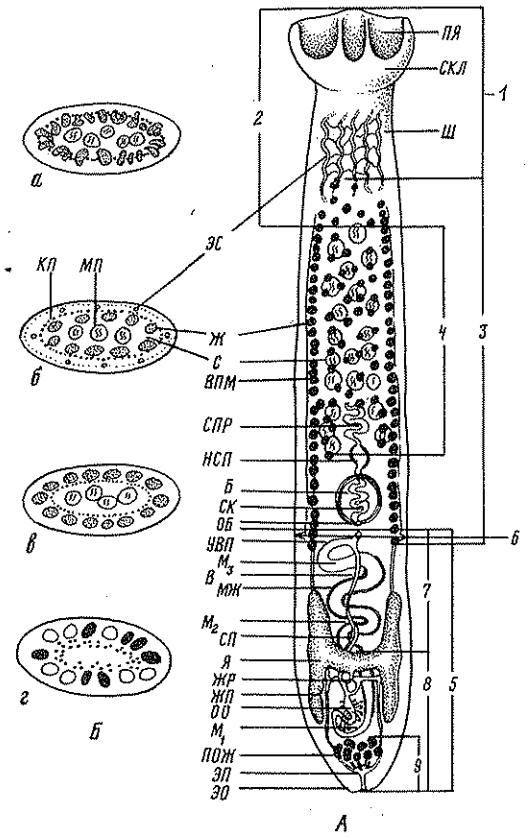
Половая система. Кариофиллиды – гермафродиты, имеют одинарный набор мужских и женских гениталий. Закладка половых органов у них происходит на стадии процеркоида в полости тела беспозвоночного хозяина (олигохет). Дальнейший тип формирования половых органов (протерогония или протерандрия) зависит от сроков пребывания процеркоидов в беспозвоночном хозяине (см. гл. "Биология"). У большинства кариофиллид половые органы располагаются в заднем конце тела, лишь желточники и семенники распределены по всей длине тела (рис. 2).

Половые отверстия (мужское и утеро-вагинальное) располагаются на вентральной поверхности в задней части тела у большинства кариофиллид, открываются либо в общий атриум, либо раздельно (рис. 3), у представителей Wenyonidae половые отверстия – в передней половине тела.

Мужская половая система. Представлена семенниками, семявыносящими протоками (vasa efferentia), которые, сливаясь, образуют семяпровод (vas deferens), семяизвергательным каналом (ductus ejaculatoris) и копулятивным органом (cirrus).

Семенники представляют собой фолликулы, заполненные герминативной тканью и окруженные тонкой мембранной оболочкой, отделяющей их от паренхимы. Форма семенников более или менее округлая, но может изменяться в зависимости от функционального состояния. Число семенников различно не только у представителей разных семейств, но и у видов одного рода и даже у разных особей одного вида. Наименьшее число семенников отмечено у Glaridacris oligorchis (I-8) и Atractolytocestis huronensis (6-22), наибольшее у Archigetes iowensis (328-490), Monobothrium ulmeri (355-643) и у Pseudolytocestus differtus (725-775). В пределах одного вида колебания числа семенников могут быть незначительными (25-35 – для Glaridacris confusus, Hunter, 1930) или, наоборот, значительным (171-463 – для G. catostomi, Mackiewicz, 1965). Имеются сведения об отсутствии семенников в зрелых экземплярах у G. oligorchis (Haderlie, 1953).

Располагаются семенники в медуллярной паренхиме одним или несколькими слоями по всей ширине тела, или они образуют отчетливые дорсовентральные и латеральные ряды (Glaridacris confusa, Isoglaridacris folius). У некоторых гвоздичников семенники располагаются более или менее четкими рядами только в передней части тела (виды рода Archigetes). Передняя граница расположения семенников проходит позади тако-



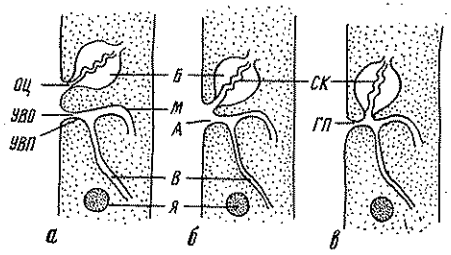
Р и с. 2. Схема морфологии и анатомии кариофиллид

А – общий план строения и промеры участков тела: I – расстояние от переднего конца тела до начала поля желточников; 2 – то же до начала поля семенников; 3 – участок тела, занимаемый желточниками; 4 – то же, занимаемый семенниками; 5 – расстояние от заднего конца тела до полового атриума; 6 – ширина тела в области полового атриума, 7 – расстояние от переднего края истмуса яичника до полового атриума; 8 – расстояние от переднего края истмуса яичника до конца тела; 9 – участок тела, занимаемый постовариальными желточниками; Б – расположение семенников и желточников относительно внутренней продольной мускулатуры на поперечных срезах; а – Capingentidae; б – Caryophyllaeidae; в – Lytocestidae; г – Balanotaenidae (по: Mackiewicz, 1972, 1982).

Б – бурса цирруса; В – вагина; ВПМ – внутренняя продольная мускулатура; ГП – гермафродитный проток; Ж – желточники; ЖП – желточный проток; ЖР – желточный резервуар; КП – кортикальная паренхима; M_1, M_2, M_3 – отделы матки; МЖ – маточные железы; МП – медуллярная паренхима; НСП – наружный семенной пузырек; ОБ – отверстие бурсы цирруса; ОО – оокапт; ПОЖ – постовариальные желточники; ПЯ – прикрепительные ямки; С – семенники; СК – семяизвергательный канал; СКЛ – сколекс; СП – семяприемник; СПР – семяпровод; УВО – утеро-вагинальное отверстие; УВП – утеро-вагинальный проток; Ш – шейка; ЭО – экскреторное отверстие; ЭП – экскреторный пузырь; ЭС – экскреторные сосуды; Я – яичник

Р и с. 3. Схема расположения различных типов половых отверстий (а–в), сагиттально (по: Mackiewicz, 1972)

А – половой атриум; Б – бурса цирруса; В – вагина; ГП – гермафродитный проток; М – матка; ОЦ – отверстие цирруса; СК – семяизвергательный канал; УВО – утеро-вагинальное отверстие; УВП – утеро-вагинальный проток; Я – яичник



вой желточников или на одном уровне с ними, или же семенники начинаются позади желточников. Это имеет место как у представителей разных родов, так и у видов одного рода (род Archigetes). Задняя граница расположения семенников обычно проходит на уровне бурсы цирруса, или же она может доходить до уровня ее середины, или они оканчиваются на уровне передних долей крыльев яичника. Размеры семенников обычно увеличиваются по направлению к заднему концу тела по мере их функционального развития, а также зависят от числа семенников.

Отходящие от каждого семенника семявыносящие протоки, сливаясь друг с другом, образуют большой извитой семяпровод, располагающийся всегда в срединном поле тела впереди бурсы цирруса в виде плотного клубка петель. Стенки семяпровода тонкие, лишены мускулатуры. Перед вхождением в бурсу цирруса семяпровод может образовывать наружный семенной пузырек с мускулистыми стенками и узким просветом, соединяющийся с бурсой коротким протоком (представители родов Archigetes, Biacetabulum, Monobothrium, которые зарегистрированы в Неарктике). Мацкевич (Mackiewicz, 1972) рассматривает это образование как ductus ejaculatoris, функционирующий как специализированный наружный семенной пузырек. Интрабурсальная часть семяпровода может образовывать внутренний семенной пузырек (Caryphyllaeus laticeps). У большинства кариофиллид (Wenyonia, палеарктические виды рода Monobothrium и др. семяпровод не образует семенных пузырьков (ни наружного, ни внутреннего) и, входя в бурсу цирруса, переходит в узкий извитой семяизвергательный канал. При эвагинации цирруса число петель его уменьшается.

Бурса цирруса чаще округлая или удлиненно-овальной формы. Размеры ее различные. У большинства кариофиллид бурса цирруса занимает приблизительно I/5–I/2 часть толщины медуллярной паренхимы, но иногда почти всю ее толщину (Isoglaridacris). Относительно маленькую бурсу имеют представители Breviscolex, Paracaryophyllaeus , Khawia rossittensis и др. Стенка бурсы цирруса развита в различной степени. Она слабомускулистая у Archigetes, Breviscolex, Khawia baltica, Kh. parva, Kh. rossittensis и др. и с более мощной мускулатурой у видов рода Caryophyllaeus, Kh. armeniaca и др. Циррус обычно мускулистый, с утолщенной проксимальной и более узкой дистальной частями. У некоторых

видов он может быть коротким и толстым (Caryophyllaeus laticeps) или длинным и сравнительно нешироким (C. brachycollis, C. fimbriceps). Точные его размеры определить трудно из-за различной степени его эвагинации и сокращения. Мужское половое отверстие у большинства гвоздичников располагается впереди утеро-вагинального в общем половом атриуме, но оно может открываться самостоятельно в мужской половой папилле, которая отделена от женской папиллы тегументальной складкой. Простатических желез или клеток у кариофиллид не обнаружено.

Сперматогенез у кариофиллид изучен слабо. Как показано на примере Hunterella nodulosa и Glaridacris laruei (Grey, Mackiewicz, 1974; Mackiewicz, Jones, 1969), сперматогенез у обоих видов протекает обычно и в результате двух мейотических делений образуется нормальная сперма. Более подробно сперматогенез изучен у H. nodulosa (Kazacos, Mackiewicz, 1972) и у партеногенетического вида Atractolytocestus huronensis (Jones, Mackiewicz, 1969). Созревание семенников происходит вне зависимости от их расположения относительно заднего или переднего конца тела. Внутри каждого семенника содержатся герминативные клетки, первичные, вторичные, третичные и червертичные сперматогонии, первичные и вторичные сперматоциты во всех стадиях мейоза, дифференцирующаяся сперматидная масса, сперматозоиды и остаточная цитоплазматическая масса. Первичные сперматогониальные клетки располагаются ближе к мембране семенников и подвергаются серии митотических делений во время периода пролиферации. Сохраняя морфологическое сходство по мере перехода из первичных в четвертичные сперматогонии, они постепенно уменьшаются в размерах, их ядро, наоборот, увеличивается в размере, а ядрышки постепенно исчезают. Первое митотическое деление клеток происходит в параллельной мембране семенников плоскости, а последующие – в перпендикулярной. После последнего митотического деления каждого из 8 четвертичных сперматогониев образуется розетка, состоящая из I6 первичных сперматоцитов. После некоторого периода роста, во время которого клетки расширяются и их ядра перемещаются к периферии, сперматоциты переходят к первому делению созревания (мейозу). После первого деления созревания образуется 32 вторичных сперматоцита. Они также собраны в гроздевидную розетку, ядра уменьшаются в размере, и цитоплазматические соединения в центре синцития менее отчетливые. После второго деления созревания (мейоз II) вторичных сперматоцитов вокруг центральной синцитиальной массы образуется 64 сферических сперматиды, которые после некоторых процессов дифференциации становятся цилиндрическими, ядра их удлиняются по оси удлинения синцития и постепенно превращаются в зрелые нитевидные сперматозоиды. Когда зрелые сперматозоиды покидают семенники, синцитиальная масса остается в семенниках как остаточная масса, судьба которой не ясна. Можно предполагать, что она впоследствии подвергается резорбции. Диплоидный набор хромосом у H. nodulosa 2n = I4, а у G. laruei 2n = I6. Различный в числе хромосом в клетках желточников или семенников не отмечалось авторами ни у одного

из двух изученных видов. Рядом особенностей обладает сперматогенез у партеногенетического вида кариофиллид – A. huronensis (Jones, Mackiewicz, I969). Как отмечают авторы, митотические деления клеток (соматических тканей и половых желез – гаметогенез в яичнике, желточниках, семенниках) происходят обычным путем без каких-либо отклонений. Что касается обоих делений созревания, или мейозов, то авторами установлены значительные отклонения процесса сперматогенеза. Сперматогонии обычно располагаются на периферическом участке семенника ближе к его мембранной оболочке. Все митотические деления сперматогониев до образования четвертичного сперматогония происходят без отклонений, число хромосом в метафазе равно 24 (3n = 24), располагаются они в отчетливо экваториальной плоскости. Однако, хотя сам процесс митоза протекает нормально, число первичных сперматоцитов непостоянно. При первом делении размножения (мейоз I) наблюдаются значительные отклонения, которые влекут за собой изменения во втором мейотическом делении (мейоз II), в результате чего происходит образование пикнотических, уродливых сперматозоидов. В семявыносящих протоках нормальная сперма практически отсутствует, и как следствие этого не наступает оплодотворения яиц. Изучение большого числа яиц ни в одном случае не выявило в них спермы. На этом основании авторы пришли к выводу, что развитие данного вида происходит прогенетически (Jones, Mackiewicz, I969).

Сведения о морфологии спермы кариофиллид отсутствуют.

<u>женская половая система</u>. Представлена яичником, желточниками, маткой, вагиной и системой соединяющих их протоков, которые служат для приема, сохранения и выведения продуктов половых желез.

Яичник кариофиллид, как и у большинства цестод, представляет собой германий, т.е. образует яйцеклетки, способные к развитию, но лишенные запасных питательных веществ.

Форма яичника разнообразная. У большинства представителей отряда яичник состоит из двух крыльев, соединенных поперечным перешейком (истмусом), его конфигурация напоминает букву "H". В зависимости от места нахождения исмуса, длины и ширины крыльев яичник может иметь форму банта (Biacetabulum, Khawia armeniaca), гантелей (Archigetes, Hunterella), бабочки (Breviscolex orientalis). Иногда задние доли крыльев яичника сильно загнуты вовнутрь, но не соприкасаются (Kh. parva, Kh. rossittensis) или же соприкасаются, и тогда яичник имеет U-образную (Spartoides) или V-образную (Bialovarium) форму, или вид перевернутой буквы A (Caryophyllaeides). Как правило, форма яичника у представителей одного рода одинаковая и он отличается по размерам крыльев и соотношением размеров их отдельных частей. Исключение составляет род Isoglaridacris, у части представителей которого яичник H-образный, у других – в виде перевернутой буквы A.

Располагается яичник в медуллярной паренхиме, занимая всю ее толщину вблизи заднего конца тела. Только у представителей родов Pliovitellaria и Wenyonia он лежит в середине длины тела.

По своей структуре яичник может быть сетчатым, фолликулярным или компактным. Между этими типами строения имеется множество переходов (рыхло-фолликулярный, более или менее плотно фолликулярный, отдельные фолликулы могут соединяться многочисленными короткими комиссурами и др.).

Желточники у кариофиллид представлены овальными, округлыми или лопастными фолликулами. Они обычно меньше семенников, но могут быть одинакового с ними размера (Balanotaenia bancrofti, Notolytocestus major). Размеры желточников у разных видов различные, и подобно семенникам они увеличиваются по направлению к заднему концу тела. Начинаются желточники на некотором расстоянии от переднего края сколекса впереди семенников, на одном уровне с ними или несколько позади них. Они тянутся по направлению к заднему концу тела сплошным слоем или боковыми полями до уровня передних долей крыльев яичника, или, не прерываясь в области расположения яичника, проходят двумя узкими лентами латерально от него и соединяются с постовариальной группой желточников. Последняя имеется не у всех видов (Balanotaenia, Notolytocestus), число фолликулов в ней неодинаково у разных представителей. У ряда видов она очень многочисленная (Caryophyllaeus), у других - представлена несколькими желточниками (Glaridacris, Isoglaridacris). Постовариальная группа желточников располагается обычно в медуллярной паренхиме, занимая всю ее толщину, и в кортикальном слое. Преовариальные желточники лежат или в кортикальной паренхиме, или в медуллярной между семенниками, или частично в кортикальной и частично в медуллярной паренхиме. Расположение желточников в том или ином слое паренхимы имеет таксономическое значение на уровне семейств. Ультратонкое строение желточников подробно изучено у вида Glaridacris catostomi (Swiderski, Mackiewicz, 1976) и у видов Kh. armeniaca и C. laticeps (по данным Л.Г.Поддубной). Каждая желточная фолликула состоит из клеток различной стадии зрелости, окруженных электронно-плотной базальной мембраной и пластинкой (табл. XIX, Б). В фолликуле выделено несколько типов клеток: незрелые желточные клетки, дифференцированные желточные клетки, промежуточные и одиночные крупные клетки в центре каждой фолликулы (Swiderski, Mackiewicz, 1976). Нами у изученных видов обнаружены только два первых типа клеток, составляющих желточную фолликулу (табл. XIX). Незрелые желточные клетки встречаются чаще по периферии фолликул группами по 3-5 клеток в каждой. Клетки имеют округлое крупное, занимающее большую часть объема цитоплазмы ядро с глыбчатым хроматином, расположенным по всему ядру (табл. XIX, В). Диаметр этих клеток в среднем у C. laticeps и Kh. armeniaca $6{,}9\pm0{,}45$ мкм и ширина $4{,}4\pm0{,}41$ мкм. Их цитоплазма содержит значительное число свободных рибосом, имеются мелкие митохондрии с плотным матриксом и немногочисленными кристами и отдельные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума.

Дифференцированные желточные клетки крупные, в среднем около 17 мкм в диаметре. Происходит значительное увеличение объема цитоплазмы. Ядро таких клеток амебоидной формы с глубокими и многочисленными инвагинациями, направленными к центру ядра (табл. XIX, Г). Ядро имеет отчетливо различимое ядрышко и глыбчатый хроматин. По мере созревания желточной клетки в ядре происходит накопление гликогена. Вначале он появляется в виде β-частиц диаметром 200-300 Å. В промежуточных стадиях гликогенеза имеется смещение β- и α-частиц, тогда как в зрелых клетках α-частицы являются преобладающими. Размеры и число ядерных гликогеновых островков и частота их встречаемости прогрессивно увеличиваются со зрелостью желточной клетки. В зрелых клетках скопления α-гликогена занимают почти весь объем ядра, оттесняя к периферии глыбки хроматина и ядрышко (табл. XX, А, Б). Желточные клетки характеризуются высокой секреторной активностью. Значительная часть объема клеточной цитоплазмы занята гранулярным эндоплазматическим ретикулумом в виде скопления параллельно идущих цистерн или спиральных структур, имеются диктиосомы комплекса Гольджи, митохондрии (табл. XX, В, Г). В цитоплазме по мере созревания клеток появляется большое число скоплений секреторных глобул (Swiderski, Mackiewicz, 1976).

Промежуточные клетки имеют синтициальную структуру и состоят из 2-3 ядер, окруженных общей цитоплазмой. Перикарионы клеток расположены по периферии фолликул, в то время как их длинные разветвленные цитоплазматические отростки проходят далеко к центру между развивающимися желточными клетками. Общая схема формирования желточников и химический состав зрелых желточных клеток (G.catostomi, Swiderski, Mackiewicz, 1971) сходны с таковыми у Fasciola hepatica (Bjorkman, Thorsell, 1963) и Bothriocephalus clavibothrium (Swiderski, Mokhtar, 1974). Электронно-плотные глобулы в желточных клетках являются фенольными белками, в то время как электронно-светлое вещество, отделяющее их, соответствует фенолазе (Swiderski, Mokhtar, 1974). Отмечено, что имеющийся в ядре желточных клеток гликоген - редкий случай в животном мире (Swiderski, Mackiewicz, 1976). Накопление гликогена в ядре, возможно, связано с особенностями жизненного цикла кариофиллид, яйца которых значительное время пребывают в грунте, пока они не будут проглочены олигохетами, поэтому недостаточно только цитоплазматического резерва, и желточные клетки используют с этой целью и ядро.

Процесс образования желточных клеток в фолликулах и их роль в формировании яйца впервые изучены у Archigetes sp. (Wisniewski, 1930). Этот автор отмечал скопление светопреломляющих глобул (как он предполагал, предшественников скорлупы) в цитоплазме желточных клеток и вакуолизацию их ядер. Вакуолизация ядер желточных клеток отмечена для 37 видов 18 родов кариофиллид (Mrázek, 1898; Müller, 1914; Löser, 1965; Mackiewicz, 1968 a; и др.). Гистохимические

процессы в желточных клетках изучены Мацкевичем (Mackiewicz, 1969) у Caryophyllaeus laticeps и Caryophyllaeides fennica, Прониным и др. (1985) - у C.laticeps . Установлено содержание в желточных клетках большого количества гликогена (как в ядре, так и в цитоплазме), белка и протеогликанов, что связано как с участием клеток в формировании яйца, так и с обеспечением трофической и, возможно, защитной функции зародыша на первоначальных этапах его развития. Синтез белка в цитоплазме происходит в виде образования скорлуповых глобул, и момент их образования приурочен ко времени вакуолизации ядра. Как показал Мацкевич, эти скорлуповые железы (или желточные глобулы) являются предшественниками скорлупы. Они состоят из фенольных соединений, которые в присутствии полифенолаксидазы окисляются до образования хинона, а последний постепенно превращается в склеротин яйцевой оболочки.

Выделенные в протоки и желточный резервуар желточные клетки имеют такую же морфологию и реакции гистохимической окраски, как и зрелые желточные клетки в самих желточных фолликулах. Мацкевич полагает, что функциональное значение вакуолизированных ядер заключается в увеличении полисахаридов в яйце без увеличения числа желточных клеток или размера яйца. Большое содержание гликогена, вероятно связано с длительным пребыванием яиц в воде до момента попадания их в хозяина и со способностью сохранять инвазионные свойства (от 32 до 230 дней) и, как полагает автор, возможно, с отсутствием у кариофиллид свободно плавающего корацидия.

По многочисленным собирательным канальцам желточная масса выводится из фолликулов. Эти канальцы, сливаясь, образуют два больших желточных протока, соединяющиеся поперечной комиссурой или поперечным непарным желточным протоком вблизи истмуса яичника. Поперечный проток выполняет функцию желточного резервуара, а отходящий от него непарный желточный проток открывается в яйцевод. Постовариальная группа желточников имеет сходную систему протоков.

В средней части истмуса яичника вблизи его заднего края располагается мускулистый оокапт (ovicapt, по: Löser, 1965), от которого берет начало яйцевод. Яйцевод проходит истмус яичника и направляется к заднему концу тела,переходя в оплодотворительный канал на небольшом расстоянии от заднего края истмуса. В него с одной стороны открывается спермопроток вагины или семяприемника, в случае если он имеется, а несколько ниже с другой стороны впадает непарный желточный проток. Яйцевод обозначается как яйцежелточный проток (ovovitelloduct, по: Löser, 1965) прежде, чем он переходит в расширенный специализированный участок - оотип (железа Мелиса), окруженный многочисленными серозными и мукозными железами. Согласно Лёзеру (Löser, 1965), серозные железы более малочисленные, чем мукозные, меньшего размера и располагаются в проксимальной части оотипа. Мукозные клетки большего размера, более многочисленные и располагаются на большем расстоянии от оотипа. Протоки тех и других желез открываются в оотип, выделяя секрет в его просвет. Как указывает Лёзер, у C. laticeps насчитывается 48 серозных и 850 мукозных желез, а у Kh. iowensis (= Archigetes iowensis. - Авторы) их 23 и 240 соответственно. Мукозные железы PAS - положительные (Löser, 1965; Mackiewicz, 1968 a). У Kh. iowensis к оокапту, дистальной части желточного протока и проксимальной части матки плотно прилегают х-клетки, отсутствующие в этих участках у C. laticeps , которые, как считает Лёзер, выполняют роль нервных клеток и координируют процессы выделения яйцеклетки, ее оплодотворения и образования скорлупы яйца.

От оотипа отходит короткий широкий проток, который соединяет его с собственно маточным протоком.

По строению в матке кариофиллид различают несколько отделов. Вилл (Will, 1893), изучавший C. mutabilis (= C. laticeps), впервые предложил различать в матке три части: начальный отрезок (Anfaugstein) - начинается вблизи оотипа, не имеет железистых клеток, располагается ближе к вентральной поверхности тела, делая несколько изгибов; собственно матка (Eigentliche uterus) - длинный проток с железистыми клетками, которые Вилл обозначает как Radialzellen- радиальные клетки; конечный участок (Endabschnitt) - короткий, не имеет железистых клеток и соединяется с вагиной. Кульмачицкий (Kulmatycki, 1924), изучая кариофиллид из Египта (Caryophyllaeus niloticus), также разделяет матку на несколько частей. Он аналогично Виллу выделяет в матке начальную часть, но собственно матку и концевой ее участок рассматривает как единое образование с широким и узким отделами, а в качестве третьей части матки выделяет утеро-вагинальный канал. Большинство авторов придерживается схемы деления матки, предложенной Виллом.

Маточные железы многие авторы обозначают как радиальные клетки, придерживаясь первоначального их названия, предложенного Виллом (Will, 1893). Но они имеются не у всех кариофиллид (некоторые виды Wenyonia). Кроме того, у особей некоторых видов в определенные периоды их развития маточные железы, очевидно, могут быть выражены в различной степени. Наличие этих желез у Archigetes sieboldi подтверждается одними авторами (Janiszewska, 1954; Calentine, Delong, 1966), но опровергается другими (Wisniewski, 1930). Обычно эти железы хорошо заметны как на срезах, так и на тотальных препаратах в средней части матки, но отсутствуют в ее проксимальном и дистальном участках. В ряде случаев различия в их распространении по отделам матки могут служить таксономическим критерием на уровне вида (Biacetabulum - B. infrequens и B. meridianum).Данных по гистологии и функциональному значению этих желез в литературе очень мало. Лёзер (Löser,1965) обнаружил, что клетки маточных желез у Khawia iowensis имеют вакуоли, лежащие вблизи

ядра, и каждая клетка открывается тонким протоком в просвет матки; сходство в их окраске азаном и анилиновым голубым позволило автору сделать заключение, что секрет маточных желез аналогичен секрету мукозных клеток тельца Мелиса и принимает участие в образовании тонких шипиков на яйцеклетке.

Исследованные кариофиллиды, за исключением A.sieboldi, обладают развитыми маточными железами, представляющими собой модифицированные клеточные элементы, слагающие стенку матки. Ультраструктурные особенности маточной стенки кариофиллид ранее не были описаны. По данным Давыдова, Поддубной (1988), она состоит из наружного безъядерного цитоплазматического слоя, на поверхности которого расположены длинные тонкие извитые микроворсинки, способствующие, по-видимому, продвижению яиц по трубчатой матке (табл. XXI). Наружный цитоплазматический слой подстилается базальной пластинкой фибриллярной структуры и слоем продольно-кольцевой мускулатуры. Ядерные участки клеток (цитоны) уплощенной формы, размером 3 х 10 мкм, соединены с наружной цитоплазмой отростками и содержат многочисленные свободные рибосомы и митохондрии. В целом структурная организация маточной стенки кариофиллид представляет собой синцитий, аналогичный таковому их покровных тканей. Однако матка формируется в онтогенезе не путем инвагинации покровов, а самостоятельно в результате дифференциации полового зачатка, образующегося уже у процеркоидов.

Средний отдел матки кариофиллид приобретает железистую функцию. При этом цитоны увеличиваются в размерах, достигая 30 мкм в длину. Их цитоплазма содержит хорошо развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум, причем у C. laticeps он имеет вид отдельных расширенных цистерн (табл. XXI, В), а у Kh.sinensis и Kh.armeniaca эргастоплазма в виде многочисленных спиральных структур, заполняющих большую часть цитоплазмы. Характерны глубокие инвагинации, направленные к ядрам цитонов. В цитоплазме обнаруживаются округлые электронно-плотные секреторные гранулы диаметром в среднем 0,28 мкм. Подстилающая наружную цитоплазму базальная мембрана образует многочисленные складки, что вероятно, связано с растягиванием маточной стенки при ее наполнении яйцами. Секреторные гранулы из цитонов транспортируются в наружный цитоплазматический слой, имеющий крупные выросты длиной до 6,4 мкм, где происходит накопление секрета. Секреция осуществляется как мерокриновым, так и апокриновым способом.

Цитоплазма утеральных желез обнаруживает отчетливую реакцию на присутствие высших жирных кислот и белков. Гликопротеины выявляются в очень незначительном количестве. Все это свидетельствует о липопротеиновой природе секрета.

Как уже указывалось, утеральные железы приурочены к средним отделам матки червей. Электронно-микроскопически показано, что в этой области скорлуповая оболочка яиц покрывается слоем, состоящим из продуктов секреции желез (табл. XXI, Г). Этот слой сохраняется и

после продвижения яиц в дистальные отделы матки, а также у выделенных из червей яиц.

Яйца кариофиллид выделяются по мере их формирования в полость кишечника рыб, а не выводятся вместе с члениками или участками стробилы, как это происходит у большинства цестод. В связи с этим функция утеральных желез, вероятно, сводится к защите яиц при прохождении их через химически активную среду кишечника.

Вагина - сравнительно узкий и в различной степени извитой проток, проходящий вентральнее матки. Она начинается от оплодотворительного отдела яйцевода и представляет собой в этой части слабо специализированный спермопроток; у некоторых видов в этом месте вагина может образовать семяприемник. Открывается вагина на одном уровне с маткой в короткий проток, выходящий наружу позади мужского полового отверстия (виды рода Caryophyllaeus). У некоторых кариофиллид в этот проток открывается также отверстие семяизвергательного канала (Biacetabulum, Caryophyllaeides, Isoglaridacris и др.). У ряда форм (Atractolytocestus)этот проток очень короткий и его отверстие располагается несколько ниже отверстия семяизвергательного канала в небольшом углублении на поверхности тела. Относительно терминологии протока существует несколько мнений. Нибелин (Nybelin, 1922) обозначает его как утеро-вагинальный канал, а Хантер (Hunter, 1930) - либо общим атриумом, либо генитальным атриумом. Мацкевич (Mackiewicz, 1972 а, рис. 67, а, в, с, с. 431) предложил следующее обозначение половых отверстий и протоков. В том случае, когда проток, в который впадают матка и вагина, открывается наружу самостоятельно, его следует называть утеро-вагинальным протоком (рис. 3), а наружное отверстие его - женской гонопорой, отверстие семяизвергательного канала - мужским гонопором (когда утеро-вагинальный проток и отверстие бурсы цирруса открываются на некотором расстоянии друг от друга). При этом оба отверстия могут располагаться в мелких поверхностных углублениях, что нередко зависит от степени сокращения тела. Гермафродитным предлагается обозначать проток, в который открываются все три отверстия (вагины, матки и семяизвергательного канала) и который затем открывается наружу самостоятельным отверстием. Атриумом Мацкевич предлагает обозначать небольшое углубление, в которое открывается семяизвергательный канал и утеро-вагинальный проток; при этом оба отверстия лежат очень близко к поверхности тела.

Яйца кариофиллид продолговато-овальной формы, с тонкой скорлупой, с крышечкой на одном полюсе и небольшим штифтиком на противоположном. Наличия крышечки не отмечали Зибольд (Siebold, 1837) у яиц Archigetes, Хантер (Hunter, 1930) - у яиц C.terebrans (= C.laticeps), Glaridacris laruei, Hypocaryophyllaeus paratarius, Гупта (Gupta, 1961) - у яиц Capingentoides batrachii, Pseudocaryophyllaeus indica, Pseudolytocestus clariae, Lucknowia fossilisi, Жуайе и Бэр (Joyeux, Baer, 1961) - у яиц представителей родов Archigetes и Caryophyllaeus. В отличие от

этих данных Люэ (Lühe, 1910) считает наличие крышечки у яиц характерным для представителей семейства Caryophyllaeidae в целом. Мразек (Mrázek, 1908) находил ее у яиц Archigetes brachyurus, Мотомура (Motomura, 1928) и Висневский (Wisniewski, 1930) - у яиц Archigetes, Нибелин (Nibelin, 1922), О.П.Кулаковская (1962) и другие авторы (Kulmatycki, 1924; Calentine, 1964, 1965; Mackiewicz, 1963b, 1965, 1968a, 1970, 1972a) - у целого ряда видов кариофиллид. Как справедливо указывает Мацкевич (Mackiewicz, 1972), и это подтверждается нашими наблюдениями на исследованных видах, крышечку очень трудно обнаружить при исследовании яиц в матке паразитов, что связано не только с ее малыми размерами, но и с образованием ее только у полностью сформированных и готовых к выделению из матки яиц. Размер крышечки у разных видов варьирует от 9-11 мкм (G.laruei, по:Mackewicz, 1972 a) до 14-16 мкм (E.ptychocheila - по: Mackewicz, 1970). Скорлупа яиц обычно гладкая, но ее поверхность может иметь многочисленные ямки (Biacetabulum macrocephalum - по: Calentine, 1965) или несет многочисленные шипики и ворсинки (Balanotaenia bancrofti- по: Johnston, 1924; Wenyonia acuminata - по: Woodland, 1923; Djombangia penetrans - по: Bovien, 1926 и др.). Как отмечают Калентайн, Ульмер (Calentine, Ulmer, 1961) для Khawia iowensis, длина этих шипиков достигает 3 мкм. Лёзер (Löser, 1965) считает, что эти образования формируются за счет секретов, выделяемых маточными железами, которые прикрепляются к поверхности яйца в период его прохождения по средней части маточного протока.

Размеры яиц сильно варьируют у видов разных родов и у видов в пределах одного рода. Самые маленькие яйца отмечены у Lucknowia fossilisi - 0,017 x 0,011 мм (Gupta, 1961), а самые большие - у Lytocestoides tanganyikae - 0,111 x 0,080 мм (Baylis, 1928). Мацкевич (Mackiewicz, 1965) отмечает, что размеры яиц Glaridacris catostomi из рыб различных районов Америки варьируют от 0,057 до 0,090 мм. Данных о зависимости размеров яиц кариофиллид от вида хозяев и географического распространения в литературе практически нет. При изучении оригинального материала кариофиллид мы обратили внимание, что размеры яиц значительно изменяются в зависимости от степени их зрелости у всех видов этих цестод. Измеренные в воде яйца из дистальных участков матки одного экземпляра сильно варьируют в размере. Это может объясняться тем, что свободно выделяющиеся в окружающую среду яйца находятся не всегда в одинаковой стадии зрелости и потому изучение зависимости их размеров от различных факторов связано с целым рядом трудностей, особенно при работе на спонтанном материале.

Свободно выделенные в воду яйца и готовые к дальнейшему развитию обычно содержат сформировавшуюся зародышевую клетку и желточные клетки. Как правило, желточных клеток шесть, но у некоторых кариофиллид их может быть три-пять (Biacetabulum macrocephalum - по: McCrae, 1962)

или восемь-одиннадцать (Hunterella nodulosa - по: Mackiewicz, McCrae, 1962).

Сведений об овогенезе кариофиллид в литературе нами не обнаружено, кроме данных Мотомуры (Motomura, 1929). Изучая раннее эмбриональное развитие Archigetes sp., он установил, что ооциты образуются по обычному типу деления созревания и оплодотворяются только одним сперматозоидом, спермальное ядро из которого остается почти неизменным до образования женского пронуклеуса. После первого деления зародышевой клетки (яйцеклетки) образуются два почти одинакового размера бластомера, а последующие деления происходят несинхронно и приводят к образованию неодинаковых по размеру бластомеров. После 6-клеточной стадии из-за неотчетливой границы между клетками бластомеры трудно отличаются морфологически. По размеру и степени окраски ядер Мотомура разделяет два типа клеток. Клетки одного типа содержат микронуклеусы, принимают участие в образовании не содержащей ресничек мантии (по терминологии Rybicka, 1966, - эмбриофор), т.е. являются микромерами. Клетки другого типа содержат макронуклеусы (макромеры) и образуют собственно тело онкосферы. В 7- и 8-клеточной стадии один очень маленький микромер, практически не отличающийся от полярных тел, выделяется из ядра микромера. Согласно Рыбицкой, этот маленький микромер является действительно микромером, образующимся при неравном делении макромера. Все другие микромеры Рыбицкая рассматривает как макромеры. Наличие двух типов клеток, образующих собственно тело личинок Archigetes sp., отмечал и Висневский (Wisniewski, 1930). Другие клетки, которые не принимают участия в образовании тела и происхождение которых неясно, связаны, как считает автор, с образованием безресничной оболочки онкосферы.

Тератология. У кариофиллид случаев аномального строения описано немного. Регистрировалось отсутствие постовариальных желточников у Caryophyllaeus laticeps (Janiszewska, 1954) и у Glaridacris laruei (Mackiewicz, 1965). Известен факт расположения семенников позади яичника у Atractolytocestus huronensis (Jones, Mackiewicz, 1969). В строении яичника Glaridacris laruei отмечено слияние задних долей крыльев (Mackiewicz, 1965), а у Isoglaridacris hexacotyle их укорочение (Mackiewicz, 1968 a). У Glaridacris catostomi наблюдали обособление желточников в области шейки (Mackiewicz, 1965), а также наличие желточных фолликулов в церкомере Archigetes brachyurus из полости тела олигохет (Mrázek, 1908).

Мацкевич (Mackiewicz, 1978) описал пять случаев аномалий у Glaridacris catostomi, Penarchigetes sp. и Promonobothrium minytremi. Они заключаются в раздвоении заднего конца тела и удвоении генитальных органов. Три экземпляра G. catostomi имели следующие отклонения от общего плана строения. Первый из них был с пальцеобразным отростком с левой стороны тела чуть выше уровня бурсы цирруса. Внутри отростка

располагался редуцированный экскреторный пузырь, открывающийся наружу экскреторной порой, и три экскреторных протока. Зачатков других органов не отмечено. У второго экземпляра раздвоение заднего конца тела начиналось ниже бурсы цирруса с правой стороны тела. Дополнительный отросток короче основного заднего участка тела цестоды и отходит от дорсолатеральной поверхности паразитов. Он содержал полный набор половых органов и экскреторный пузырь, открывающийся наружу порой. Положение матки относительно бурсы цирруса и строение яичника отличались от таковых у материнского организма. Кроме того, автор отмечал, что циррус повернут на дорсальную сторону тела. Степень развития половых органов материнского организма и отростка была неодинакова: материнский организм являлся зрелой особью с яйцами в матке, а половые органы отростка не достигли полного развития и никаких следов наличия яиц в матке не отмечено. У третьего экземпляра на расстоянии 2/3 длины тела от сколекса начиналась бифуркация заднего конца тела. Оба отростка имели одинаковую длину, одинаковую стадию зрелости и строение половых органов, так что определить, какой из отростков является продолжением материнского организма, было затруднительно.

У Penarchigetes sp. также отмечена бифуркация заднего участка тела. В одном случае разделение было, возможно, на равные отростки (экземпляр был неполовозрелый, и половые органы не полностью дифференцированы). У второго, зрелого экземпляра, бифуркация возникла на вентральной поверхности материнского организма. Обе ветви имели одинаково развитые половые органы, но в дополнительном отростке размер некоторых структур гениталиев был несколько меньше, а семенники отсутствовали.

Как аномалию Мацкевич описывает расширение задней части тела Promonobothrium minytremi, считая, что оно представляет собой тип удвоения только части репродуктивной системы, т.е. семенников и желточников.

Анализируя описанные выше аномалии, Мацкевич высказывает предположение о возможном наличии герминативных клеток в паренхиме цестод, за счет чего могли возникнуть зарегистрированные аномалии. Наличие герминальных клеток в желточных фолликулах было продемонстрировано ранее у Glaridacris catostomi (Swiderski, Mackiewicz, 1976). Как считает Мацкевич, случаи аномалий у G. catostomi и Penarchigetes sp. предусматривают дифференциацию клеток в кортикальной паренхиме и взаимосвязь между герминативными и тегументальными клетками; если дифференциация клеток происходит в медуллярной паренхиме, то она может привести только к удвоению семенников и желточников, как это имеет место у P. minytremi.

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

Изучение биологии кариофиллид условно можно разделить на два этапа. На первом этапе (конец XIX – начало XX в.) большинство работ были посвящены описанию онтогенеза личиночных форм кариофиллид в олигохетах. В 1855 г. Удекем (Udekem) описал сколексы Caryophyllaeus mutabilis (= C. laticeps) из Tubifex rivulorum (= T. tubifex) и Nais proboscidea. Ратцел (Ratzel, 1868) зарегистрировал молодые формы кариофиллидных цестод у олигохет Saenuris rivulorum. Затем Лейкарт (Leuckart, 1869, 1878), Мразек (Mrázek, 1897, 1901, 1908) и др. значительно пополнили данные о фауне личиночных форм кариофиллид водных олигохет.

В начале XX столетия было изучено эмбриональное развитие Archigetes appendiculatus (Motomura, 1920), A. sieboldi (Wisniewski, 1930), Glaridacris limnodrili (Yamaguti, 1934) из Limnodrilus sp. и др. Браун (Braun, 1894–1900) и Хантер (Hunter, 1927 а, в; 1930) не получили положительных результатов при экспериментальном заражении олигохет кариофиллидами. Поскольку в питании использованных в экспериментах рыб превалировали ракообразные, они высказали предположение, что промежуточными хозяевами кариофиллид, как и у псевдофиллид, служат низшие ракообразные, а не олигохеты. Это предположение, как считал Хантер, подтверждается и тем, что спонтанное заражение олигохет из различных мест процеркоидами кариофиллид составляет 1 %. В 1934 г. Секутович (Sekutowicz) предпринял попытку проследить эмбриональное развитие Caryophyllaeus laticeps от яйца до момента заражения рыб на спонтанном материале. В работе нет сведений о ранних стадиях онтогенеза процеркоидов в теле олигохет и возможных сроках их развития.

Большой вклад в изучение биологии кариофиллид внесли в 60–70-е годы нашего столетия советские и американские исследователи, значительно пополнив знания о развитии этих цестод. В СССР изучено развитие представителей родов Archigetes, Biacetabulum, Caryophyllaeus, Glaridacris, Khawia, Markewitschia, Caryophyllaeides (Дубинина, 1960; Демшин, 1975, 1977, 1978, 1981; Демшин, Дворядкин, 1981; Карманова, 1968; Кулаковская, 1962 а, б, 1963, 1964 а, б, 1969 а, б; Купчинская, 1967, 1969, 1972; Сапожников, 1972; и др.). Американскими исследователями получены сведения об онтогенезе родов Archigetes (Calentine, 1964; Kennedy, 1965), Biacetabulum (Calentine, 1965), Glaridacris (Calentine, 1967; Calentine, Williams, 1967), Hunterella (Calentine, 1967), Isoglaridacris (Fredrikson, Ulmer, 1967), Monobothrium (Calentine, 1967). Данные о развитии кариофиллид фауны Америки представлены также в работах многих авторов (Calentine, Fredrikson, 1965; Calentine, DeLong, 1966; Calentine et al., 1970; McCrae, 1961; Mackiewicz, McCrae, 1962; и др.).

В настоящее время в литературе имеются описания развития 26 видов кариофиллид.

Кариофиллиды, как и большинство цестод, являются яйцекладущими биогельминтами, их развитие связано исключительно с водной средой. Онтогенез цестод данной группы обладает рядом характерных особен-

ностей: утратой свободноживущей стадии – корацидия; пребыванием во внешней среде только на стадии яйца, в котором происходит развитие онкосферы; отсутствием одной из паразитических личиночных стадий – плероцеркоида; тенденций к сокращению в жизненном цикле числа хозяев; использованием в качестве промежуточных хозяев водных олигохет, а дефинитивных – позвоночных (пресноводных рыб, преимущественно карповых) и реже беспозвоночных (олигохет).

В цикле развития кариофиллид различают следующие стадии онтогенеза.

Онкосфера – первая личиночная стадия, представляет собой шестикрючный эмбрион, окруженный двумя эмбриональными оболочками. Развитие онкосферы в яйце у большинства кариофиллид происходит во внешней среде. В редких случаях, как экспериментально показано О.П.Кулаковской (1962 а) для Khawia sinensis, онкосфера в яйце может развиваться в промежуточном хозяине – олигохетах. У прогенетических форм кариофиллид (род Archigetes), весь жизненный цикл которых завершается в одном хозяине (олигохетах), онкосфера начинает развиваться в яйце, находящемся в матке паразитов, или в полости тела олигохет, когда яйцо выделено из матки паразита, в пространстве между кутикулой и целомом олигохет. При выделении таких яиц во внешнюю среду онкосфера в них полностью сформирована (Wisniewski, 1930; Calentine, 1984; и др.). Таким образом, для стадии инвазионного яйца (терминология Jarecka, 1970) характерна тенденция к сокращению сроков пребывания во внешней среде.

Продолжительность развития онкосфер в яйце до инвазионного состояния во внешней среде (по экспериментальным данным) различна у представителей разных родов и видов (табл. 3). Наименьшие сроки развития онкосферы отмечены для представителей родов Biacetabulum, Glaridacris и для вида Hunterella nodulosa. Наибольшая продолжительность развития онкосферы в яйце из всех изученных кариофиллид присуща Caryophyllaeus laticeps – 3–4 мес. У этого вида онкосфера в яйце формируется уже на 12-й день, но для достижения инвазионности ей необходим продолжительный период покоя – около 3 мес. (Кулаковская, 1962 а; Wisniewski, 1930; Sekutowicz, 1934; и др.).

Для большинства изученных видов кариофиллид для развития онкосферы в яйце при комнатной температуре в среднем требуется 25–40 дней. Однако следует отметить, что сроки развития онкосфер в яйце у способных к прогенетическому развитию в олигохетах видов кариофиллид значительно сокращаются.

Морфология онкосферы кариофиллид не имеет принципиальных отличий от таковой онкосфер других цестод, так же как у представителей разных таксонов отряда. Наиболее подробно формирование онкосферы в яйцах изучено Н.И.Демшиным (1978, 1984), Н.И.Демшиным, В.А.Дворядкиным (1980, 1981) для трех представителей рода Khawia, Caryophyllaeus fimbriceps и Markewitschia sagittata. Согласно этим авторам, онкосферы изученных кариофиллид имеют следующий план строения.

Таблица 3

Сроки и температура развития онкосфер кариофиллид в экспериментальных условиях (по разным авторам)

Вид	Сроки развития при различных температурах, дни	Размеры онкосферы, мм	Продолжительность жизни инвазионного яйца, дни	Автор
Archigetes siboldi	–	–	80–90 (20°)	–
A. iowensis	25	–	80 (комн.t°)	Calentine, 1964, 1984
A. limnodrili	20 (14°)	–	–	Kennedy, 1965
Biacetabulum appendiculatum	16 (18–24°)	–	–	Calentine, Delong, 1966
B. macrocephalum	14 (18–22°)	–	До 230 (редко – 300)	Calentine, 1965
B. infrequens	14–15 (18–22°)	0,035–0,036x 0,018–0,021	215 (5–10°)	Calentine, 1965
B. biloculoides	16 (18–22°)	–	–	Calentine, Fredricson, 1965
Caryophyllaeus laticeps	90–120	0,040–0,065	180 (в природе)	Sekutowicz, 1934; Кулаковская, 1962
C. fimbriceps	35–40 (18–26°)	0,047x0,025	90	Демшин, 1984; Кулаковская, 1962
Glaridacris catostomi	19 (18–24°)	0,024x0,043	70–90 (комн. t°) 217 (5–10°)	Calentine, 1967
G. confusa	15 (18–24°)	0,014–0,018x 0,025–0,032	–	Calentine, Williams, 1967
Hunterella nodulosa	14 (18–24°)	–	–	Calentine, 1967
Khawia sinensis	30–31 (20–24°) 38–40 (18–22°)	0,034x0,016	35	Кулаковская, 1962; Демшин, Дворядкин, 1980
Kh. japonensis	20–31 (18–22°)	0,045–0,050x 0,023–0,025	–	Демшин, 1978
Kh. parva	34–36 (18–26°)	0,033x0,016	–	Демшин, 1984
Markewitschia sagittata	32–35 (18–26°)	0,039–0,042x 0,017–0,020	–	Демшин, Дворядкин, 1981
Monobothrium hunteri	18 (18–24)	0,014–0,021x 0,042–0,045	–	Calentine, 1967
M. ingens	22–25 (18–24°)	–	–	Calentine, 1967
M. ulmeri	22 (18–24°)	0,018–0,025x 0,042–0,049	120 (5–10°)	Calentine, Macriewicz, 1966

В свежевыделенных яйцах с зародышевой клеткой (зиготой), окруженной шестью желточными клетками (рис. 29), вначале идет рост и увеличение эмбриона. Затем появляются зачатки лопастей медианной пары эмбриональных крючьев в виде пары светопреломляющихся палочек (0,002-0,003 мм длиной для M. sagittata). Они быстро увеличиваются в размере, в это же время по обеим сторонам от них появляются зачатки лопастей латеральных пар эмбриональных крючьев (для M. sagittata такого же размера, как и зачатки медианной пары крючьев), также быстро увеличивающихся в размере. Как отмечают Н.И.Демшин (1984), Н.И.Демшин и В.А.Дворядкин (1981) эмбриональные крючья возникают в онкобластах. Вначале появляется изогнутая лопасть крючка, а затем, начиная от воротничка, образуется "плюсна" (рис. 29). Через несколько дней после ее образования онкосфера в яйце полностью сформирована. По мере дальнейшего развития у медианной пары эмбриональных крючьев формируются железы проникновения в виде каплевидных клеток, расширенных вблизи концов "плюсны" и суженных возле воротничка. К моменту достижения онкосферой инвазионности железы видны наиболее отчетливо, заметен проток, проходящий с латеральной стороны от расширения (резервуара) к острию лопасти крючка. Длина эмбриональных крючьев различна у разных видов кариофиллид, но крючья медианной пары всегда длиннее (0,008-0,014 мм), чем крючья латеральных (0,005-0,011 мм) пар.

Жизнеспособность инвазионного яйца также неодинаковая у разных видов и, вероятно, в естественных условиях сильно зависит от температуры окружающей среды. Как установлено в экспериментах (табл. 2), при комнатной температуре их продолжительность жизни колеблется у разных видов от 70 до 90 дней (Кулаковская, 1962 а; Sekutowicz, 1934; Kennedy, 1965), а при температуре 5-10° может достигать 120 дней (для Monobothrium, по: Calentine, Mackiewicz, 1966) и даже больше (215 дней - у Glaridacris и 217-230 дней - у Biacetabulum, по: Calentine, 1965, 1967).

Процеркоид представлен гимносомическим (ацистным) церкоидом. Для прохождения этой стадии развития необходимо попадание инвазионного яйца в кишечник беспозвоночного промежуточного хозяина - водных олигохет. В передней трети кишечника олигохет крышечка яйца открывается и онкосфера выходит в просвет кишечника. Непрерывно изменяя форму тела и положение крючьев, она перемещается вместе с содержимым кишечника и затем прикрепляется к его стенке. Как отмечают Н.И.Демшин, В.А.Дворядкин (1980), Н.И.Демшин (1984), ..."синхронное движение эмбриональных крючьев однозначно рассчитано на прикрепление личинки к стенке кишечника и, вероятно, наследственно закодировано у всех видов кариофиллид". Как только крючья медианной пары вонзаются в стенку кишечника, сразу же закрепляются крючья латеральных пар. При этом крючья медианной пары продвигаются вперед. В то же время, по всей видимости, расположенные у медианной пары крючьев железы проникновения выделяют секрет и онкосфера проникает в полость тела олигохет. Проникновение онкосфер через стенку кишечника в полость тела чаще всего наблюдается на уровне задних сегментов тела олигохет (30-50-й сегменты), но и по мере роста и развития они продвигаются вперед, располагаясь в передних сегментах, чаще в 5-18. В других случаях проникновение онкосферы через кишечник наблюдается на уровне передней части тела (5-15-й сегменты у Khawia japonensis, по: Демшину, 1978) или середины тела (18-37-й сегменты). Дальнейшее развитие и локализация процеркоидов в полости тела олигохет происходит близи этих мест. Онкосферы представителей родов Archigetes, Biacetabulum проникают через стенку кишечника олигохет на уровне задних отделов тела, а у Hunterella - на уровне середины тела, но большинство из них затем мигрирует вперед и развивается в семенных пузырьках аннелид (Calentine, 1964, 1967, 1984). Процеркоиды Archigetes sieboldi, как отмечал Calentine (1984), располагаются в полости тела тубифицид Limnodrilus hoffmeisteri лишь в том случае, если семенные пузырьки уже заняты другими паразитами. Но при этом процеркоиды этого прогенетически развивающегося вида не достигают половозрелости.

Не прикрепившиеся к стенке кишечника онкосферы при дефекации выбрасываются во внешнюю среду.

Для проникновения онкосферы через кишечную стенку в полость тела аннелид требуется 3-5 мин. С момента заражения тубифицид инвазионными яйцами Khawia sinensis до момента проникновения онкосфер в полость тела проходит не более 30 мин (10-30 мин - Демшин, Дворядкин, 1980). По данным других исследователей, большинство онкосфер обнаруживаются в полости тела аннелид через день после поедания ими инвазионных яиц. Однако О.П.Кулаковская (1962) указывает, что "первые процеркоиды в полости тела олигохет появляются через 20 дней после заражения". Мало вероятно, чтобы для выхода инвазионной онкосферы из яйца и проникновения ее через кишечник в полость тела требовалось такое продолжительное время, тем более что, как наблюдали в своих экспериментах Н.И.Демшин и В.А.Дворядкин (1980), не прикрепившиеся онкосферы быстро выбрасываются из кишечника аннелид. Очевидно, столь длительный период от момента заражения до появления процеркоидов в полости тела тубифицид можно объяснить тем, что заражение проводилось яйцами, хотя и содержащими морфологически сформированную онкосферу, но еще не достигшими инвазионности. Наблюдая за развитием Kh. sinensis, О.П.Кулаковская (1962 а) указывает, что яйца их могут проходить часть своего развития в кишечнике олигохет (? Авторы). Как уже отмечалось, для достижения инвазионности морфологически сформированной онкосфере Caryophyllaeus laticeps требуется продолжительный период покоя - около 3 мес (Sekutowicz, 1934). Н.И.Демшин, В.А.Дворядкин (1980) показали, что успешное заражение тубифицид рода Limnodrilus яйцами Kh. sinensis проходит лишь в том случае, если яйца пролежали

под слоем воды толщиной 0,5-1,0 см в течение 30-65 дней, хотя морфологически сформированная в яйце онкосфера присутствует уже на 13-15-е сутки.

Проникшие в полость тела олигохет онкосферы претерпевают сложные морфофункциональные изменения, необходимые для развития следующей стадии - процеркоида. Этот процесс начинается с изменения полярности, в результате чего изменяется активность полюсов. Наиболее активный конец тела онкосферы, несущий эмбриональные крючья, прекращает функционировать, но активизируется противоположный, лишенный крючьев конец. С этого момента, по мнению Н.И.Демшина (1984), личинку следует считать процеркоидом.

Процеркоиды весьма подвижны, особенно лишенный крючьев конец тела. Они постоянно меняют форму тела, в результате чего меняются и их размеры. Рост процеркоидов начинается с момента миграции их. Они сравнительно быстро растут и через 12-15 дней достигают длины 0,2-0,4 мм. Передний конец их расширяется, на заднем более узком конце образуется небольшой вырост, несущий эмбриональные крючья, размеры которых остаются прежними. По мере дальнейшего развития размеры процеркоидов увеличиваются, на переднем конце их постепенно дифференцируется сколекс с характерным для того или иного вида строением, но меньшего размера; появляются зачатки половых органов. Из выроста на заднем конце формируется церкомер с эмбриональными крючьями. Наиболее детально строение процеркоидов дано в работе Н.И.Демшина (1984) для **Caryophyllaeus fimbriceps** и **Khawia parva**, которое взято за основу при описании данной стадии онтогенеза.

Основные морфологические особенности инвазного процеркоида - наличие у него развитого церкомера с шестью эмбриональными крючьями и вполне сформированного сколекса, характерного для взрослой формы. Форма и размеры церкомера различны у разных видов и в ряде случаев могут служить диагностическим критерием рода (см. систематическую часть). Сколекс процеркоидов имеет высокую степень дифференциации, и строение его, как уже отмечалось, соответствует взрослой особи соответствующего вида, но только меньших размеров. Паренхима тела процеркоида дифференцирована на кортикальный и медуллярный слои. Кортикальный слой паренхимы, как указывает Н.И.Демшин (1984), покрыт тонкой мембраной, которая при сокращении процеркоида отслаивается от поверхности кортикальной паренхимы. Этот процесс, как замечает автор, особенно отчетливо выражен на заднем конце процеркоида, где мембрана "полностью отделяется от кортекса, делает складку на уровне середины церкомера и направляется к кортикальной паренхиме в район экскреторного отверстия. Образуется воронковидное впячивание, внутри его находится церкомер, дистальный конец которого соединяется с мозговой паренхимой, а проксимальный конец выходит во внешнюю среду". Н.И.Демшин (1984) высказывает мнение, что церкомер выполняет трофическую

функцию, т.е. питательные вещества попадают через него из внешней среды в медуллярную паренхиму, а продукты распада выводятся из процеркоида через воронковидное выпячивание, в котором расположена экскреторная пора. У **Caryophyllaeus fimbriceps**, как указывает этот автор, на поверхности мембраны имеются щетинки, которые очень быстро исчезают. Заметим, что, говоря о мембране, покрывающей кортикальный слой паренхимы, Н.И.Демшин, видимо, имел в виду не сам кортекс как таковой, а наружный слой тегумента процеркоида. Как видно из приведенного им рисунка (рис. 9), эта мембрана в передней части тела процеркоида более плотно прилегает к тегументу, а в задней - заметно отстоит от него.

Экскреторная система. Изучена у процеркоидов небольшого числа видов. В одних случаях (**Biacetabulum**, **Glaridacris**) она представлена большим числом мелких разветвляющихся протоков и каналов, пронизывающих паренхиму, и несколькими парами основных (главных) продольных экскреторных сосудов. У **Glaridacris catostomi** продольные экскреторные сосуды, начинаясь от экскреторного пузыря, тянутся вперед по всей длине тела процеркоида (восходящие сосуды). В области шейки они соединяются, образуя два больших протока, которые тянутся в медуллярной паренхиме до вершины сколекса. Здесь оба протока входят в кортикальную паренхиму и образуют многочисленные разветвляющиеся по всей поверхности сколекса мелкие сосуды. В области шейки эти сосуды сливаются, образуя нисходящие продольные сосуды, которые идут по всей длине тела процеркоида, располагаясь близко с восходящими сосудами и составляя как бы пары сосудов. Нисходящие сосуды открываются в полость, окружающую проксимальный конец церкомера. Число восходящих и нисходящих сосудов (число пар сосудов) может быть различно у разных представителей: например, у **B. infrequens** и **B. macrocephalum** - 10 пар сосудов (т.е. 10 восходящих и 10 нисходящих продольных сосудов) (Calentine, 1965, 1967).

Экскреторная система процеркоидов **Caryophyllaeus fimbriceps** и **Khawia parva** сетчатого строения и представлена мелкими и крупными капиллярами, пронизывающими медуллярную и кортикальную паренхиму и открывающимися в экскреторный пузырь. Последний располагается в заднем конце тела процеркоида и открывается наружу терминальным отверстием, через которое дистальный конец церкомера соединяется с медуллярной паренхимой (Демшин, 1984).

У процеркоидов кариофиллид известковых телец, характерных для процеркоидов псевдофиллидных и многих других групп цестод, не обнаружено. У молодых личинок отмечено наличие желез, связанных со сколексом и самим телом процеркоидов. Они описаны для немногих видов и могут быть двух типов. Фронтальные железы (**Frontaldrüzen**), обнаруженные только в сколексе и обычно имеющие протоки, и железистые клетки (**Faserzellenstränge**), регистрирующиеся на более поздних стадиях

развития личинок, а также у взрослых форм и располагающиеся от области шейки до уровня зачатка бурсы цирруса. У Archigetes brachyurus фронтальные железы представлены двумя группами клеток, протоки которых открываются в центре вершины сколекса (Mrázek, I90I). Гистологическое строение таких клеток изучено Висневским (Wisniewski, I930) для Archigetes sieboldi и некоторых видов рода Caryophyllaeus. Как указывает автор, а затем это подтвердил и Секутович (Sekutowicz, I934), у молодых форм Caryophyllaeus железы наиболее хорошо развиты, а у старых особей они менее развиты или отсутствуют совсем. Фронтальные железы состоят из групп отдельных клеток, собранных в плотную массу, с железистой или вакуолизированной цитоплазмой (Calentine, I962; Kulmatycki, I924). У Caryophyllaeus laticeps и Caryophyllaeides fennica они дают PA S-положительную реакцию, подобно железе Мелиса. Их функция, как полагает Висневский, аналогична железам проникновения процеркоидов псевдофиллид, т.е. они вырабатывают лизирующие энзимы, способствующие проникновению процеркоида через стенку кишечника в полость тела промежуточных хозяев. Но так как процеркоиды кариофиллид, попав в кишечник окончательного хозяина – рыбы, не совершают никаких миграций, многие исследователи логично предполагают (Hunter, I930, Szidat, I937 a, в; и др.), что фронтальные железы играют некоторую роль в прикреплении этих цестод к стенке кишечника хозяина. Этого же мнения придерживается Мацкевич (Mackiewicz, I972 a), который обнаружил, что эти железы менее многочисленные у видов с хорошо развитыми органами прикрепления (например, у Biacetabulum), чем у видов, не имеющих их (Hunterella, Monobothrium). Железистые клетки впервые описаны для C. laticeps и изучены более детально (Will, I893; Wisniewski, I930; Sekutowicz, I934; Hunter, I930; Fotedar, I958; и др.), так как они хорошо развиты и зарегистрированы у многих видов кариофиллид. Эти клетки хорошо заметны в сколексе и теле процеркоидов и взрослых цестод, распространяясь по телу до уровня бурсы цирруса. Они обычно отсутствуют в том случае, когда хорошо развиты железы первого типа. В отличие от последних железистые клетки имеют веретеновидную форму, фиброзный характер с железистой вакуолизированной цитоплазмой и содержат небольшое число гликогеновых гранул (Ortner-Schönback, I9I3). Происхождение и функция этих образований трактуются по-разному. Мразек (Mrázek, I90I) рассматривает их как остатки пищеварительной системы, а Ямагути (Yamaguti, I934) считает их комплексом продольных мышечных фибрилл, сильно сгущающихся в медуллярной паренхиме. Более вероятно, что они являются гомологами фронтальных желез или их модификациями. Отсутствие детальных данных о гистологических отличиях обеих структур не позволяет признать, что железистые клетки имеют одинаковую с фронтальными железами функцию или частично выполняют ее. Различия в положении обеих структур и их встречаемости у особей на различных стадиях развития дают основания полагать, что и функция каждой из этих структур должна быть неодинаковой.

Продолжительность развития процеркоидов до инвазионного состояния у разных видов кариофиллид не совпадает (табл. 4) и, как показывают экспериментальные исследования, зависит от многих факторов, в первую очередь от температуры и вида промежуточных хозяев – олигохет. При комнатной температуре (I8–22°) у процеркоидов большинства изученных видов для достижения инвазионности необходимо от 40–45 до 70 дней. Наибольшие сроки развития процеркоидов у видов рода Caryophyllaeus от 65–70 дней до 3–4 мес. (Демшин, I984; Кулаковская, I962а).

Для достижения инвазионности в природных условиях процеркоиду C. laticeps требуется 6 мес (Sekutowicz, I934; Kennedy, I969б). Наименьшая продолжительность развития процеркоидов отмечена у Glaridacris confusa – I5–25 дней при температуре I8–24° (Calentine, Williams, I967).

Таблица 4

Сроки развития и продолжительности жизни процеркоидов кариофиллид в олигохетах в экспериментальных условиях (по разным авторам)

Вид цестод	Вид олигохет	Срок развития до инвазионной фазы, дни	Продолжительность жизни, дни	Авторы
Archigetes sieboldi	Limnodrilus hoffmeisteri	8I–III (до начала яйцепродук.)	I68	Calentine, 1984
A. iowensis	То же	I07 (до созревания яиц)	200 – 788	Calentine, 1964, 1984; Wiliams,
A. limnodrili	L. udekemianus, Limnodrilus sp.	I40 (I4°)	–	Kennedy, I967 1965
Biacetabulum appendiculatum	L. aurostriatus, L. udekemianus	80–I20	I44	Calentine, DeLong, 1966
B. macrocephalum	L. hoffmeisteri, Tubifex tubifex, T. templetoni	62	–	Calentine, 1965
B. infrequens	T. tubifex, T. templetoni	5I	–	То же
B. biloculoides	L. hoffmeisteri	42	94–I50	Calentine, Fredicson, 1965; Calentine et al., 1970
Caryophyllaeus laticeps	T. tubifex, L. claparedeanus	90–I80	730	Кулаковская, I962; Sekutowicz, I934; и др.
C. fimbriceps	T. tubifex, L. hoffmeisteri	65–70 I20 (I8–26°)	–	Демшин, I984; Кулаковская, I962; Кулаковская, I965 и др.

Таблица 4 (окончание)

Вид цестод	Вид олигохет	Срок развития до инвазионной фазы, дни	Продолжительность жизни, дни	Авторы
C. brachycollis	T. tubifex, L. hoffmeisteri	90	–	Янишевская, 1951; Кулаковская, 1962
Glaridacris catostomi	L. hoffmeisteri, T. templetoni, L. udekemianus, T. tubifex	46 63–70 43 58	144	Calentine, 1967; McCrae, 1961
G. confusa	T. templetoni Dero digitata, Uncinais uncinata	15–25 (18–24°)	50	Calentine, Williams, 1967
Hunterella nodulosa	L. udekemianus, L. hoffmeisteri	46	247–466	McCrae, 1961; Calentine, 1967
Khawia sinensis	Limnodrilus sp.	54 (20–24°)		Демшин, Дворядкин, 1980
	L. hoffmeisteri, L. udekemianus, T. tubifex	57–60		Кулаковская, 1962
Kh. japonensis	L. udekemianus	55–60 (18–26°C)	–	Демшин, 1978
Kh. parva	Limnodrilus sp. L. udekemianus	57–60 (18–26°)	–	Демшин, 1984
Markewitschia sagittata	L. udekemianus, L. hoffmeisteri	38–40 (18–26°)	60	Демшин, Дворядкин, 1981
Monobothrium hunteri	L. hoffmeisteri	50	75	Calentine, 1967
M. ingens	L. hoffmeisteri	45	65	То же
M. ulmeri	L. hoffmeisteri	60–70	133	Calentine, Mackiewicz, 1966

Бушвалл, Ульмер (Buchwall, Ulmer, 1964), изучая развитие Biacetabulum macrocephalum в Tubifex tempetoni при различных температурных условиях, установили, что при 6° процеркоиды оставались небольших размеров и не достигали полного развития в течение 110 дней. При 20° развитие процеркоидов шло быстро и через 24 дня у них был отчетливо обособлен церкомер, оформирован сколекс и зачатки половых органов. Однако температура 33° резко тормозит развитие процеркоидов. При этой температуре спустя 35 дней процеркоиды оставались небольшого размера и у них не отмечалось ни обособления церкомера, ни формирования сколекса или зачатков половых органов. Большинство их к этому сроку погибало.

Сроки развития процеркоидов во многом зависят и от специфичности промежуточных хозяев (Calentine et al., 1970). На основании данных, полученных при заражении 11 видов олигохет семейств Tubificidae и Naididae инвазионными яйцами 7 видов кариофиллид, авторы пришли к выводу, что различия в специфичности к промежуточным хозяевам объясняются не экологической связью цестод и олигохет, а зависят от других факторов. Одним из них является способность онкосферы выходить из яйца в кишечнике олигохет. Как показывают эксперименты, из 28 случаев, когда процеркоиды не развивались в олигохетах, в 21 случае выхода онкосфер из проглоченных яиц не отмечалось. Другим фактором, влияющим на специфичность промежуточных хозяев, является внутрицеломическая реакция (клеточная и химическая) олигохет на присутствие в их полости тела личинок кариофиллид. Аннелиды Brachiura sowerbyi не являются промежуточными хозяевами ни для одного из семи использованных в эксперименте видов кариофиллид, хотя онкосферы четырех из них – Biacetabulum infrequens, Glaridacris catostomi, G. confusa, Monobothrium ingens – совершали миграцию в полость тела этой олигохеты, но процеркоиды, не достигнув полного развития, погибали. Гибель процеркоидов обусловливают фагоцитарные клетки хозяина (возможно, целомоцисты). Молодые личинки полностью окружаются этими клетками. В то же время Tubifex tubifex, выполняющий роль основного промежуточного хозяина многих видов кариофиллид, также проявляет сильную клеточную реакцию на присутствие процеркоидов некоторых видов кариофиллид. Хотя эта реакция не вызывает гибели процеркоидов, но сроки развития их до инвазионной стадии значительно увеличиваются. Например, для развития процеркоида B. infrequens в этих олигохетах требуется 127 дней, а для M. ingens – 154 дня, в то время как в Tubifex tempetoni процеркоиды этих видов развиваются за 51 и 49 дней соответственно, хотя данный вид тубифицид имеет меньшие по сравнению с T. tubifex размеры тела. В ряде случаев фагоцитарная защитная реакция хозяина, хотя и оказывает влияние на проникших в них личинок, не вызывает их гибели и они, освободившись от этого воздействия, развиваются до инвазионной стадии в нормальные сроки. Подобное имеет место во взаимоотношениях между T. tempetoni и Limnodrilus hoffmeisteri и процеркоидами M. ingens. Третьим фактором, существенно влияющим на приживаемость, служат размеры олигохет. Представители семейства Naididae, обладающие небольшими размерами тела, для целого ряда видов кариофиллид не могут служить промежуточными хозяевами, хотя онкосферы цестод мигрируют через стенку их кишечника в полость тела. Однако дальнейший рост процеркоидов вызывает гибель олигохет из-за сильного растяжения полости тела, утончения и разрыва стенок тела. Подобное отмечено для олигохет родов Stylaria, Nais и процеркоидов Glaridacris confusa, для предста-

вителей рода Uncinais и процеркоидов G. catostomi. Гибель процеркоидов за счет смерти олигохет встречается в 3 раза чаще, чем гибель самих процеркоидов в олигохетах.

Продолжительность жизни процеркоидов, как и сроки их развития до инвазионности, различна для разных видов кариофиллид и, вероятно, зависит от всех трех выше перечисленных факторов специфичности, а также от видов хозяев и температурных параметров. Продолжительность жизни процеркоидов в олигохетах в эксперименте изучена для видов родов Archigetes, Biacetabulum, Hunterella, Glaridacris, Monobothrium и др. (см. табл. 4). Как видно из таблицы, продолжительность жизни процеркоидов колеблется от 50 до 788 дней. О.П.Кулаковская (1964а), О.П.Кулаковская, О.С.Купчинская, Н.С.Ялынская (1965) и Т.И.Сапожников (1972) отмечали, что процеркоиды Khawia sinensis, Caryophyllaeus fimbriceps и некоторых других видов способны перезимовывать в полости тела промежуточных хозяев - олигохет. При этом у Kh. sinensis уже на стадии яйца отмечается значительная жизнестойкость - они остаются жизнеспособными после зимнего периода.

В процессе развития в промежуточном хозяине процеркоиды проходят различные фазы органогенеза. Секутович (Sekutowicz, 1934), изучая онтогенез C. laticeps на спонтанном материале, выделял две фазы в развитии процеркоидов этого вида. На первой фазе происходит развитие личинки от онкосферы до инвазионного процеркоида, имеющего сколекс, церкомер и зачатки половых органов. Длина такого процеркоида 1,5-2,0 мм. Вторая фаза имеет место лишь в том случае, если инвазионный процеркоид не попадает в дефинитивного хозяина (рыбу) и остается в промежуточном хозяине. В этом случае, оставаясь инвазионным, процеркоид продолжает расти и может достигать 20 мм в длину (вместе с церкомером). Зачатки половых органов продолжают развиваться, но полностью формируется только женская половая система. Первая фаза развития длится около 6 мес, вторая - до 2 лет. Такое двухфазное развитие процеркоидов отмечено у Caryophyllaeus laticeps, C. brachycollis, C. fimbriceps (Кулаковская, 1962 а). О.П.Кулаковская отмечает, что продолжительность первой фазы ("стадии", как она обозначает) развития процеркоидов длится около 4 мес. Длина инвазионных процеркоидов 1,0-1,8 мм, сколекс полностью сформирован, имеются зачатки половых органов. На второй фазе развития, если процеркоиды не попали в кишечник рыбы, продолжается их дальнейший рост и органогенез. При этом развитие половой системы идет по типу протерогонии, т.е. вначале формируется женская половая система. При попадании таких процеркоидов в дефинитивного хозяина - рыбу - дальнейшее развитие их до половозрелости продолжается также по типу протерогонии. При попадании же в дефинитивного хозяина инвазионных процеркоидов на первой фазе развития дальнейшее формирование половой системы идет по протерандрическому типу,

т.е. вначале формируется мужская половая система. Таким образом, у процеркоидов рода Caryophyllaeus на второй фазе их развития в олигохетах идет дальнейшее развитие половой системы, но половой зрелости они не достигают. Это связано с тем, что, оставаясь в полости тела олигохет, процеркоиды продолжают расти, значительно увеличиваясь в размерах, растягивают стенку тела олигохет и разрывают ее. Процеркоиды родов Biacetabulum, Glaridacris в полости тела промежуточных хозяев - олигохет - способны не только достигать второй фазы развития, но и становятся здесь зрелыми, т.е. являются прогенетическими процеркоидами. В то же время инвазионные процеркоиды представителей этих родов, попав в дефинитивного хозяина (рыбу) на первой фазе, развиваются в его кишечнике до половозрелой стадии.

Кеннеди (Kennedy, 1965) на основе изучения биологии Archigetes limnodrili и анализа данных литературы пришел к мнению, что процеркоиды представителей этого рода в процессе развития в организме аннелид проходят пять этапов органогенеза ("стадии" по Кеннеди). К первой из них он относит личинок, у которых отсутствует церкомер; ко второй - процеркоидов с полностью развитым церкомером и зачатками половых органов; к третьей - личинок с полностью сформированным сколексом (ботриями) и полным развитием половых органов; к четвертой - процеркоидов, содержащих в матке яйца, часть из которых уже выделяется в полость тела олигохет; к пятой - процеркоидов (зрелые особи), активно продуцирующих яйца в полость тела хозяев.

Большинство исследователей отмечают, что степень прогении процеркоидов зависит от соотношения размеров кариофиллид и олигохет. Полное прогенетическое развитие процеркоидов, как правило, регистрируется у цестод с небольшими размерами тела (Archigetes, Biacetabulum, Glaridacris) в олигохетах, имеющих сравнительно большие размеры тела. При этом немаловажное значение имеет интенсивность инвазии олигохет процеркоидами.

О.П.Кулаковская (1962 а), анализируя особенности развития кариофиллид, по срокам пребывания и фазам развития в олигохетах разделяет их на три группы. К первой группе она относит представителей семейства Lytocestidae (роды Khawia, Caryophyllaeides), процеркоиды которых развиваются в олигохетах 2-3 мес и размеры инвазионных личинок не превышает 2 мм. Развитие их в олигохетах ограничивается только первой фазой. Вторая группа включает представителей семейства Caryophyllaeidae (род Caryophyllaeus), для которых характерно развитие в полости тела олигохет до второй фазы. Достигнув инвазионности, процеркоиды могут сохраняться в олигохетах долгое время (до 2 лет). При этом они не только увеличиваются в размерах, достигая 1,8-2,0 см, но у них продолжается органогенез, а развитие половых органов происходит по типу протерогонии. Сроки развития таких процеркоидов до половозрелос-

ти в дефинитивных хозяевах (рыбе) при этом значительно сокращаются по сравнению с инвазионными личинками первой фазы развития. В третью группу включены виды, процеркоиды которых не только достигают второй фазы развития в полости тела аннелид, но могут достигать зрелости и продуцировать яйца как в самих аннелидах, так и в рыбах (виды родов Archigetes, Biacetabulum, Glaridacris).

Соглашаясь с точкой зрения О.П.Кулаковской о разделении кариофиллид по срокам пребывания и развития в олигохетах и учитывая влияние степени прогенеза процеркоидов на сроки развития в дефинитивных хозяевах, Мацкевич (Mackiewicz, 1972 а) предложил различать три типа в циклах развития этих цестод.

I тип развития - прогенетический. Для кариофиллид, развитие которых идет по этому типу, характерно развитие процеркоидов в олигохетах до половой зрелости, т.е. без участия в жизненном цикле позвоночного хозяина - рыбы. К этому типу развития он относит Archigetes sieboldi, A. limnodrili, A. iowensis. Тем не менее, как отмечает автор, A.sieboldi и A.iowensis достигают половой зрелости и в рыбах, будучи заглочены ими вместе с олигохетами. Тем самым этих кариофиллид, как нам представляется, правильнее рассматривать как неотенические формы личинок, что подтверждается наличием у зрелых особей из полости тела олигохет кутикулярной пленки, покрывающей общее половое отверстие и церкомер, тогда как у зарегистрированных в рыбах половозрелых экземпляров этих цестод она отсутствует.

II тип развития - прерывистый, характерен для видов рода Caryophyllaeus, у которых процеркоиды могут расти в олигохетах до больших размеров и достигать значительной морфологической дифференциации, но для достижения половой зрелости требующие участия позвоночного хозяина - рыбы.

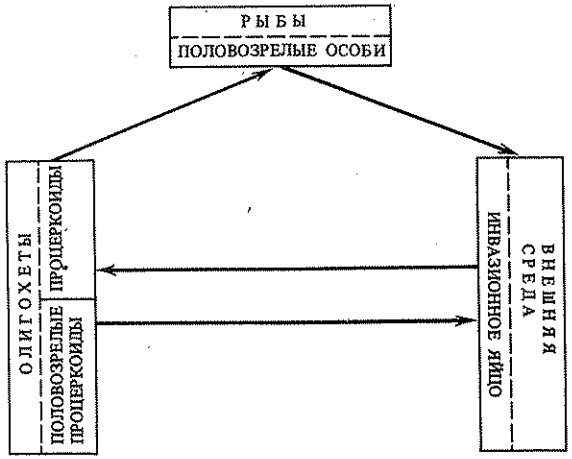
III тип развития - полный. К нему Мацкевич относит такие виды кариофиллид (например, Khawia sinensis), развитие процеркоидов которых в олигохетах идет только до первой фазы (достижения инвазионности), а для дальнейшего роста и развития необходимо участие позвоночного хозяина - рыбы.

Основываясь на развитии различных стадий кариофиллид в разных хозяевах, Н.И.Демшин (1975) предлагает различать три типа их онтогенеза, несколько модифицируя деление Мацкевича: архигетоидный тип - характерен для Archigetes cryptobothrius, в его цикле развития участвует только один хозяин - олигохеты, в которых процеркоиды достигают половой зрелости; параархигетоидный (переходный) тип - характерен для Archigetes iowensis (= Khawia iowensis), некоторых видов родов Biacetabulum, Glaridacris, в жизненных циклах отмечается тенденция к выпадению дефинитивного хозяина - рыбы, процеркоиды способны достигать половой зрелости и в олигохетах, иными словами, онтогенез протекает с участием либо одного хозяина - беспозвоночного, либо двух - беспозвоночного (олигохет) и позвоночного (рыбы); кавиоидный тип - характерен для видов родов Caryophyllaeus, Biacetabulum, Hunterella, Glaridacris, Khawia, Monobothrium, обязательно участие в жизненном цикле двух хозяев - олигохет и рыб.

Таким образом, несмотря на существование различных типов развития, для всех кариофиллид общим является сравнительно недолгое пребывание свободноживущей стадии (инвазионного яйца) во внешней среде. Наблюдается тенденция к сокращению периода пребывания этой стадии во внешней среде. У прогенетических форм гвоздичниковых развитие онкосферы в яйце начинается уже в период нахождения последних в материнском организме (в матках процеркоидов) и частично или целиком заканчивается в полости тела олигохет. Для развития следующей стадии для всех кариофиллид необходимо попадание инвазионного яйца в кишечник олигохет, проникновение онкосферы через его стенку в полость тела, где происходит миграция и развитие процеркоидов. Процеркоиды могут локализоваться либо в семенных пузырьках олигохет, либо одновременно в полости тела и семенных пузырьках. Эта первая паразитическая стадия кариофиллид самая продолжительная. Отмечается тенденция к увеличению времени пребывания в хозяине на этой стадии за счет прогенетического развития процеркоидов, выраженного в различной степени, от наличия преформированных половых органов до полного их созревания и выделения яиц в полость тела олигохет. В последнем случае происходит утрата в жизненном цикле позвоночного хозяина.

Характерная для всех низших цестод стадия плероцеркоида у кариофиллид отсутствует. И если у некоторых низших цестод (например, псевдофиллид) тенденция к частичному прогенетическому развитию отмечена на стадии плероцеркоида, как правило, в позвоночном хозяине - рыбах, то у всех кариофиллид зачатки половых органов появляются на первой паразитической стадии - у процеркоидной личинки в беспозвоночном хозяине. В случаях полного прогенетического развития в беспозвоночных хозяевах они никогда не утрачивают церкомер. В то же время у ряда псевдофиллид процеркоиды в полости тела копепод способны утрачивать церкомер, если после достижения инвазионности они не попадают в течение длительного времени в следующего хозяина - 2-го промежуточного, или дополнительного, которым служат позвоночные. Процеркоиды кариофиллид утрачивают церкомер, попадая в дефинитивного хозяина - также позвоночного (рыбу), где происходит дальнейшее развитие цестод до половозрелой стадии. В связи с тем, что рыбы заражаются процеркоидами с различной степенью прогенеза, сроки развития и достижения зрелости кариофиллид могут значительно сокращаться.

Исходя из вышесказанного, известные типы жизненных циклов кариофиллид схематично могут быть представлены следующим образом:



ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАРИОФИЛЛИД

К настоящему времени мировая фауна кариофиллид представлена приблизительно 126 видами, принадлежащими к 44 (45) родам 5 семейств. Основными хозяевами кариофиллид являются рыбы надотряда Ostariophysi, а в его границах – отрядов Cypriniformes и Siluriformes. У рыб первого отряда кариофиллиды зарегистрированы главным образом у представителей семейства Cyprinidae (около 39 родов кариофиллид) и семейства Catostomidae (8 родов). У рыб отряда сомообразных кариофиллиды (7 родов) зарегистрированы у представителей 6 семейств. Регистрации в качестве хозяев кариофиллид амфибий, рептилий, птиц, рыб семейств Esocidae, Percidae, а также морских рыб Gobius minutus, Pleuronectus flesus, Zoarces viviparus следует рассматривать как случайные.

Краткий анализ зоогеографического распространения кариофиллид земного шара дан Мацкевичем (Mackiewicz, 1982 б). По его данным (табл. 5, по: Mackiewicz, с некоторыми изменениями), кариофиллиды зарегистрированы у рыб в пяти из шести зоогеографических областей. В Неотропической области зарегистрирован лишь один представитель отряда – Archigetes sieboldi (у олигохет), в Неарктике – 51 вид, в Индо-Малазии – около 30 видов, в Австралийской области – 6(7) видов.

В распространении кариофиллид наблюдается тенденция к приуроченности отдельных их семейств к определенным зоогеографическим областям. В Неарктике доминируют представители Caryphyllaeidae (46 из 51 вида), которые также многочисленны и в Палеарктике (4 рода из 8 встречающихся). В Индо-Малайской и Эфиопской областях фауна кариофиллид включает главным образом представителей Lytocestidae и Capingentidae.

Отмечается высокая степень эндемизма кариофиллид на уровне родов: 38 из 44 родов – эндемики. Кроме того, 26 родов из 44 являются монотипическими.

Таблица 5

Распространение кариофиллид по зоогеографическим областям (по: Mackiewicz, 1982 в, с нашими уточнениями)

Семейство и род кариофиллид	Неарктическая область	Неотропическая область	Эфиопская область	Палеарктическая область	Индо-Малайская область	Австралийская область
	Число видов					
Caryophyllaeidae						
Caryophyllaeus	?	–	?	3	4(?)	–
Archigetes	2	I	I	4(5)	I(?)	–
Biacetabulum	9	–	–	–	–	I(?)
Bialovarium	I	–	–	–	–	–
Calentinella	I	–	–	–	–	–
Dieffluvium	I	–	–	–	–	–
Glaridacris	6	–	–	I(?)	–	–
Hunterella	I	–	–	–	–	–
Hypocaryophyllaeus	2	–	–	–	–	–
Isoglaridacris	II	–	–	–	–	–
Janiszewskella	I	–	–	–	–	–
Monobothrium	5	–	–	2	–	–
Paracaryophyllaeus	–	–	–	I	–	–
Penarchigetes	2	–	–	–	–	–
Pliovitellaria	I	–	–	–	–	–
Promonobothrium	I	–	–	–	–	–
Rogersus	I	–	–	–	–	–
Rowardleus	I	–	–	–	–	–
Capingentidae						
Capingens	I	–	–	–	–	–
Adenoscolex	–	–	–	–	I	–
Breviscolex	–	–	–	I	–	–
Capingentoides	–	–	–	–	3	–
Edlintonia	I	–	–	–	–	–
Pseudocapingentoides	–	–	–	–	I	–
Pseudocaryophyllaeus	–	–	–	–	I	–
Pseudolytocestus	I	–	–	–	I(?)	–
Spartoides	I	–	–	–	–	–
Balanotaeniidae						
Balanotaenia	–	–	–	–	–	2
Lytocestidae						
Lytocestus	–	–	3	–	8	–
Atractolytocestus	I	–	–	–	–	–
Bovienia	–	–	–	–	2	–

Т а б л. 5 (окончание)

Семейство и род кариофиллид	Неарктическая область	Неотропическая область	Эфиопская область	Палеарктическая область	Индо-Малайская область	Австралийская область
	Число видов					
Caryoaustralus	–	–	–	–	–	I
Caryophyllaeides	–	–	–	I	–	–
Crescentovitus	–	–	–	–	I	–
Djombangia	–	–	–	–	3	–
Khawia	–	–	–	6	–	–
Lytocestoides	–	–	I	–	3	–
Lucknowia	–	–	–	–	I	–
Markevitschia	–	–	–	I	–	–
Monobothrioides	–	–	4	–	–	–
Notolytocestus	–	–	–	–	–	2
Stocksia	–	–	I	–	–	–
Tholophyllaeus	–	–	–	–	–	I
Wenyonidae						
Wenyonia	–	–	8	–	–	–
Всего:	5I	I	I7(I9?)	I9(20?)	24(30?)	6(7?)

Как уже отмечалось, существует приуроченность к паразитированию кариофиллид у определенных групп рыб в отдельных географических регионах. В Неарктике доминирующие здесь представители Caryophyllaeidae паразитируют главным образом у рыб семейства Catostomidae, а в Палеарктике – в основном у представителей Cyprinidae (см. табл. 7) В Австралийской и Эфиопской областях кариофиллиды приурочены в основном к сомообразным рыбам.

Высокая степень эндемизма и приуроченность кариофиллид к определенным группам хозяев в каждом регионе в значительной степени объясняется особенностями ихтиофауны этих регионов, трофическими связями элементов ихтиофауны и целым рядом других факторов. Некоторые исследователи (Briggs,Bussjaeger , I972; Anderson, Haslewood, I962) считают, что узкая гостальная специфичность кариофиллид в разных регионах, возможно, объясняется, помимо других факторов, также различиями в кислотном составе кишечника рыб, особенно желчных кислот. Как нам представляется, эти соотношения не могут в полной мере объяснить современное распространение цестод этой группы. Силуриды, которые являются основными хозяевами кариофиллид в Эфиопской области, наиболее богато в видовом отношении представлены в Южной Америке (только в бассейне Амазонки зарегистрированы более 450 видов сомовых рыб) и составляют ядро пресноводной ихтиофауны Неотропиков. Тем не менее до настоящего времени, кроме регистрации у олигохет Archigetes sieboldi, кариофиллиды в данном регионе у рыб вообще не регистрировались.

Общими для пяти зоогеографических областей являются представители только одного рода – Archigetes. Представители восьми родов кариофиллид встречаются в двух зоогеографических областях (см. табл. 5). Представители остальных родов кариофиллид регистрируются у рыб только в какой-либо одной зоогеографической области.

Т а б л и ц а 6

Количество родов и видов кариофиллид, зарегистрированных в фауне СССР

Семейство кариофиллид	Общее число родов	Число родов в фауне СССР	Число видов в фауне СССР
Caryophyllaidea	I8	5(6)	I0(II)
Capingentidae	9	I	I
Lytocestidae	I5	3	8
Balanotaeniidae	I	–	–
Wenyonidae	I	–	–
В с е г о:	44	9(I0)	I9(20)

У рыб в пределах СССР зарегистрированы двадцать видов кариофиллид десяти родов трех семейств (табл. 6). В их число мы включаем Glaridacris catostomi, отмеченный у чукучана, хотя достоверность паразитирования этого вида у катостомидных рыб в пределах СССР вызывает сомнения.

В качестве хозяев кариофиллид в водоемах СССР зарегистрировано 49 видов рыб, главным образом Cyprinidae (табл. 7), и I5 видов олигохет (табл. 9). Регистрацию кариофиллид у представителей Esocidae, Percidae и Acipenseridae мы считаем случайной, их попадание в этих рыб связано с хищным характером питания щуковых, окуневых и осетровых.

Из десяти зарегистрированных в фауне СССР родов кариофиллид четыре – монотиповые, а остальные представлены двумя и более видами.

За исключением Glaridacris catostomi и Archigetes sieboldi, общих с другими зоогеографическими областями видов кариофиллид нет. Общие с Неарктикой Archigetes и Monobothrium представлены в обеих областях разными видами, при этом виды последнего рода достаточно четко отличаются морфологически в обоих регионах. Общий с Индо-Малайской областью род Caryophyllaeus также представлен в указанных регионах разными видами. Зарегистрированный у рыб Неарктики вид C. laticeps(Rehder, I959), как затем отметил Мацкевич (Mackiewicz, I96I в), был ошибочно диагностирован. Род Archigetes представлен

Таблица 7
Распространение кариофиллид у рыб

Хозяева	C. laticeps	C. brachycollis	C. fimbriceps	A. sieboldi	A. brachyurus	A. limnodrili	M. wageneri	M. auriculatum	P. dubininae	C. fennica	Kh. sinensis	Kh. armeniaca	Kh. baltica	Kh. japonensis	Kh. parva	Kh. rossittensis	M. sagittata	B. orientalis
I	2	3	4	5	6	7	8	9	I0	II	I2	I3	I4	I5	I6	I7	I8	I9
Семейство Salmonidae																		
Salmo ischchan	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Семейство Cyprinidae																		
Abramis ballerus	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Abramis brama	+	–	+	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Abramis sapa	+	–	+	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–
Alburnus alburnus	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Aspius aspius	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Barbus barbus	+	+	–	+	+	–	–	–	–	+	–	–	+?	–	–	–	–	–
Barbus capito	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Barbus meridionalis petenyi	+	+	–	+	+	–	–	–	–	+	–	–	+?	–	–	–	–	–
Barbus tauricus	–	+	–	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Blicca bjoerkna	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Carassius auratus gibelio	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	+	–	–
Carassius carassius	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+?	+	–	–
Chalcalburnus chalcoides	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Chilogobio czerskii	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Chondrostoma nasus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Chondrostoma nasus variabili	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Ctenopharingodon idella	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Cyprinus carpio	–	–	+	+	–	–	–	–	–	+	+	–	–	+?	–	–	–	–
Cyprinus carpio haematopterus	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	+	–
Gobio fluviatilis	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Gobio gobio	–	–	–	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Hemibarbus maculatus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Leuciscus cephalus	+	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Leuciscus danilewski	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Leuciscus idus	+	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Leuciscus leuciscus	+	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Leuciscus leuciscus baicalensis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Phoxinus phoxinus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Pseudogobio esocinus	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutilus frisii kutum	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutilus rutilus	+	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–
Rutilus rutilus caspicus	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutilus rutilus heckeli	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Rutilus rutilus lacustris	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Scardinius erythrophthalmus	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Tinca tinca	+	–	+	+	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Varicorinus capoeta sewangi	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Vimba vimba	+	–	+	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Vimba vimba melanops	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Семейство Catostomidae																		
Catostomus Catostomus	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Табл. 7 (окончание)

Хозяева	I	2	3	4	5	6	7	8	9	I0	II	I2	I3	I4	I5	I6	I7	I8	I9
		C. laticeps	C. brachycollis	C. fimbriceps	A. sieboldi	A. brachyurus	A. limnodrili	M. wageneri	M. auriculatum	P. dubininae	C. fennica	Kh. siamensis	Kh. armeniaca	Kh. baltica	Kh. japonensis	Kh. parva	Kh. rossittensis	M. sagittata	B. orientalis
Семейство Cobitidae																			
Cobitis caucasica		+								+									
Cobitis taenia											+								
Misgurnus anguillicaudatus										+									
Misgurnus fossilis		+					+												
Семейство Esocidae																			
Esox lucii		+																	
Семейство Percidae																			
Lucioperca lucioperca																			
Perca fluviatilis		+																	
Семейство Acipenseridae																			
Huso huso				+															

Система рыб принята по: Т.У.Линдберг и А.С.Герд (1972).

одним общим видом – A.sieboldi – во всех четырех (пяти ?) областях, а вид A.limnodrili зарегистрирован также в Индо-Малайской области.

В пределах СССР кариофиллиды зарегистрированы у пресноводных рыб двух зоогеографических областей (табл. 8; для пресноводных рыб зоогеографическое районирование приводится по: Берг, 1933) – Го-

Таблица 8

Географическое распространение кариофиллид в пределах СССР

Вид кариофиллид	Голарктическая область								Амурская переходная область
	Циркумполярная подобласть		Средиземноморская подобласть						Амурская провинция
	Ледовитоморская провинция		Балтийская провинция	Понто-Каспийско-Аральская провинция					Амурский округ
	Европейский округ	Сибирский округ	Рейнский округ	Невский округ	Черноморский округ	Кастийский округ	Аральский округ	Байкальская подобласть	
Caryophyllaeus laticeps	+	+	+	+	+	+	+	–	+
C.brachycollis	–	–	+	–	+	–	–	–	–
C.fimbriceps	+	+	+	+	+	+	+?	+	+?
Archigetes sieboldi	–	–	+	–	+	+	–	–	–
A.brachyurus	–	–	+	–	+	–	–	–	–
A. limnodrili	–	–	+	+	+	–	–	–	–
Monobothrium auriculatum	–	–	–	–	+	–	–	–	–
M.wageneri	–	–	+	–	+	–	–	–	–
Paracaryophyllaeus dubininae	–	–	–	–	+	–	–	–	+
Caryophyllaeides fennica	+	+	+	+	+	+	+	+	–
Khawia armeniaca	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Kh. baltica	–	–	+	+?	+?	+?	–	–	–
Kh. japonensis	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Kh. parva	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Kh. rossittensis	–	+	+	–	+	–	–	–	–
Markevitschia sagittata	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Breviscolex orientalis	–	–	–	–	–	–	–	–	+
*Glaridacris catostomi	–	+	–	–	–	–	–	–	–
**Kh. sinensis	+	+	+	+	+	+	+	–	+
Всего:	4	5(6)	II	5(6)	I2(I3)	6(7)	3(4)	2	7(8)

*Достоверность регистрации вызывает сомнение.

**Влияние антропогенного фактора.

ларктической и Амурской переходной. В первой из этих областей фауна кариофиллид представлена более богато (I5 видов), чем во второй (7-8 ? видов).

Таблица 9

Распространение кариофиллид у олигохет

Хозяин	C.laticeps	C.brachycollis	C.fimbriceps	A.sieboldi	A.brachyurus	A.limnodrili	Kh.sinensis	Kh.japonensis	Kh.parva	Mark. sagittata
Limnodrilus aurostriatus	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
L.cervix	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
L.claparedeanus	+	–	+	+	+	+	–	–	–	–
L.hoffmeisteri	–	+	–	+	+	+	+	–	–	+
L.udekemianus	–	–	+	+	–	–	+	+	+	+
L.goti	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
L.willeyi	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Euilyodrilus hammoniensis	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Iliodrilus templetoni	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Psammoryctes albidus	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
P.barbatus	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Tubifex barbatus	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
T.hattai	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
T.ignotus	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
T.tubifex	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–

При более детальном анализе распространения кариофиллид выявляются заметные фаунистические различия отдельных подобластей и провинций.

В Средиземноморской подобласти кариофиллиды зарегистрированы в Балтийской и Понто-Каспийско-Аральской провинциях и представлены примерно одинаковым числом видов. Однако в пределах каждой провинции фауна отдельных округов неодинакова: в Рейнском округе Балтийской провинции зарегистрированы II видов, а в Невском – 5. В Понто-Каспийско-Аральской провинции наибольшее число видов встречено в Черноморском округе – I3, в Каспийском округе – 6, а в Аральском – 3 вида.

В Циркумполярной подобласти кариофиллиды отмечены только в ледовитоморской провинции, с примерно одинаковым числом видов в обоих ее округах: в Сибирском – 6, в Европейском – 4 вида.

В Байкальской подобласти зарегистрированы два вида кариофиллид (Caryophyllaeides fennica отмечен в самом Байкале, а Caryophyllaeus laticeps – в бассейне р.Селенги), которые являются общими для всех регионов Палеарктики.

В Амурской переходной области кариофиллиды зарегистрированы (в пределах СССР) только в амурском округе амурской провинции и представлены 7 видами, 5 из которых характерны для бассейна Амура и зарегистрированы также в водоемах Китая и Японии.

О.Н.Кулаковская (I967, I976) на основании анализа ареалов кариофиллид фауны СССР по происхождению выделяет несколько групп. К европейским видам она относит виды рода Caryophyllaeus – C.laticeps, C. brachycollis, C. fimbriceps, Caryophyllaeides fennica, Khawia baltica, Kh. rossittensis, Archigetes sieboldi, A. cryptobothrius, A. brachyurus, A. limnodrili; к сино-индийским видам – Kh. japonensis и Kh. sinensis; к амурским эндемикам – Breviscolex orientalis, Markewitschia sagittata и Kh. parva. Среди видов неясного происхождения О.Н.Кулаковская различает виды с разорванным ареалом – Paracaryophyllaeus dubininae и виды с узким ареалом (эндемичные виды) – Monobothrium auriculatum, Kh. armeniaca. К видам с разорванным ареалом она причисляет также A. limnodrili, который входит в число видов европейского происхождения.

Анализируя распространение кариофиллид, можно отметить, что большинство видов ограничены в своем распространении одной подобластью. Исключение составляют полирегиональные виды Caryophyllaeus laticeps, C. fimbriceps, Caryophyllaeides fennica и Khawia sinensis ; полирегиональность C. fimbriceps и Kh. sinensis в значительной степени обусловлена антропогенным фактором. Кариофиллиды сконцентрированы главным образом в Черноморском округе Понто-Каспийско-Аральской провинции, Рейнском округе Балтийской провинции и Амурской провинции, т.е. большинство видов приурочены к более теплому климатическому поясу. Обращает на себя внимание четкая обособленность фауны кариофиллид в пределах одного крупного зоогеографического региона.

Все это, несомненно, связано с особенностями формирования и расселения в Евразии современной ихтиофауны. Согласно Ф.Дарлингтону (I966), радиация Cypriniformes шла из центра, находящегося в тропиках Юго-Восточной Азии, на протяжении длительного времени. Расселение рыб происходило относительно равномерно через восточную часть Индо-Малайской области на север до Амура и на запад особых северных групп рыб с образованием эндемичных семейств в оз.Байкале. При этом происходило обеднение фауны по мере удаления этих северных групп рыб на запад от центра расселения (наиболее бедно представлена фауна водоемов Испании и Италии). В период расселения более древние северо-умеренные формы, вероятно, исчезли, а карповые и близкородственные им группы рыб успешно приспособились к различным климатическим условиям и местам обитания, достигнув умеренной зоны. Очевидное доминирование карпообразных и среди них особенно представителей семейства Cyprinidae как по составу фауны, так и по численности отдельных групп в изолированных местах с неблагоприятными условиями обитания указывает, что представители этого семейства обладают высокой выносливостью и большой способностью

приспособления к различным условиям среды. Это позволило карповым рыбам достигнуть столь широкого распространения, преодолев различные препятствия, ставшие непреодолимыми для большинства других рыб. Они весьма преуспевают в тропическом и умеренном климате, занимают различные места обитания с изоляцией отдельных их групп и обитанием других в зонах с неблагоприятными климатическими условиями. Такое представление о расселении современных карповых рыб хорошо объясняет особенности распространения кариофиллид в пределах Палеарктики в целом и в СССР в частности.

Проникновением карповых рыб на север через Китай до Амура объясняется концентрация в амурской провинции фауны кариофиллид, проникших сюда вместе со своими хозяевами, и ее эндемизм. При распространении карповых рыб на запад вместе с ними распространилась часть видов кариофиллид, создав ядро фауны в понто-каспийско-аральской и балтийской провинциях. Именно эти климатические условия, вероятно, оказались наиболее благоприятными как для отдельных групп карповых рыб, так и для паразитирующих у них кариофиллид, поэтому фауна кариофиллид здесь наиболее богата по сравнению с другими регионами. С образованием в Байкале в ходе расселения рыб эндемичной ихтиофауны связано практически отсутствие здесь кариофиллид. К этим условиям смогли приспособиться только более выносливые и лабильные виды: Caryophyllaeus laticeps и Caryophyllaeides fennica. Только эти два вида из всех кариофиллид смогли также проникнуть далеко на запад и на север. Это связано, очевидно, с приспособленностью этих видов к паразитированию у рыб главным образом родов Abramis, Barbus, Leuciscus, Rutilus, которые при своем расселении, проявив наибольшую устойчивость и приспособляемость к климатическим условиям, наиболее далеко из других карповых распространились как на север (реки Сибири, Кольского полуострова и др.), так и на запад (водоемы Англии, Швеции, Норвегии и ряда стран Западной Европы до Италии и Испании). С изоляцией некоторых видов карповых рыб в ходе расселения связано и локальное распространение кариофиллид, а также разорванность их ареала. Так, Monobothrium auriculatum зарегистрирован только в черноморском округе Понто-Каспийско-Аральской провинции, где обитает его хозяин елец Данилевского, а Paracaryophyllaeus dubininae отмечен у рыб семейства Cobitidae в Амуре и в горных водоемах Карпат, куда проникли его хозяева.

На основании анализа особенностей распространения кариофиллид у пресноводных рыб в различных зоогеографических регионах земного шара и истории формирования и расселения пресноводных рыб можно предположить, что формирование и расселение современной фауны кариофиллид, возможно, могло происходить следующим образом.

Исходное ядро современной фауны кариофиллид формировалось, вероятно, в пресных тропических водах в районе моря Тетис и было связано с возникновением здесь пресноводных рыб отряда Ostariophysi (их

вероятное возникновение произошло в меловой период в тропиках в районе моря Тетис). В период распада последних на харациновых и сомовых некогда единая фауна кариофиллид, возможно, также распалась на две группы. Одна, – вероятно, предки современных Caryophyllaeidae и частично Capingentidae – в дальнейшем была связана в своем становлении с харациновыми рыбами, а другая, возможно, большинство предков современных Lytocestidae и частично Capingentidae, – с сомами.

В начале третичного периода развились чукучановые (предположительно от харациновых Юго-Восточной Азии – восточная часть района Тетис) и вместе с ними сформировались современные представители фауны кариофиллид семейства Caryophyllaeidae и, вероятно, часть современных Capingentidae, которые затем распространились вместе со своими хозяевами в Северную Америку через Восточную Азию. Этому распространению, однако, предшествовало развитие карповых рыб семейства Cyprinidae (как полагают, очевидно, чукучановые дали начало их развитию), которые дали бурную радиацию в Юго-Восточной Азии, и формирование характерной для них фауны кариофиллид, вероятно, также состоящей главным образом из представителей семейства Caryophyllaeidae. Быстро став доминирующей группой, эти рыбы, расселяясь, заняли место многих древних рыб в тропической Азии (в данное время они более многочисленны в Китае и Юго-Восточной Азии) и в умеренных широтах Евразии, заместив здесь чукучановых рыб. Проникли они также и в водоемы Африки и Северной Америки (в настоящее время фауна этих рыб на указанных континентах представлена хотя и широко, но в видовом отношении не очень разнообразно; в водоемах Северной Америки, как считает Риган (Regan, 1929), встречаются представители единственного подсемейства – Leuciscinae, общие с умеренными широтами Евразии). В период расселения карповых рыб вместе с ними расселялись и паразитирующие у них кариофиллиды. Часть представителей фауны кариофиллид, вероятно, в период расселения карповых вымерла вместе со своими хозяевами, а другая часть, паразитирующая у более устойчивых к климатическим условиям карповых рыб, широко распространилась как на запад, так и на север. В пользу такой трактовки центра формирования и расселения их указывает достаточно богато представленная в видовом отношении (около 45 видов) фауна Caryophyllaeidae в Северной Америке, где представители этого семейства паразитируют преимущественно у чукучановых рыб. В Палеарктике фауна кариофиллид этого семейства представлена не столь богато (10 видов), а в Индо-Малазии они представлены всего несколькими видами (4–5) в основном рода Caryophyllaeus, однако валидность этих видов вызывает сомнение. Отсутствие представителей этого семейства в Австралийской области вполне объяснимо, так как лишь некотрые представители карповых хотя и достигли линии Уоллеса, но не пересекли ее. Отсутствие представителей этого семейства в Африке связано, вероятно, с тем, что их хозяева не смогли проникнуть в данный регион в период расселения, или же с тем, что часть проникших сюда кариофиллид не смогла приспособиться к новым условиям.

Представители другого семейства карпообразных рыб, Cobitidae , зарегистрированные в качестве хозяев небольшого числа видов кариофиллид семейства Caryophyllaeidae, вероятно, не имели существенного значения как хозяева кариофиллид. Несмотря на то что представители этого семейства рыб являются самыми многочисленными и разнообразными в центре их формирования - Индо-Малайской области, они не отмечены здесь в качестве хозяев кариофиллид. В ходе расселения лишь незначительное число видов этих рыб смогли достигнуть умеренных широт Евразии, где они обитают в основном в быстрых горных реках. Именно этим можно объяснить, например, регистрацию Paracaryophyllaeus у вьюновых в Амуре и в водоемах Карпат, а также регистрацию у Cobitis taenia- широко специфичного вида C.laticeps.

Распространение представителей Lytocestidae, Wenyonidae и частично Capingentidae преимущественно в Индо-Малайской и Эфиопской областях и приуроченность их главным образом к пресноводным сомам (Siluriformes) связаны с особенностями формирования и расселения сомов. Как и Ostariophysi, сомы ведут свое начало из тропических пресных вод Старого Света и в своем распространении ограничились в основном тропиками различных континентов, показывая зональный и радиальный характер расселения. В качестве хозяев кариофиллид названных выше семейств зарегистрированы представители филогенетически более древних групп сомов (Clariidae, Bagridae, Ameiuridae и др.). Представители Clariidae распространены главным образом в тропических водах Африки и Индо-Малайской области и практически отсутствуют в других регионах. Именно этим можно объяснить, что в Эфиопской области у них зарегистрированы 8 видов Lytocestidae и 8 - Wenyonidae, а в Индо-Малайской области - 4 вида Capingentidae и 18 видов Lytocestidae. Сомы Bagridae, родственные североамериканскому семейству Ameiuridae, предки которого проникли туда, вероятно, из тропической Азии через ее умеренную зону, но позднее вымерли как в Азии, так и на западе Северной Америки, широко распространены в тропических водах Африки, а в Южной и Восточной Азии до Амура представлены одним родом Macrones с большим числом видов, уменьшающимся по направлению на север. Редкая сравнительно с сомами Clariidae регистрация представителей Bagridae в качестве хозяев кариофиллид и только в Африке предполагает, что они либо не являлись основными хозяевами этих цестод, либо в период расселения те виды, которые служили хозяевами кариофиллид, вымерли. Незначительная часть представителей семейства Lytocestidae, вероятно, смогла адаптироваться к паразитированию у карповых рыб в этих регионах (Khawia , в бассейне Амура). Широко распространенная в тропиках Евразии - до умеренных широт Восточной Азии (Амура) - и в Индо-Малайской области генетически более молодая группа сомов Siluridae тем не менее не отмечалась никогда в качестве хозяев кариофиллид. Что касается отсутствия кариофиллид указанных и других семейств у пресноводных рыб и сомов в частности в Неотропической области, то это можно объяснить следующим образом. Хотя в пресноводной фауне рыб Южной Америки в настоящее время сомы составляют большую ее часть (более 1000 видов), анализ характера фауны сомов и их распространение позволяют предполагать, что это более молодая производная фауна сомов. Предки современных южноамериканских сомов, древние сомы, как считает Ф.Дарлингтон (1966), проникли в Южную Америку либо из Африки, возможно через сухопутный мост, существовавший в те времена, либо из тропической Азии они распространились к северу Восточной Азии и через умеренную зону северного полушария (Северную Америку) проникли в Южную Америку, но, не найдя здесь благоприятных условий обитания, большинство из них вымерло. Современная фауна сомов данного региона - это производная фауна, происшедшая от немногочисленных иммигрантов, сумевших достичь и приспособиться к условиям Южной Америки, а затем давшая здесь значительную радиацию. Однако в процессе расселения, которое, как можно полагать, было довольно трудным, большая часть предков современных сомов Южной Америки вымерла, а вместе с ними, видимо, вымерли и паразитирующие у них кариофиллиды.

Хотя в процессе расселения пресноводных сомов ни один из них не смог достичь Австралии (пресноводные рыбы не доходят до южного конца линии Уоллеса), тем не менее в этой области кариофиллиды зарегистрированы. Это представители двух семейств - Balanotaeniidae и Lytocestidae. Примечательно, что в качестве хозяев этих кариофиллид отмечены сомы родов Clarias (главным образом C.batrachus - строго пресноводный вид) и Tandanus (T.tandanus). Проникновение их в данный регион можно объяснить двояко. Как считает Ф.Дарлингтон (1966, с. 53), некоторые строго пресноводные рыбы, особенно лабиринтовые, а также C.batrachus, "являются обычными съедобными рыбами и живут в различных пресных и солоноватых водах; они очень живучи, могут длительное время жить без воды, что облегчает их перевозку. Эти рыбы встречаются за границами распространения большинства пресноводных рыб на Малых Зондских островах, Филиппинских, Сулавеси и др. Возможно, в эти места они были завезены человеком". И далее (с. 102) автор пишет относительно C. batrachus, что с помощью человека этот вид пересекает линию Уоллеса. Таким образом, благодаря завозу C.batrachus в Австралию были занесены и его паразиты. Возможно также предположить, что, будучи некогда широко распространены у сомов Clariidae, кариофиллиды смогли адаптироваться к паразитированию у солоноватоводных видов сомов, вместе с ними позже проникли в Австралию, где стали паразитами вторично пресноводных сомов (T.tandanus). Этот путь мог быть длительным и сложным, в результате чего лишь незначительное число видов кариофиллид смогли выжить до настоящего момента (в данном регионе в настоящее время зарегистрировано два

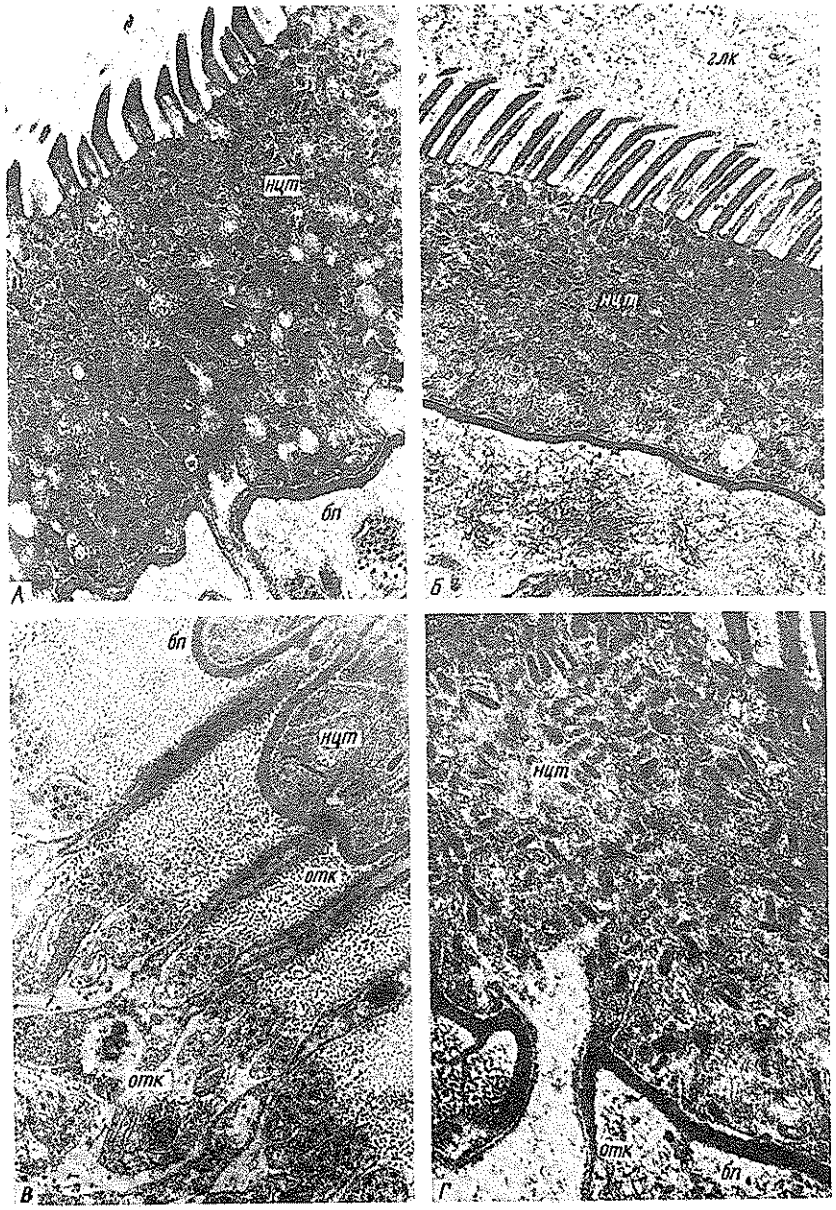
вида кариофиллид семейства Balanotaeniaidal и четыре вида – Lytocestidae; регистрация представителя рода Biacetabulum здесь вызывает сомнение). Хотя не исключены оба пути проникновения кариофиллид в воды Австралии, вероятнее первый из них.

ГЕНЕЗИС И ФИЛОГЕНИЯ

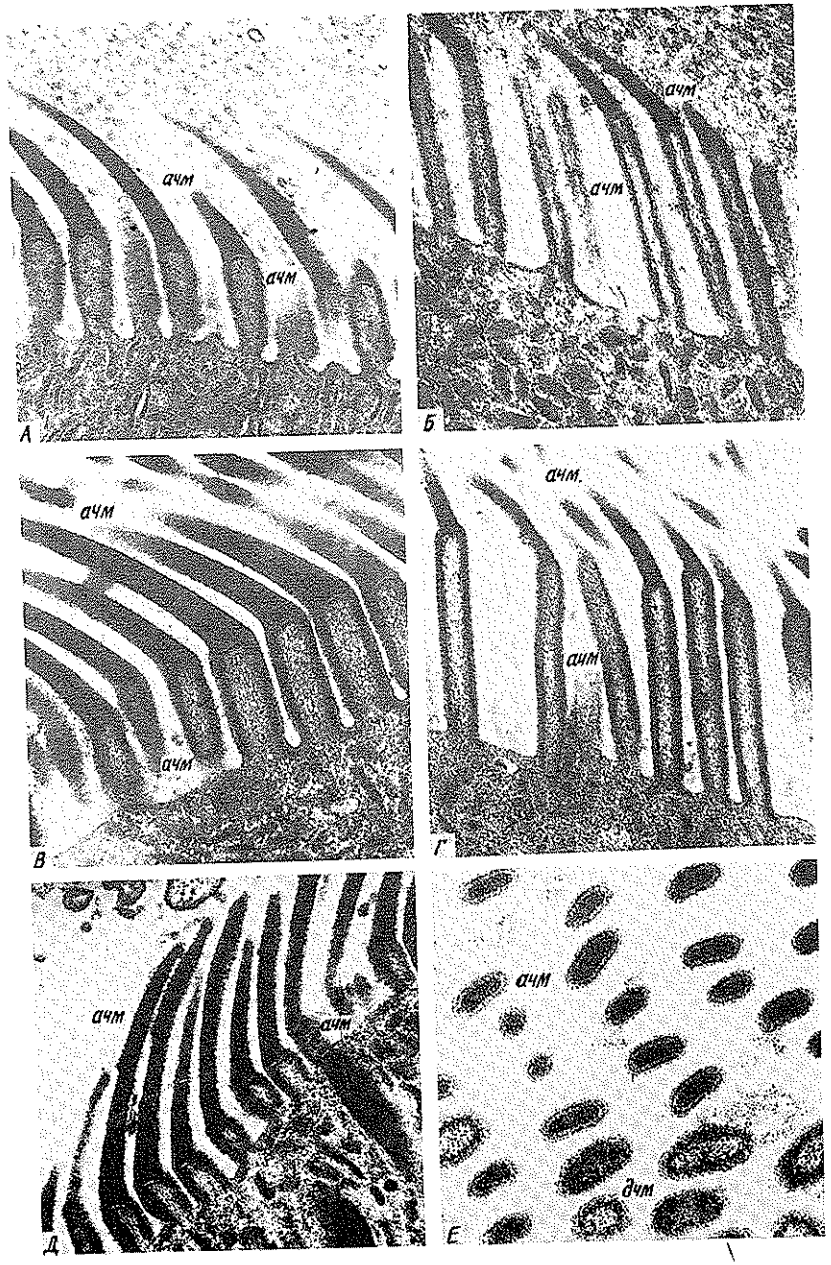
Вопрос о происхождении и филогенетических связях кариофиллид до настоящего времени остается дискуссионным.

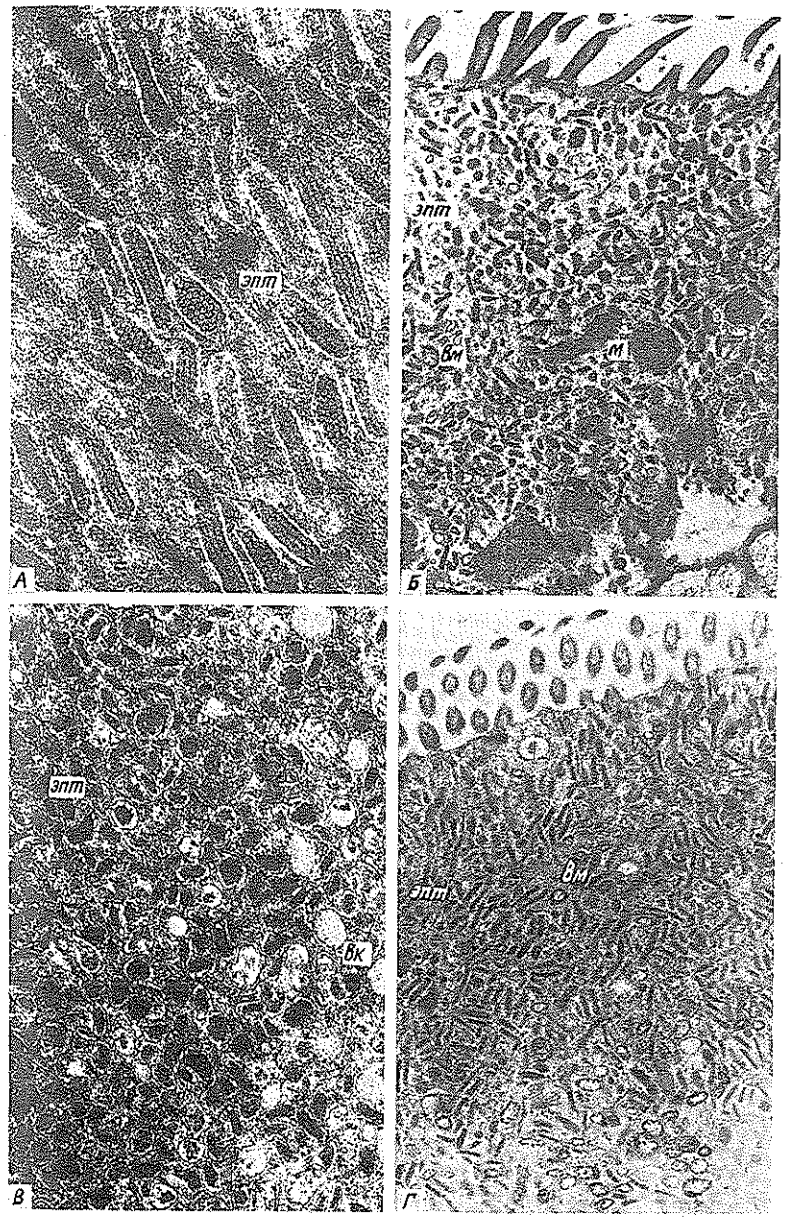
Существует несколько точек зрения относительно происхождения кариофиллид и их филогенетической связи с другими цестодами, основанных на анализе происхождения монозоичности у цестод и явления неотении (или прогенеза) у представителей данной группы. И исследователи полагают, что монозоичность – явление вторичное, предки кариофиллид имели стробилярную форму, а неотения возникала у них в результате сокращения числа хозяев в цикле развития. На этом основании они сближают кариофиллид с псевдофиллидами. Так, Нибелин (Nybelin, 1922) объединяет кариофиллид с циатоцефалидами в одно семейство, помещая его в Pseudophyllidea, на том основании, что, как и у кариофиллид, процеркоиды циатоцефалид имеют тенденцию к прогенетическому развитию в промежуточном хозяине – гаммарусах. В настоящее время известно, что возможен полный их прогенез, т.е. достижение зрелости на стадии процеркоида. При этом Нибелин считает циатоцефалид предками кариофиллид. Подобного мнения о генезисе гвоздичниковых придерживались и другие авторы (Poche, 1926; Rosen, 1918; и др.). Изучая онтогенез Archigetes (прогенетические формы), Висневский (Wisniewski, 1930) пришел к выводу, что неотения возникла у них в результате выпадения в жизненном цикле второго промежуточного хозяина – позвоночных, вероятно рыб, или даже за счет исчезновения в онтогенезе неспецифичного дефинитивного хозяина – рыбы, в котором развивались стробилярные формы цестод. Подтверждение своей гипотезы Висневский усматривает в сходстве жизненных циклов Caryophyllaeus (беспозвоночные – рыба – водная среда) и ботриоцефалид (беспозвоночные – рыба – водная среда), что и дало ему основание сблизить, вслед за Нибелиным, гвоздичниковых с псевдофиллидами. Сходный взгляд развивался еще Лённбергом (Lönnberg, 1897), который считал Archigetes неотенической формой и признавал филогенетическую близость кариофиллид с псевдофиллидами. К выводу, что неотения и монозоичность кариофиллид связаны с утратой в цикле развития дефинитивного хозяина еще в мезозое, пришел и Яницкий (Janicki, 1930), указывая на близость этих цестод к цестодариям.

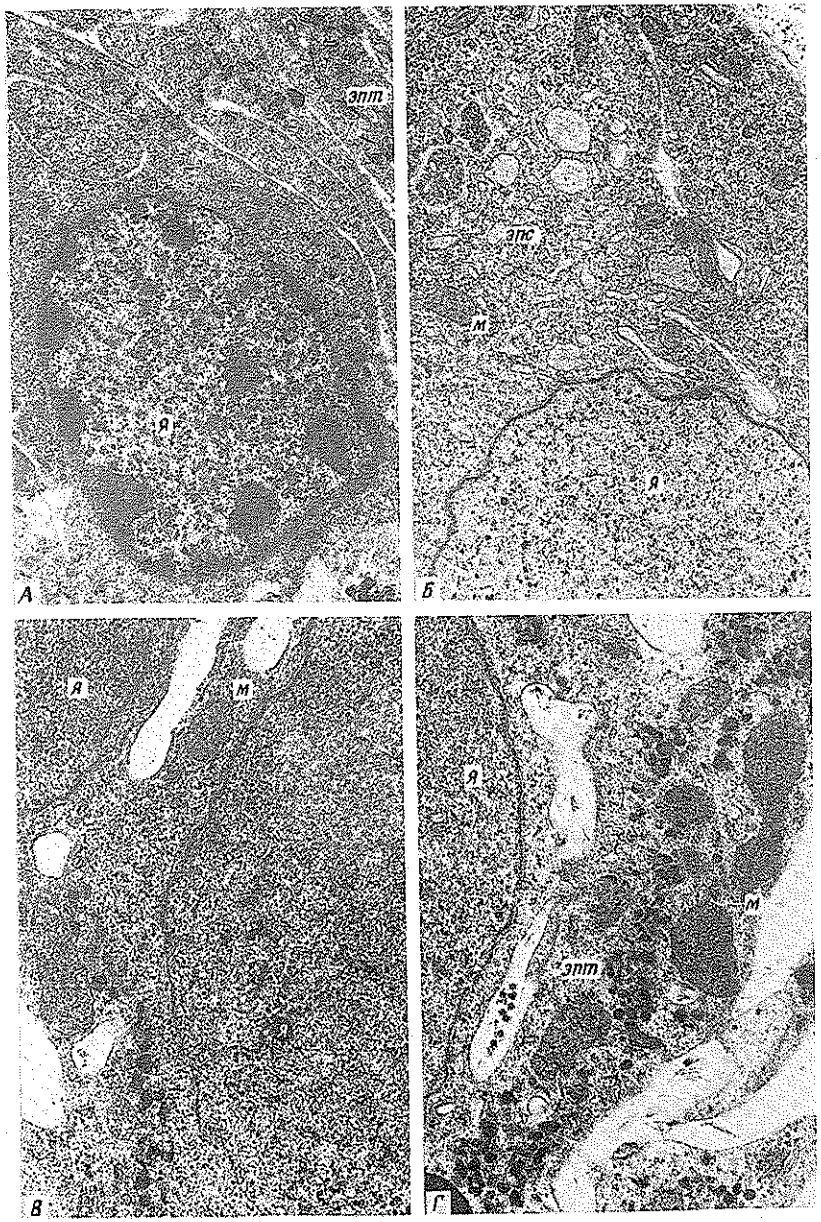
Основываясь на существовании у некоторых псевдофиллидных цестод тенденции к неотении, Майер (Mayer, 1963), Хоар (Hoar, 1966) считают, что эта филогенетическая линия цестод возникла, вероятно, благодаря неотении, приведшей к возникновению монозоичности. Они полагают, что непосредственному предку кариофиллид была свойственна неотения, а

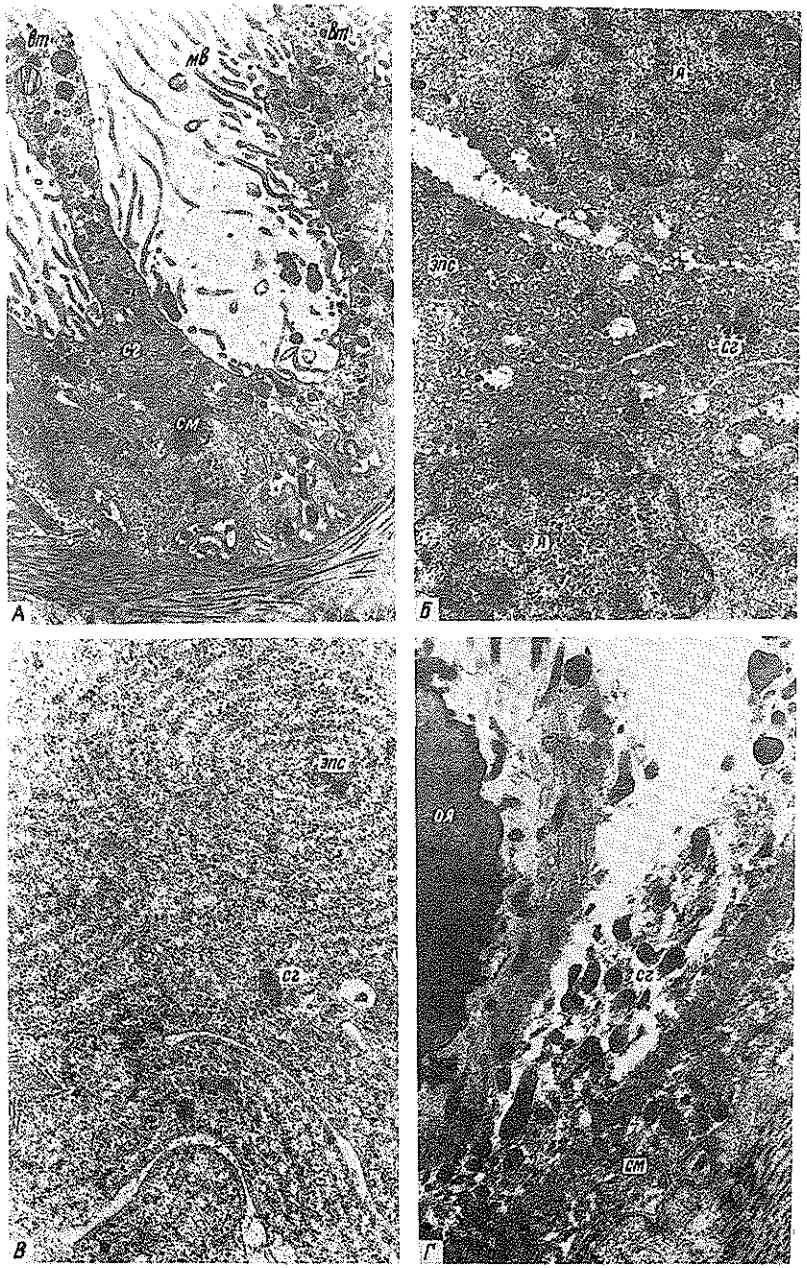


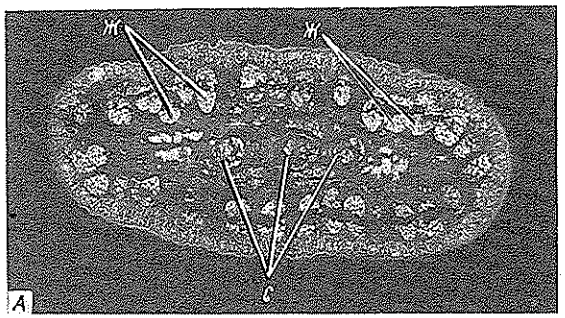
1/2. Зак. 184

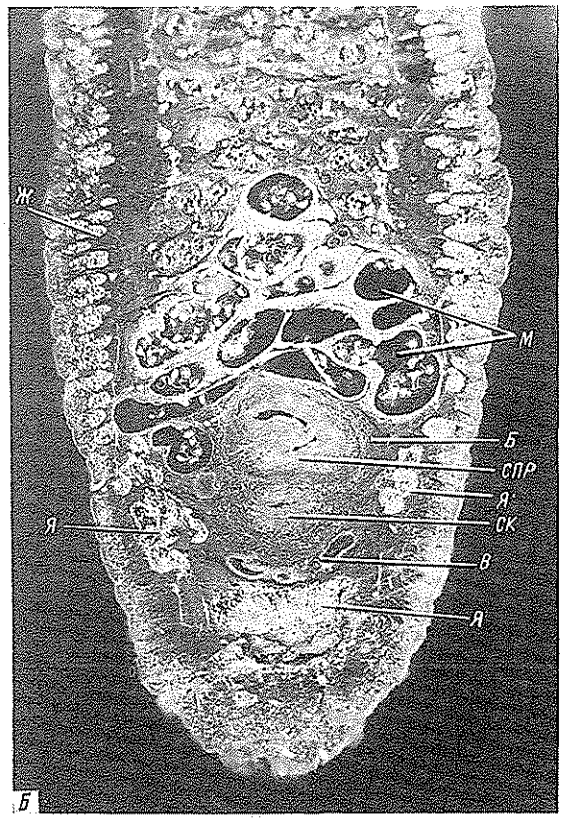

А
ачм
ачм
Б
ачм
ачм
В
ачм
ачм
Г
ачм.
ачм
Д
ачм
ачм
Е
ачм
дчм

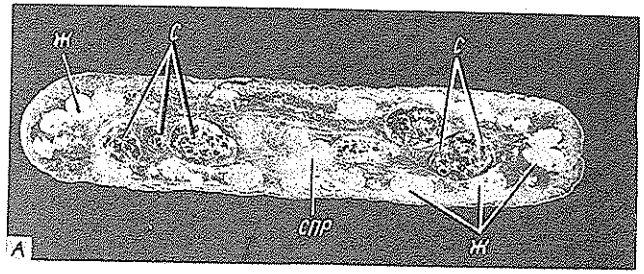

А
эпт
Б
эпт
бм
м
В
эпт
бк
Г
бм
эпт

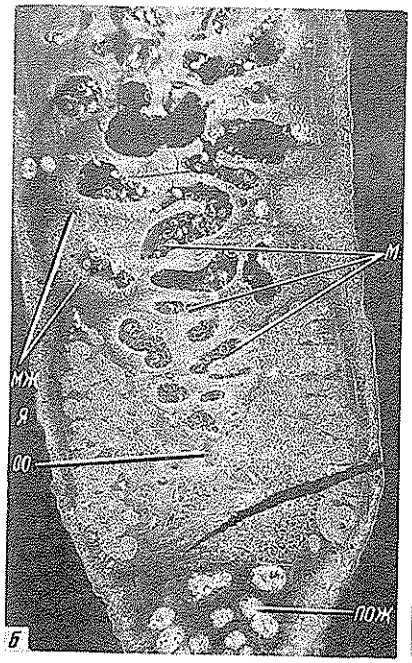

эпт
Я
А
эпс
м
Я
Б
Я
м
В
Я
м
эпт
Г

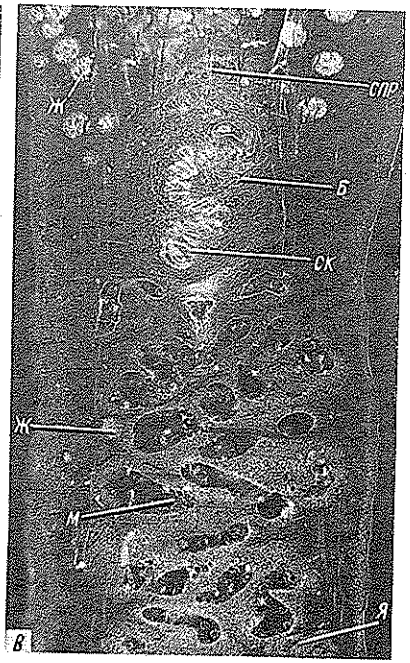

вт
мв
вт
сг
см
А
эпс
сг
эд
Б
эпс
сг
В
оа
сг
см
Г

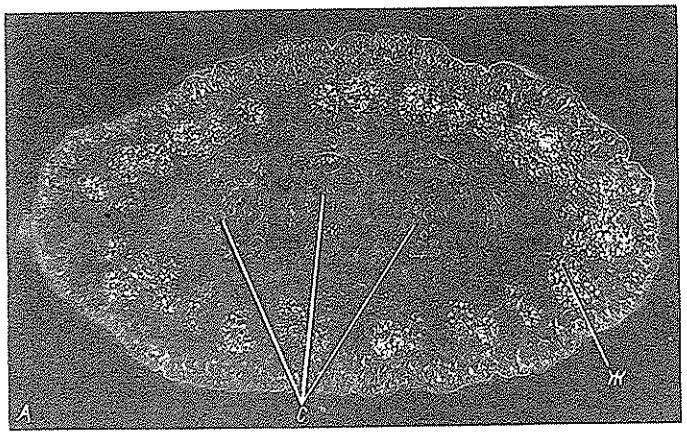

Ж
Ж
С
А

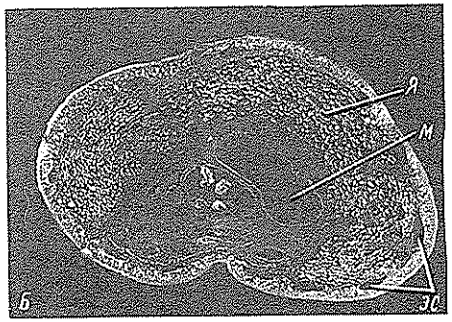

Ж
М
Б
СПР
Я
Я
СК
В
Я
Б

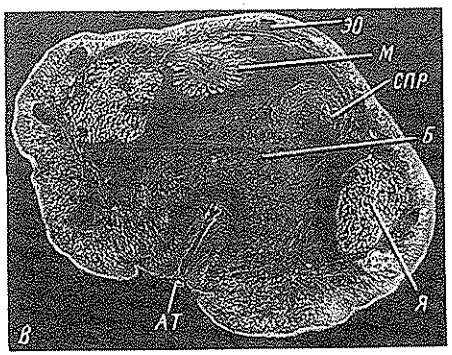

Ж
С
С
СПР
Ж
А


М
МЖ
Я
ОО
ПОЖ
Б


СПР
Ж
Б
СК
Ж
М
Я
В

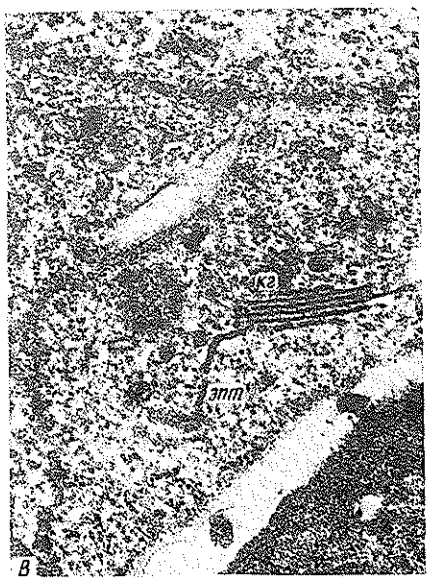

А
С
Ж
Ж


Б
Я
М
ЭС

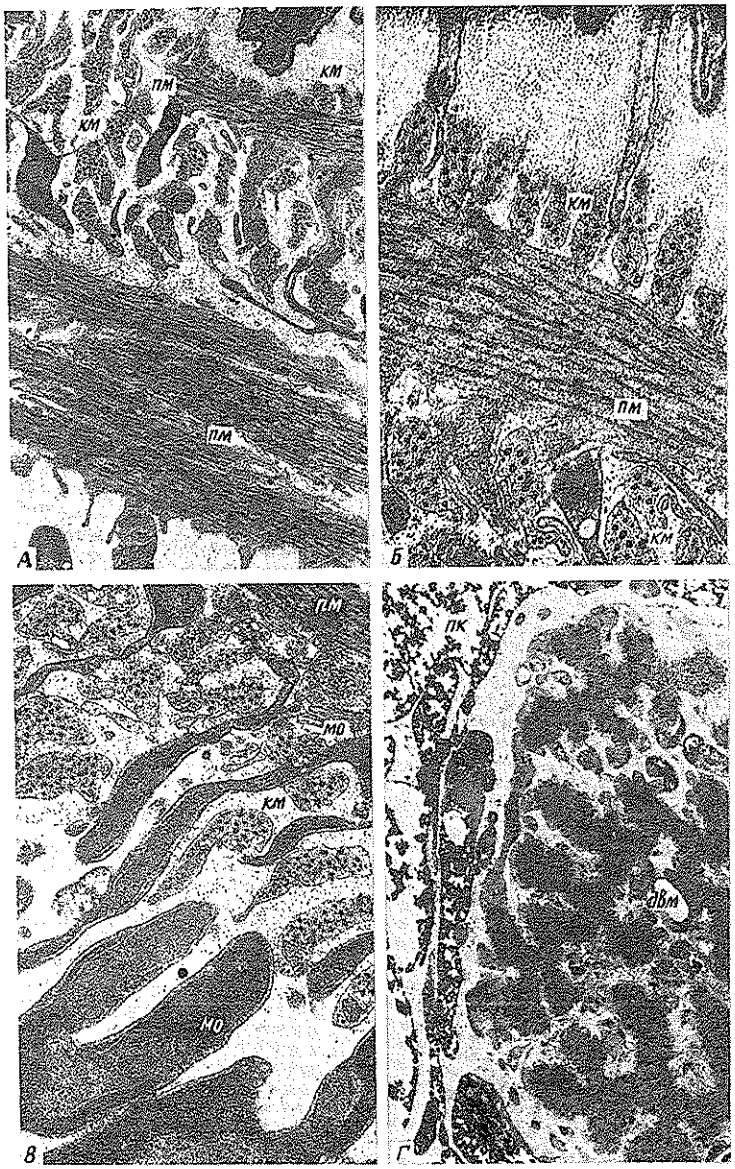

В
ЭО
М
СПР
Б
АТ
Я

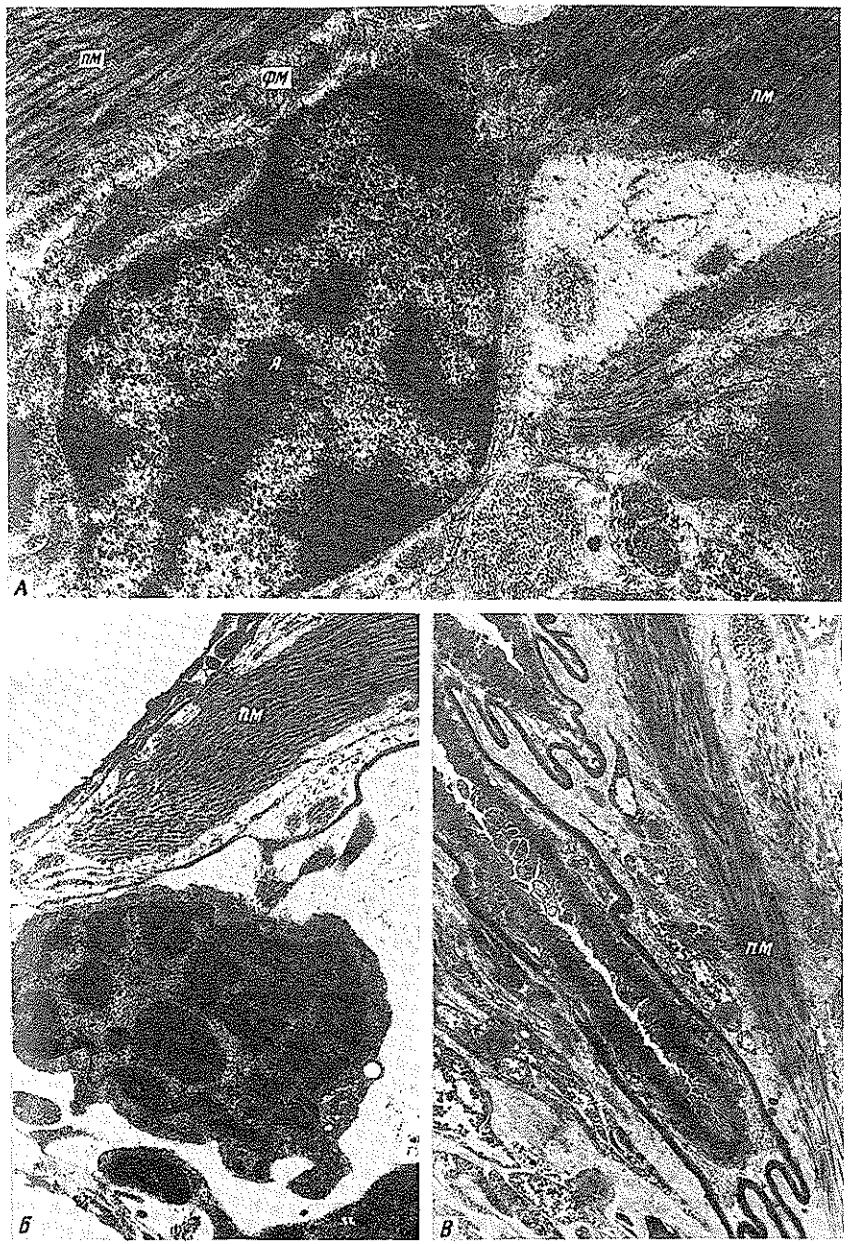

А
М
Вт

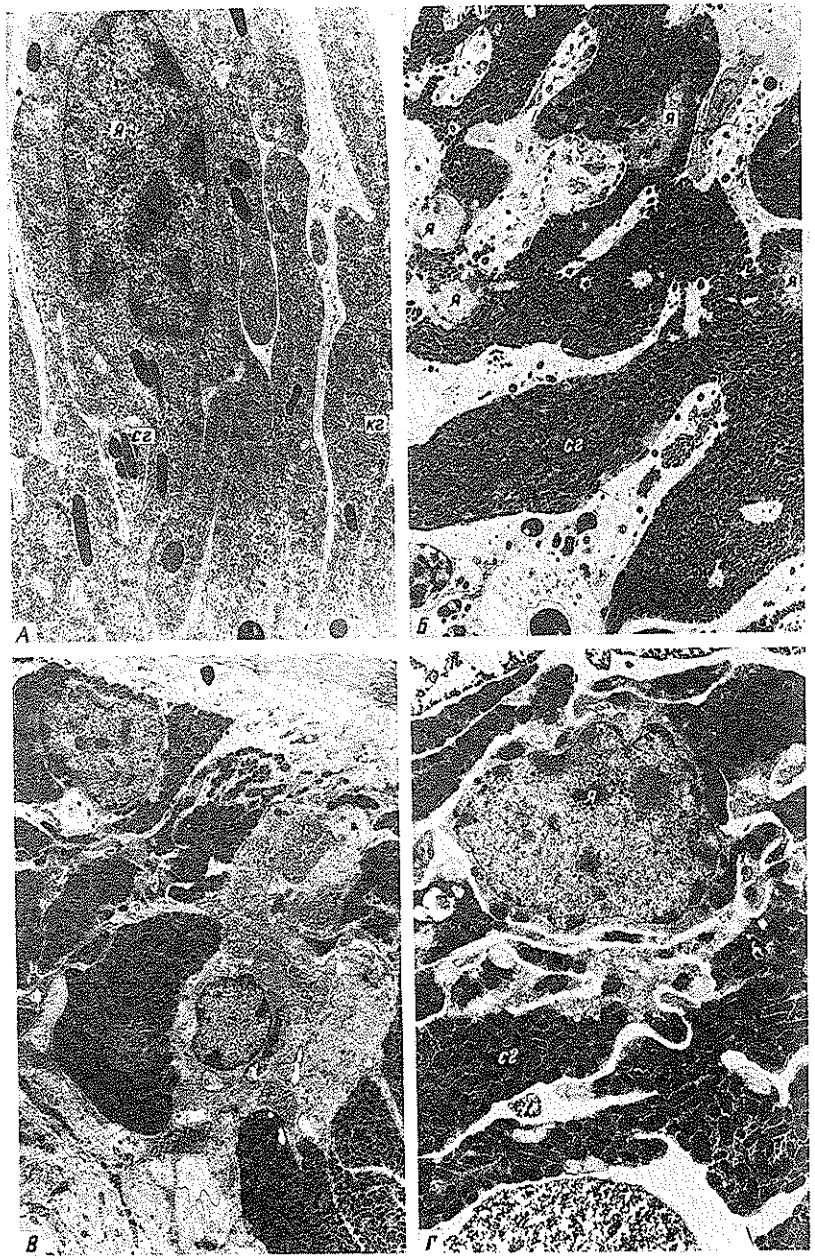

Б
Вк
Вм

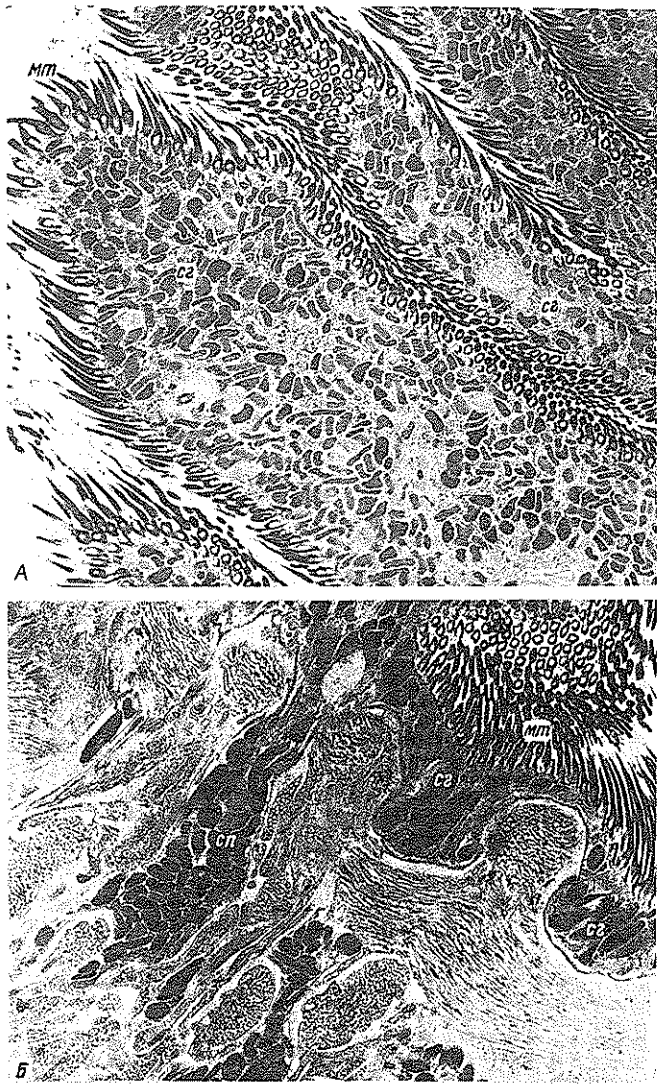

В
Ка
Эпт

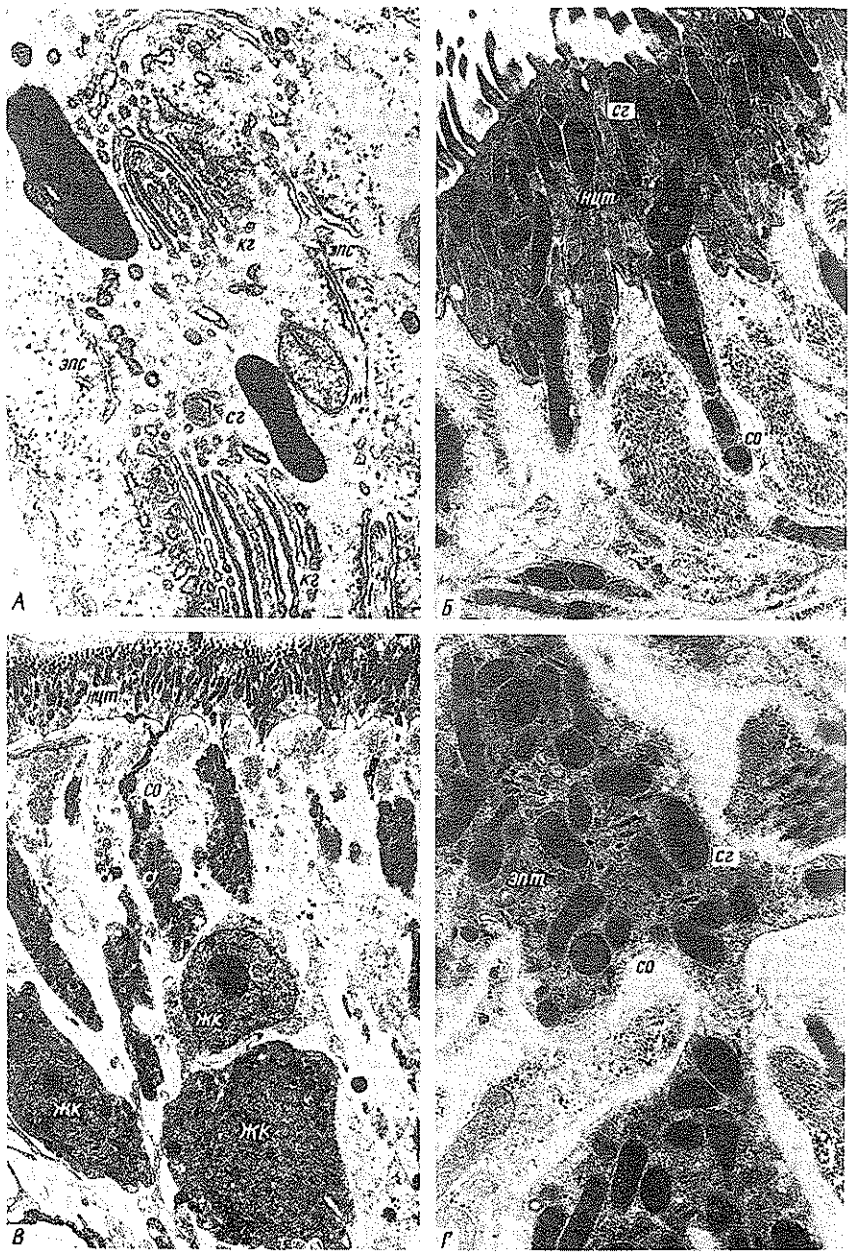

Г
Эпт

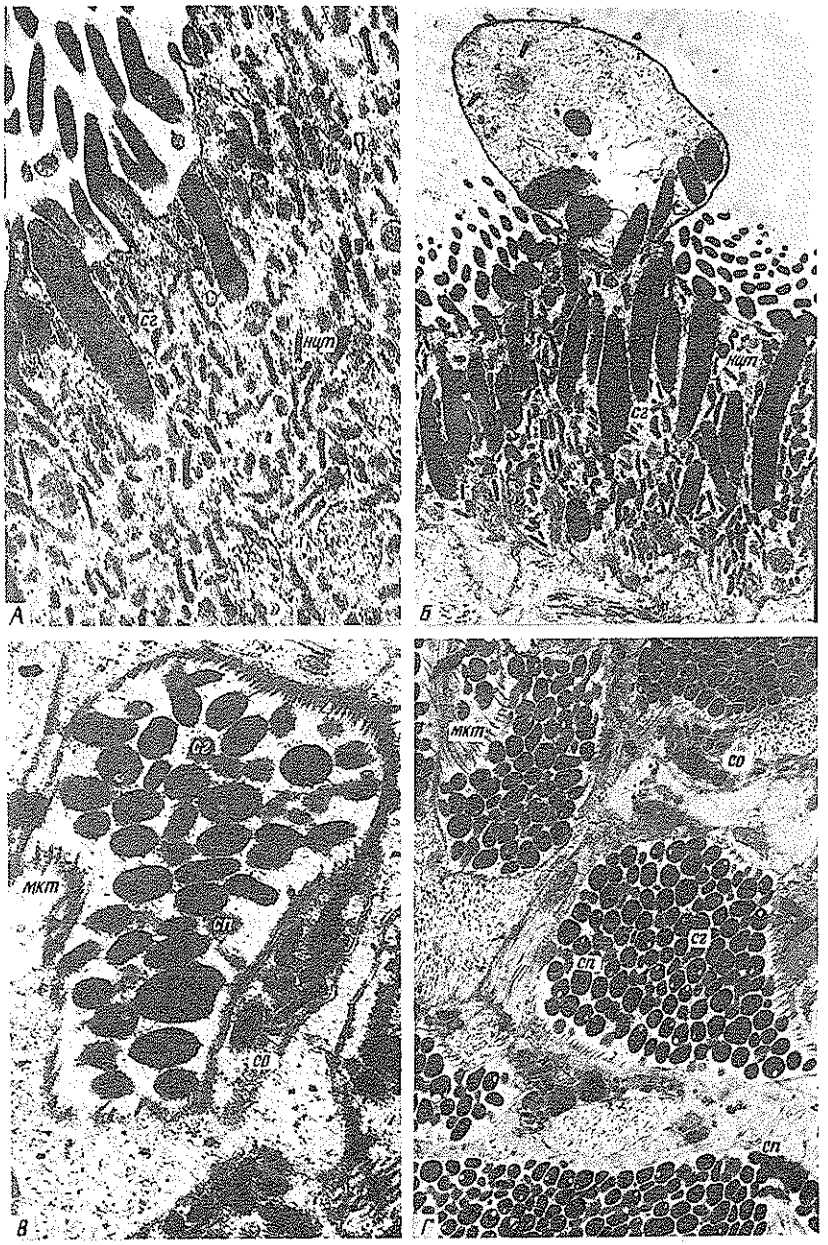

А
ПМ
КМ
КМ
ПМ
Б
КМ
ПМ
КМ
В
ПМ
МО
КМ
МО
Г
ПК
ЭВм

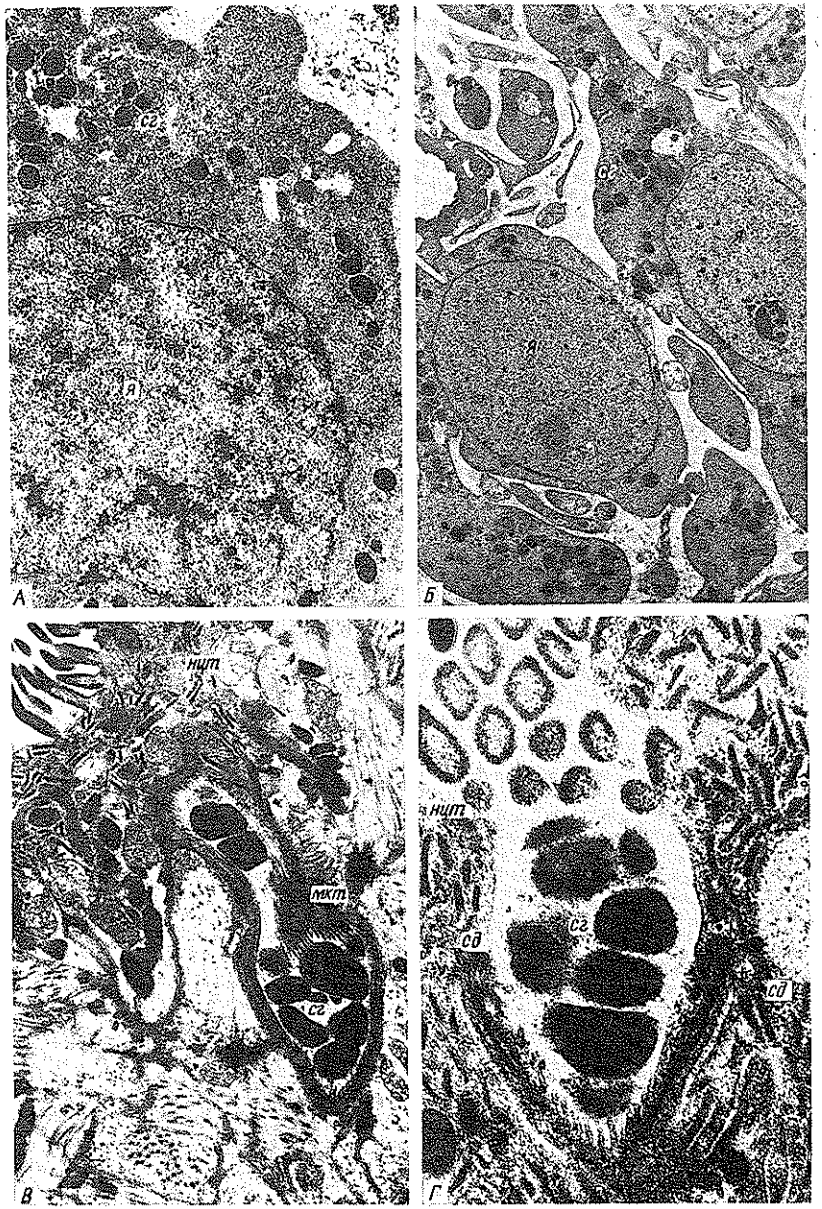

А
ПМ
ПМ
ПМ
Б
ПМ
В
ПМ

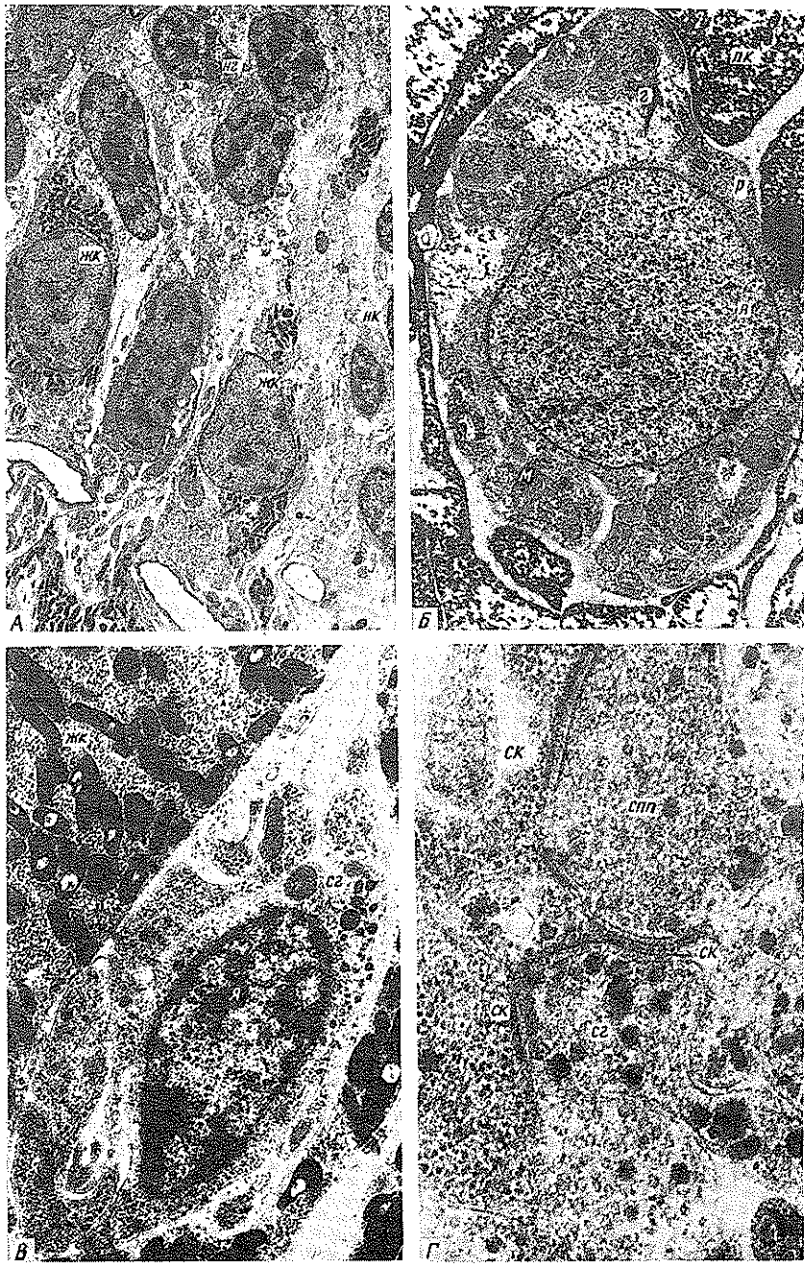

А
Я
С2
К2
Б
Я
С2
В
С2
Г
Я
С2

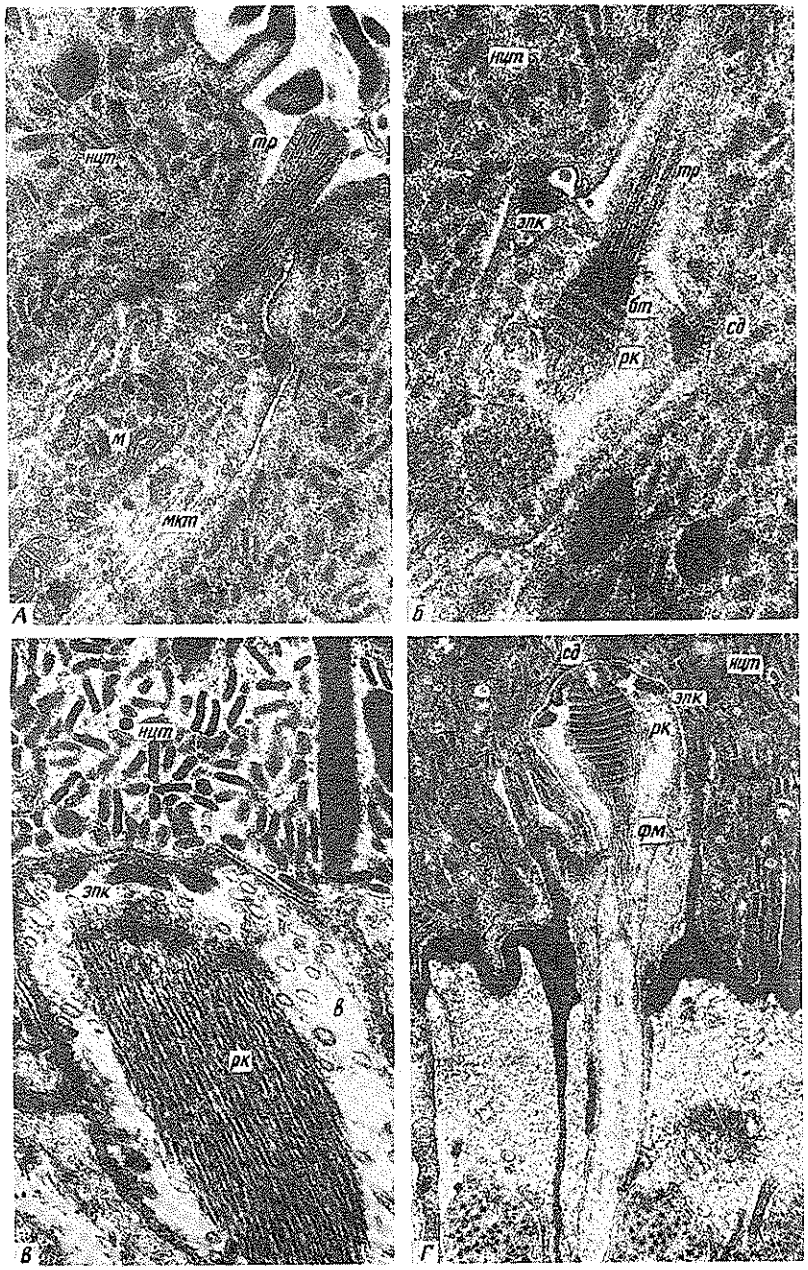

А
ММ
С2
С2
Б
ММ
С2
СП
С2

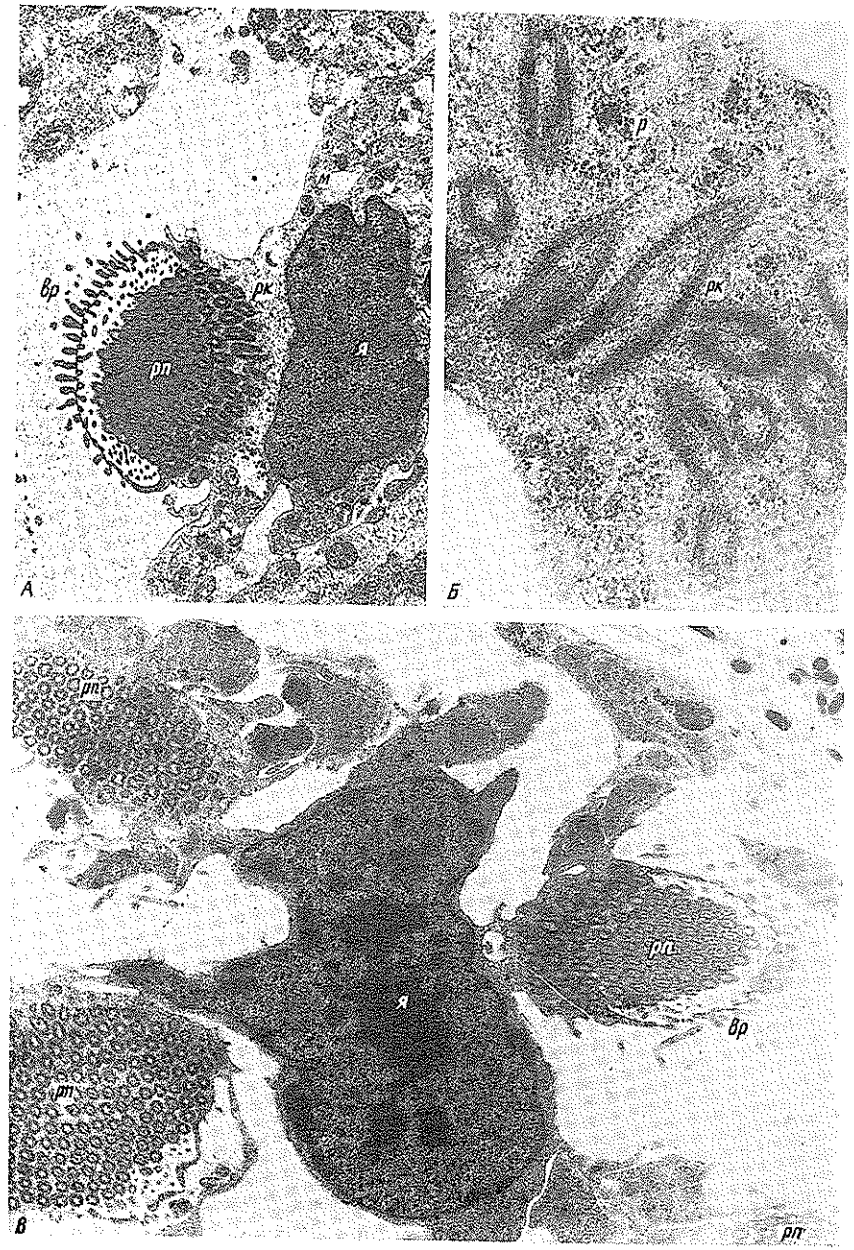

А
эпс
кг
эпс
эпс
м
сг
кг
кг
Б
сг
нцт
со
В
нцт
со
жк
жк
жк
Г
сг
эпт
со

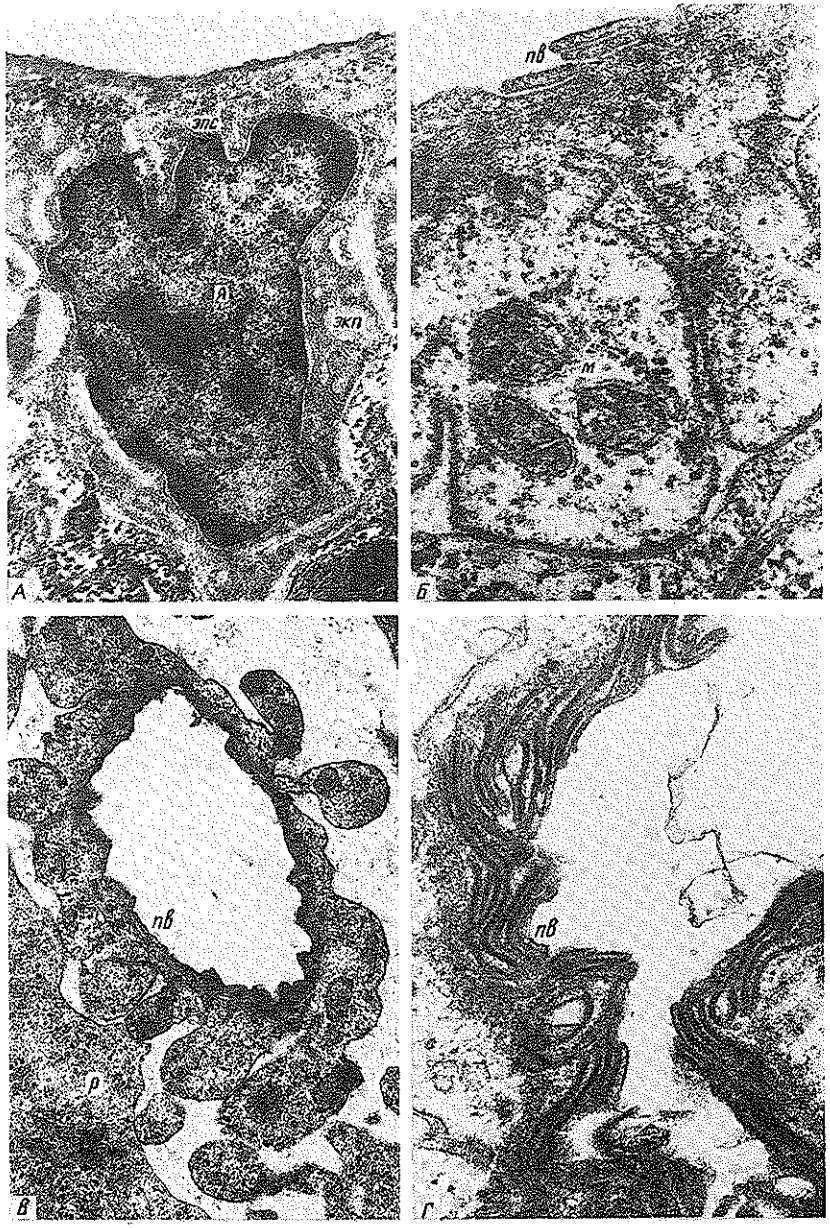

А
сг
нцт
Б
сг
нцт
сг
В
сг
мкт
сп
со
Г
мкт
со
сг
сп
сп

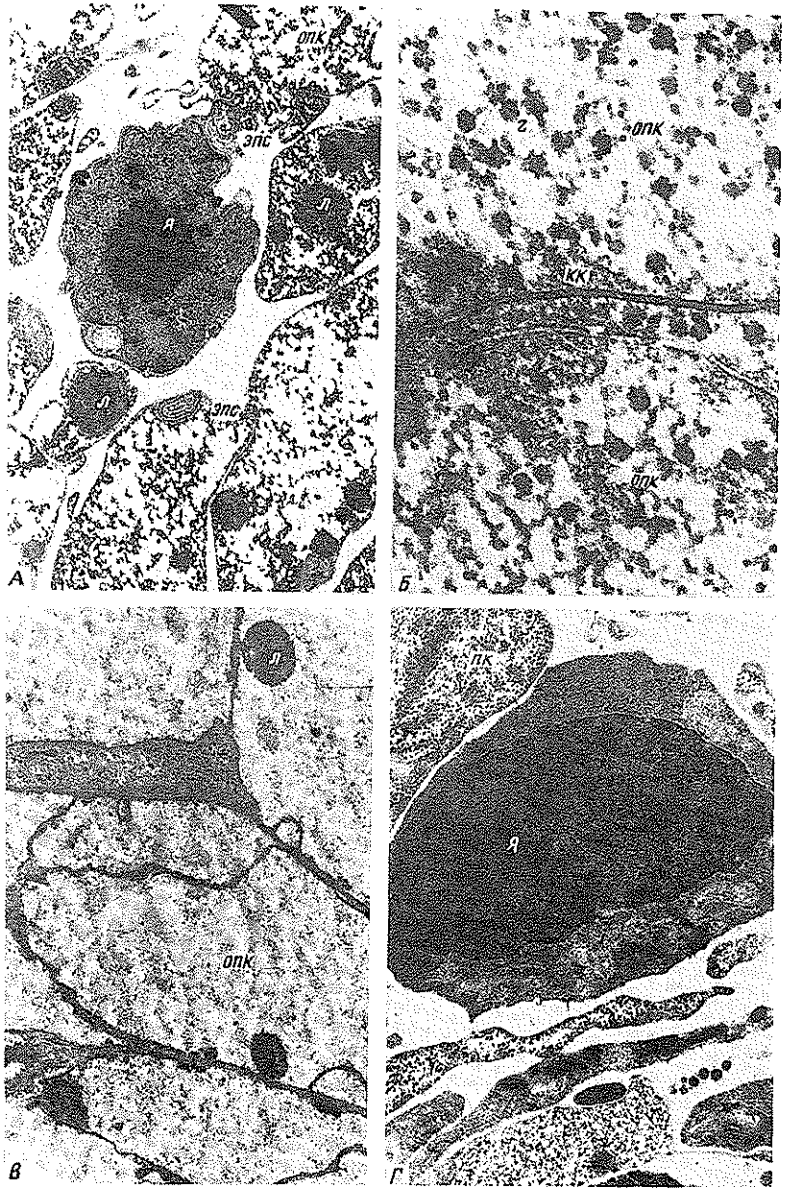

А
Б
В
Г
С2
НЦТ
МКТ
СД


А
Б
В
Г
НЦ
ЖК
НК
ПК
СПП
СК
С2

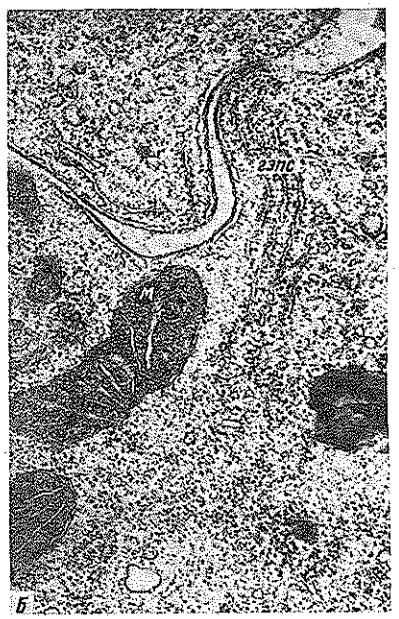

нцт
тр
м
мкт
А
нцт
тр
элк
бт
сд
рк
Б
сд
нцт
нцт
элк
рк
фм
элк
в
рк
В
Г


м
вр
рк
рл
А
р
рк
Б
рлт
я
вр
рлт
рлт
В


эпс
Я
экп
А
пв
м
Б
пв
р
В
пв
Г

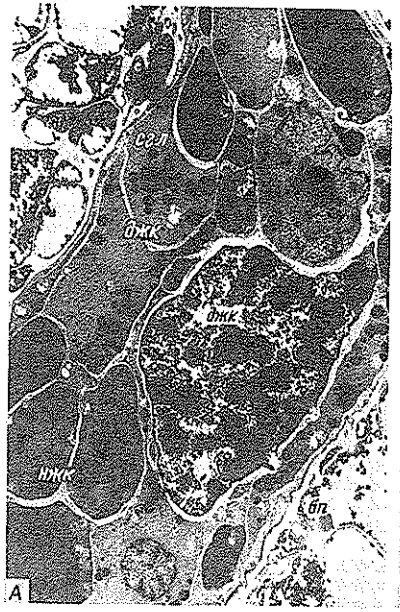

опк
эпс
А
Л
эпс
опк
г
ККГ
опк
Б
В
ПК
Я
Г


ГЭПС
Я
А

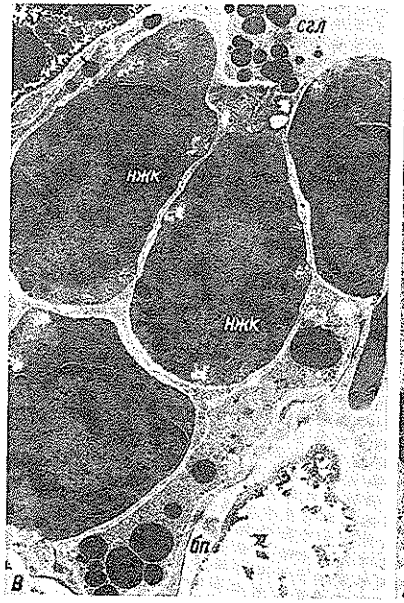

ГЭПС
М
Б

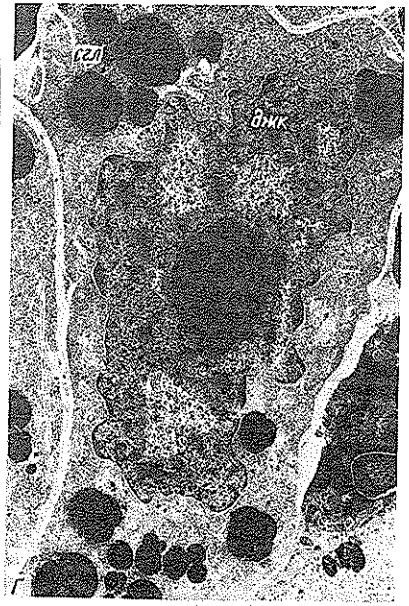

Г
ЛГ
В

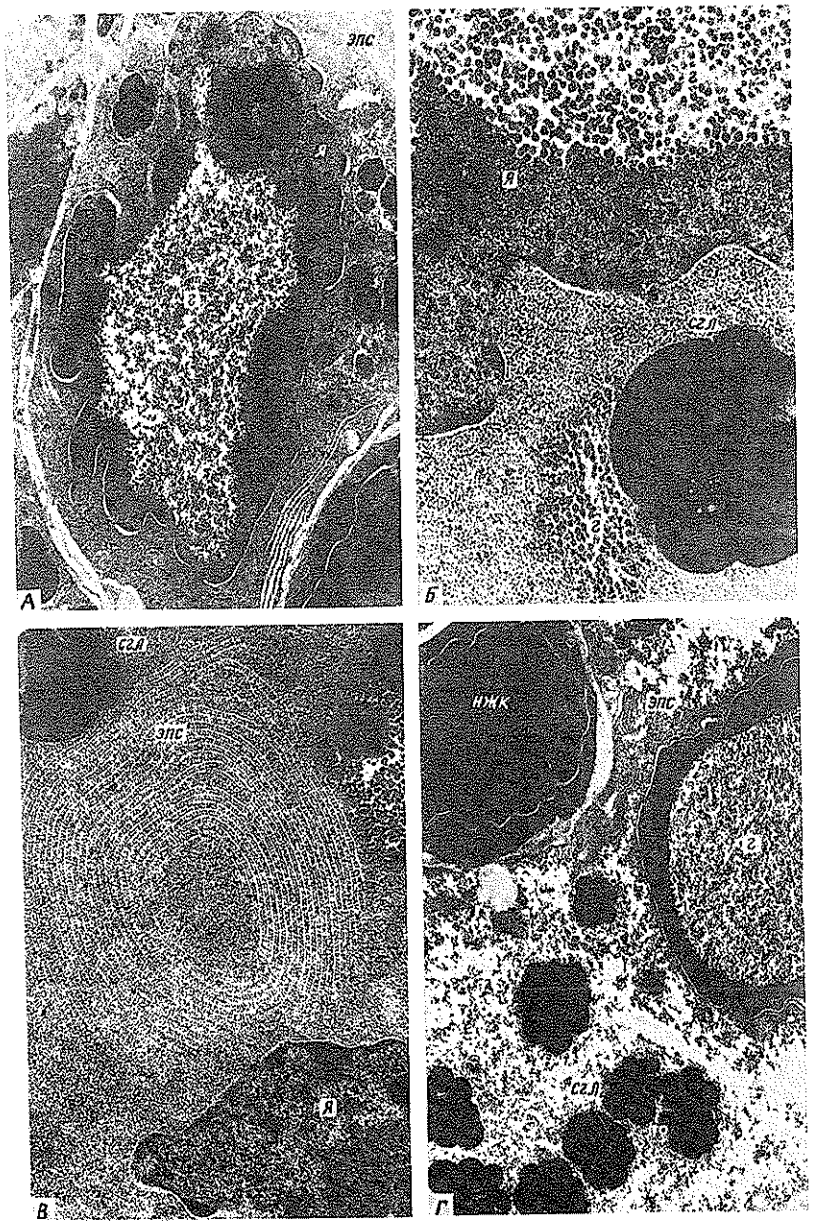

М
Я
Г


СГЛ
ОЖК
ОЖК
НЖК
БП
БП
А


БП
Б


СГЛ
НЖК
НЖК
БП
В


СГЛ
ОЖК
Г



от неотенической предковой формы (или форм) берет начало филогенетическая ветвь цестод, представители которой, за исключением анцестральных, никогда не имели стробилярной стадии.

Большинство сторонников такого пути возникновения монозоичности и неотении у цестод рассматривали кариофиллид как половозрелые личинки; Caryophyllaeus и близкие к ним формы кариофиллид признавались неотеническими, или прогенетическими, плероцеркоидами (Janicki, 1918; Nybelin, 1918, 1922; Wisniewski, 1930; Fuhrmann, 1931; Hyman, 1951; Janiszewska, 1954; Stunkard, 1962; и др.). Представители рода Archigetes рассматривались либо как неотенические процеркоиды (Stunkard, 1937; Wardle, McLeod, 1952; и др.), либо как примитивная, но не личиночная форма цестод (Rosen, 1918; et al.).

Согласно другой гипотезе, предложенной Клаусом (Claus, 1889), кариофиллиды первоначально являлись монозоичными цестодами и никогда не имели стробилярной стадии, т.е. монозоичность - древний анцестральный признак строения цестод этой группы. Стробиляция у других групп цестод возникла вторично как результат перехода к более благоприятным пищевым условиям, каковыми является кишечник позвоночного хозяина. Относительно возникновения стробиляции у цестод из монозоичного плана строения существуют различные теоретические предположения. Наиболее известные из них принадлежат Беру (Baer, 1952, 1962). Турбеллариообразный предок цестод, съеденный рыбой, прикреплялся к кишечнику рыб, достигал зрелости и выделял яйца во внешнюю среду через анальное отверстие хозяина. Яйца заглатывались беспозвоночными (олигохеты или ракообразные), в их кишечнике личинка выходила из яйца и мигрировала в полость тела. В свою очередь, этих беспозвоночных поедали рыбы, в кишечнике которых несегментированная личинка достигала зрелости, становясь взрослой цестодой. В процессе длительной связи с рыбами у таких цестод возник стробилярный тип строения. Поскольку у многих псевдофиллидных цестод в жизненном цикле обязательно наличие двух хозяев, которыми являются рыбы (дополнительный, окончательный), Бер заключает, что кариофиллиды возникли из примитивных псевдофиллид, и на этом основании рассматривает их как отдельную тупиковую ветвь псевдофиллидного ствола цестод.

Придерживаясь мнения о первичности монозоичного плана строения цестод, Станкард (Stunkard, 1967) не отвергает гипотезу возникновения кариофиллид от псевдофиллидного предка. Он считает, что более примитивными являются те цестоды, которые первоначально паразитировали у ракообразных, а кариофиллиды связаны в своем становлении непосредственно с олигохетами. Кроме того, плероцеркоид, по его мнению, вероятно, является реликтовой формой раннего развития псевдофиллид, когда их предки становились зрелыми, паразитируя у рыб. С появлением новых эволюционных групп позвоночных - птиц, млекопитающих - возникли и новые звенья в пищевых связях этих животных, а

следовательно, и в циклах развития цестод, что обусловило перенос их репродуктивной фазы в новых хозяев. Так возник триксенный тип развития, характерный для многих псевдофиллидных цестод. Однако М.Н.Дубинина (1966) не соглашается с подобной трактовкой происхождения кариофиллид от общего с псевдофиллидами предка.

Другая интерпретация теории Клауса предложена Ллевеллином (Llewellyn, 1965). Он, наоборот, производит стробилярных цестод от кариофиллидного предка, который эволюционировал вместе с гирокотилидно-моногенейной линией. Моногенеи, адаптировавшись к жизни в кишечнике, дали начало кариофиллидам и стробилярным цестодам за счет появления в цикле развития промежуточного (беспозвоночного) хозяина.

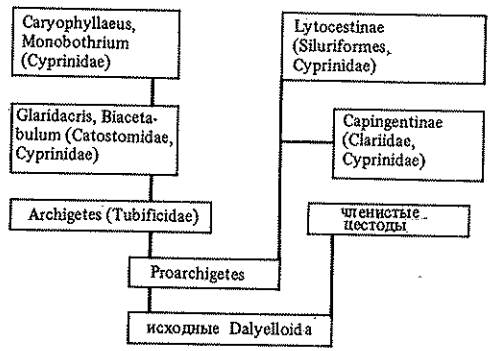
Большинство упомянутых исследователей связывают возникновение цестод, и кариофиллид в частности, с рыбами, считая их первичными хозяевами, беспозвоночных - вторичными. Явление же неотении у цестод рассматривается как следствие выпадения из жизненного цикла какого-либо хозяина - дефинитивного или промежуточного, возникшее в более поздний период. Ю.Л.Мамаев (1975), считая началом становления паразитизма у цестод появление позвоночных и рыб, признает, что кариофиллиды под влиянием прогенеза вторично приобрели монозоичный план строения тела. По его мнению, прогения у Archigetes - результат сокращения в жизненном цикле этих цестод числа хозяев (рыб) и приобретение способности достигать зрелости в промежуточном хозяине - олигохетах. О существовании в развитии Archigetes двух хозяев, по мнению автора, говорит наличие прикрепительных органов у процеркоидов, возникновение которых следует рассматривать как приспособление к паразитированию в кишечнике рыб.

Существует мнение о происхождении цестод от турбеллярий и первичности связи их паразитарных систем с беспозвоночными животными (Cameron, 1956; Stunkard, 1975; Дубинина, 1974; Кулаковская, 1976; Кулаковская, Демшин, 1978; и др.).

М.Н.Дубинина (1974) аргументирует эти выводы данными о высокой степени морфологического развития личинок Amphilina в бокоплавах. Позвоночные хозяева (рыбы) появились в их жизненном цикле значительно позже. Жизненный цикл амфилин, по ее мнению, претерпел вторичное усложнение, а не наоборот.

Представления о происхождении и историческом развитии кариофиллид О.П.Кулаковской (1976) сводятся к следующему. Кариофиллиды обособились от общего предка паразитических плоских червей, которыми были древние далиеллиды, раньше других цестод. Это произошло в раннем палеозое или даже в протерозое в период обособления олигохет от общего ствола кольчатых червей. И тем самым кариофиллиды прошли более длительный путь эволюции совместно с олигохетами, в которых они достигали половой зрелости. В результате такой длительной сопряженной эволюции с олигохетами у кариофиллид выработалась к ним

узкая специализация. Основными признаками такой специализации служат: отсутствие приспособлений для флотации у яиц; уплотнение оболочек яйца, защищающих зародыш от воздействия неблагоприятных условий внешней среды; отсутствие свободно плавающей личиночной стадии - корацидия, в результате чего онкосфера в яйце утратила ресничную оболочку; отсутствие специальных прикрепительных органов. В силу узкой специализации к олигохетам переход кариофиллид к паразитированию в рыбах произошел в середине мелового периода после обособления от ствола костистых рыб Cypriniformes гораздо позже других видов цестод. Низкий уровень организации кариофиллид [(монозоичная стробила.- ? Авторы), расположение желточников по всему телу, сетчатая, а не ствольная выделительная система] объясняется также их длительной адаптивной эволюцией в олигохетах, что тормозило прогрессивное развитие этой группы цестод. Свидетельством такого образа жизни является способность некоторых современных видов кариофиллид достигать зрелости в организме олигохет. В процессе дальнейшего исторического становления одни группы кариофиллид остановились в своем развитии на более низком уровне организации, другие несколько продвинулись вперед. Наиболее прогрессивными среди современных кариофиллид О.П.Кулаковская считает представителей подсемейства Lytocestinae, размеры тела которых значительно увеличились, желточники переместились в кортикальную паренхиму, наружный семенной пузырек - вовнутрь бурсы циргуса, и в промежуточном хозяине морфологическое развитие личинок ограничено. Наиболее примитивными группами автор считает роды Archigetes, Biacetabulum, Glaridacris, Monobothrium, у которых сохранились примитивные черты организации - расположение желточников в медуллярной паренхиме, наличие наружного семенного пузырька и церкомера у половозрелых форм. Представители Capingentinae, у которых желточники частично переместились в кортикальную паренхиму, занимают промежуточное положение. О.П.Кулаковская предлагает следующую схему гипотетических филогенетических связей кариофиллид:



Развивая эту точку зрения, О.П.Кулаковская, Н.И.Демшин (1978) на основе анализа существующих гипотез об эволюции и филогении цестод и собственных данных по морфологии, экологии и онтогенезу представителей различных групп цестод вносят некоторые уточнения в вопрос филогении плоских червей в целом и кариофиллид в частности. Как полагают авторы, возможными предками цестод были бескишечные личинки древних турбеллярий, возможно предки Rhabdocoela и Acoela. Древние предки цестод отделились от общего ствола турбеллярий в начале палеозоя с появлением беспозвоночных, в частности олигохет и ракообразных, и перешли к паразитированию в организме последних. Кариофиллиды произошли от древних предков цестод, которые приспособились к паразитированию в олигохетах, вначале в их кишечнике, а затем - в полости тела. В результате совместной длительной эволюции с хозяевами у кариофиллид возникли упомянутые выше черты специализации к олигохетам. Перешедшая к паразитированию у ракообразных группа древних турбеллярий дала начало современным ветвям цестод, личиночная стадия которых развивается в полости тела главным образом копепод. Так как продолжительность сопряженной эволюции этих цестод с хозяевами была меньше, у них наряду с адаптивными чертами (быстрый темп развития зародыша в яйце, обусловленный коротким периодом жизни хозяев) сохранились некоторые признаки свободно живущих предков (свободно живущая непаразитическая стадия - корацидий с ресничным покровом). С появлением позвоночных начался новый этап в эволюции цестод, развитие отдельных ветвей которых шло разными путями и темпами. Малоспециализированные цестоды легче и быстрее осуществляли переход к новым хозяевам (ими могли быть предки современных псевдофиллид, трипаноринхов, тетрафиллид, циклофиллид). Узкоспециализированные к своим хозяевам предки кариофиллид вследствие длительной сопряженной эволюции перешли к паразитированию в рыбах значительно позже, после обособления Cypriniformes. Дальнейшая эволюция кариофиллид в рыбах проходила неодинаково, о чем свидетельствует различный уровень организации их современных представителей. Одни из них до сего времени существенно не изменили свой первичный цикл развития и находятся в состоянии эволюционного "покоя", оставаясь паразитами олигохет (Archigetes). Другая группа (Biacetabulum, Glaridacris) развивается с участием рыб или без них. Наличие ботрий у представителей этих родов О.П.Кулаковская, Н.И.Демшин связывают именно с паразитированием их предков в кишечнике олигохет, но сохранившимися при переходе в целом этих хозяев, когда они стали выполнять роль промежуточных хозяев. У наиболее рано перешедших к паразитированию в рыбах кариофиллид развились фестончатые сколексы. Таким образом, по мнению О.П.Кулаковской, Н.И.Демшина, кариофиллиды - это своеобразная самостоятельная группа монозоичных цестод, рано отделившаяся от общего ствола ленточных червей и образовавшая отдельную ветвь. Становление ее происходило независимо от сегментированных

цестод. Предки их начали паразитический образ жизни в кишечнике олигохет с последующим переходом в полость тела. Переход их к позвоночным хозяевам наступил довольно поздно вследствие узкой специализации к беспозвоночным хозяевам. В настоящее время для них характерна фаза "эволюционной паузы или эволюционного покоя".

Несколько позже к сходным заключениям пришли Барт и Ярецкая (Burt, Jarecka, 1982).

Попытки прояснить вопросы происхождения кариофиллид на основе данных их эмбриологии и цитогистологии предприняты А.А.Базитовым (1976 а, б, 1981). Цитогистологический анализ элементов паренхимы и субтегумента кариофиллид привел А.А.Базитова к выводу, что характерные для кариофиллид отличительные черты тканевой организации - необласты паренхимы с их высокой базофилией, разбросанные по всему телу, четко отграниченные друг от друга камбиальные элементы субтегументальной зоны и паренхимы - не могли возникнуть в ходе эволюционного становления их как паразитов олигохет и пресноводных рыб, а были унаследованы от своих предков - турбеллярий. Автор считает, что кариофиллид следует рассматривать либо стоящими дальше от цестод, чем от других церкомерных червей, либо на примерно равном расстоянии от тех и других. Тем самым он возводит кариофиллид в ранг отдельного класса наравне с цестодами, гирокотилидами и амфилинидами.

Мацкевич (Mackiewicz, 1972 а), не высказывая определенной точки зрения на происхождение кариофиллид, отмечает следующее. Отсутствие в жизненном цикле кариофиллид свободно плавающей личинки - корацидия - и плероцеркоида, использование олигохет в качестве промежуточных хозяев, одинарный набор половых органов в несегментированном теле (по мнению большинства исследователей, предшествовавшем стробилярному строению тела у цестод), строение сколекса, характерное практически только для этих цестод (за исключением Eubothrium, Ligula), широкое географическое распространение и приуроченность к паразитированию у примитивных пресноводных рыб позволяют рассматривать данную группу гельминтов не как неотенические формы цестод, а как ветвь ленточных червей, значительно отличающуюся от псевдофиллид, на наиболее близкую к ним.

Мальмберг (Malmberg, 1981) утверждает, что монозоичные цестоды являются настоящими взрослыми формами, которые "морфологически находятся приблизительно на том же эволюционном уровне (развития), что и плероцеркоиды дифиллоботриид".

Спустя 10 лет Мацкевич (Mackiewicz, 1982 а, в) несколько дополняет свою концепцию, опираясь на данные о биологических особенностях кариофиллид и анализ возможных причин возникновения явления прогенеза, или неотении. Особенности морфологии каждой стадии развития кариофиллид (в олигохетах и рыбах), процветание этих цестод в настоящее время указывает на эволюционное становление этой группы от одной или многих, но мало отличающихся производных форм, так как трудно предста-

вить, чтобы монозоичность возникла как вторичное явление (вследствие прогенеза на стадии плероцеркоида) у такого значительного числа видов в одно и то же время. Поэтому зрелая, несущая яйца плероцеркоидообразная стадия в позвоночном хозяине должна рассматриваться как истинная, а не прогенетическая, или неотеническая, взрослая форма. Однако Archigetes следует считать прогенетическим процеркоидом, так как зрелая стадия его в олигохетах имеет признаки личинки, которые утрачиваются при попадании процеркоида в рыбу. За счет прогении цикл развития кариофиллид укорачивается настолько, что они достигают зрелости на самой ранней из возможных стадий - процеркоида, т.е. это наиболее короткий из возможных для цестод циклов развития. Происходило это, как полагает Мацкевич, под воздействием целого комплекса факторов. Один из них - небольшой размер тела процеркоидов, что позволяло им оставаться в полости тела олигохет, не вызывая их гибели. Для успешного закрепления этого явления необходимо, чтобы прогенетическая личинка либо далее попадала в рыбу, что способствует большему рассеиванию яиц, либо существовало локальное распределение и большая численность олигохет, при которых не требуется широкая диссеминация яиц и полное развитие успешно завершается только в одном хозяине. При сочетании таких оптимальных условий укороченный цикл может быть прогрессивным. В противоположном случае цестоды, обладающие таким редуцированным циклом развития, обречены на вымирание. По этой причине разумнее рассматривать Archigetes как конечную форму в длинной истории эволюции, а не начальную, как предковый тип, давший начало стробилярным формам цестод. Если же рассматривать прогенез у кариофиллид как шаг вперед, т.е. ведущий к приобретению плероцеркоидной стадии, то при сравнении явления прогенеза у псевдофиллид на стадии плероцеркоида и уровень морфологического развития его невозможно представить, каким образом такая стадия могла бы стать прогенетической до того, как она попала в полость тела рыб.

Сцидат (Szidat, 1959) считал, что гипофизарные гормоны и гормоны щитовидной железы хозяина могут быть ответственны за неотеническое развитие у кариофиллид, как это имеет место при гормональной регуляции появления неотенических генераций и созревания у головастиков и лягушек моногеней Polystomum intederrimum; неотения у цестод и трематод, возможно, связана с гормональными изменениями в хозяине вследствие миграции паразитов в другую среду или из нее, подобно тому как происходит миграция рыб родов Gasterosteus и Salmo из морских в пресные воды. Принимая во внимание точку зрения Сцидата, Мацкевич предполагает, что анцестральными хозяевами древних кариофиллид могли быть мигрирующие морские рыбы, а не пресноводные (Ostariophysi), как принято считать. И хотя в настоящее время кариофиллиды не зарегистрированы у морских рыб, но обнаружение в качестве основных хозяев кариофиллид в Северной Америке катостомидных рыб, которые имеют

явно выраженное миграционное поведение, может в какой-то степени служить подтверждением такому предположению.

Собственные исследования морфологии, жизненных циклов, распространения цестод, в частности псевдофиллид и кариофиллид, а также анализ литературных данных позволяют нам высказать свою точку зрения.

Эволюция кариофиллид при всем их своеобразии неразрывно связана с эволюцией цестод в целом. Несомненно, кариофиллиды - наиболее древняя группа цестод, связанная в своем становлении с олигохетами и рыбами. В пользу древности кариофиллид свидетельствуют существенные отличия их морфологии и жизненных циклов от таковых других групп цестод.

Одно из направлений эволюции жизненного цикла низших цестод характеризуется сокращением числа хозяев при сохранении всех стадий онтогенеза. Путь перехода от 3- к 2-хозяинному циклу находит свое отражение в развитии цестод родов Caryophyllaeus, Bothriocephalus, некоторых Eubothrium, Proteocephalus и др. Это связано с тем, что в пресных водах по сравнению с океаническими просторами существенно увеличивается пространственная близость хозяев и усиливаются их трофические связи (Куперман, 1982). Поскольку карповые рыбы на первых этапах становления были преимущественно бентофагами, адаптация кариофиллид к ним шла по пути освоения бентосных промежуточных хозяев, которыми оказались олигохеты.

Другое направление эволюции - вторичное упрощение жизненных циклов низших цестод, осуществляется путем прогрессирующей неотении.

Перенос закладки и развития половой системы на более ранние стадии жизненного цикла - явление чрезвычайно широко распространенное среди паразитических организмов, что обусловлено избытком пищевых ресурсов и стимулируется необходимостью увеличения яйцевой продукции и ускорением размножения. Так, например, основная часть морфофункционального развития лигулид, включая формирование половых комплексов, переносится на стадию плероцеркоида. В окончательном хозяине имеет место лишь сравнительно короткий период полового созревания (Дубинина, 1966). Полное созревание лигулид может происходить не только в кишечнике окончательного хозяина - птиц, но и на стадии плероцеркоида в полости тела рыб, содержащихся при повышенной температуре (Дубинина, 1960).

На более ранних стадиях развития происходит перенос не только формирования полового аппарата, но и органов прикрепления. Так, у некоторых процеркоидов псевдофиллидных (Bothrimonus, Cyathocephalus, Bothriocephalus) и протеоцефалидных (Proteocephalus) цестод, паразитирующих в полости тела беспозвоночных, наблюдается формирование ботрий и присосок, которые функционируют только на следующих стадиях у плероцеркоидов и взрослых особей, обитающих в кишечнике хозяина. Это явление имеет важное адаптивное значение.

Такое направление эволюции находит свое завершение у представителей кариофиллидных цестод родов Archigetes, Glaridacris. Благодаря полному прогенезу у представителей этих родов в жизненном цикле может выпадать еще одна стадия развития и число хозяев сокращается до одного. В целоме олигохет обитают половозрелые процеркоиды, сохраняющие церкомер и имеющие сходные черты строения с процеркоидами других гвоздичников.

В пользу того, что зрелые особи Archigetes из полости тела олигохет представляют собой процеркоид, а не взрослую особь (Кулаковская, Демшин, 1978; Базитов, 1981), свидетельствуют особенности их ультраструктуры и наличие хорошо развитого церкомера (Куперман, 1982). Изучение ультратонкой организации A. sieboldi показало, что покровы их имеют типичное для цестод строение (Поддубная и др., 1984). На поверхности тегумента половозрелого процеркоида присутствуют два типа микротрихий: на передней части тела – конусовидные, которые несут обычно фиксаторную функцию, способствуя удержанию цестод в кишечнике хозяина, а на средней и задней частях тела – трубчатые, которые выполняют трофическую функцию, увеличивая мембранную абсорбционную поверхность.

Возникновение микротрихий, равно как и их структурная и функциональная дифференциация в разных отделах тела цестод, рассматривается как результат их адаптации к существованию в кишечнике позвоночных животных (Куперман, 1980). Формирование микротрихий на ранних этапах развития – у процеркоидов – очень важно, так как позволяет плероцеркоидам многих видов цестод перейти к паразитированию в кишечнике хозяина. Однако для Archigetes, развитие которого чаще заканчивается в полости тела беспозвоночных – олигохетах, микротрихии, особенно фиксаторного типа, не требуются. Наличие микротрихий у A. sieboldi, как и дифференциация их на два типа, показывает, что сокращение жизненного цикла до одного хозяина у этого вида цестод произошло относительно недавно. В связи с этим у них закладываются и сохраняются органы и структуры, необходимые для паразитирования в кишечнике следующего хозяина. Формированию микротрихий на поверхности тегумента A. sieboldi предшествует стадия микроворсинок, наблюдаемая также у процеркоидов псевдофиллид, протеоцефалид (Куперман, 1978) и циклофиллид (Hess, 1980). Лишь на церкомере у A. sieboldi микроворсинки сохраняются на протяжении всего развития, как и у большинства изученных цестод других групп.

Церкомер A. sieboldi имеет крупные размеры, равные телу червей. Тегументальные клетки церкомера активно функционируют. Необычное явление, наблюдаемое у A. sieboldi, связано с наличием в церкомере элементов половой системы – желточников (Поддубная и др., 1984). Необходимость высокой продуктивности яиц при сравнительно небольших размерах особей привела к использованию церкомера для расположения в нем желточников.

Для A. sieboldi характерна почти полная редукция тегументальных желез, секрет которых несет функцию защиты кишечных цестод от воздействия ферментов кишечника и иммунного влияния хозяина. У кариофиллид (C. laticeps, Kh. sinensis и др.), паразитирующих в кишечнике рыб, тегументальные железы развиты чрезвычайно сильно, образуя мощный железистый комплекс (Kuperman, Davydov, 1982). Вместе с тем у A. sieboldi, как и у процеркоидов других групп цестод, хорошо развиты железы проникновения. Важно отметить наличие у A. sieboldi трех пар нервных стволов, свойственных процеркоидам псевдофиллидных цестод (Triaenophorus, Eubothrium) (Котикова, Куперман, 1977).

Наличие на поверхности тела A. sieboldi микротрихий, специализированных для функционирования в кишечнике позвоночных животных, отсутствие тегументальных желез и наличие сильно развитых желез проникновения и активно функционирующего церкомера свидетельствует о неотенической природе этой группы цестод и вторичном сокращении их жизненного цикла.

Можно предположить, что сколекс личинки предков кариофиллид был лишен каких-либо прикрепительных органов, а также церкомера. Развитие этих органов могло произойти при длительном пребывании онкосферы в кишечнике промежуточных хозяев-олигохет, чего не наблюдается у современных представителей этой группы цестод (Демшин, 1978, 1981).

Как известно, сколекс с прикрепительными органами у представителей некоторых групп цестод частично или полностью формируется на стадии процеркоида в полости тела промежуточного хозяина – беспозвоночного. Установлено также, что половые отверстия взрослых особей кариофиллид, достигающих половой зрелости в полости тела олигохет, не функционируют и прикрыты тегументальной пленкой. Яйца никогда не выделяются в полость тела олигохет. Исключение составляют случаи, когда из-за большого числа их происходит разрыв самого процеркоида. Наличие церкомера и дифференциация микротрихий на два типа свидетельствуют, что это – процеркоидная личинка. Все это, несомненно, доказывает первоначальное существование у кариофиллид дефинитивного хозяина – позвоночного, а не олигохет.

Поскольку цестоды, как и все Cercomeromorpha, имеют морское происхождение, то и кариофиллиды имеют тот же генезис. Мы склонны разделить точку зрения Мацкевича, что таковыми могли быть какие-то древние мигрирующие морские рыбы, но становление типа развития, характерного современным кариофиллидам, и расселение их, вероятно, связаны все же с Ostariophysi.

Это в значительной мере соответствует и теории происхождения рыб. Согласно Ромеру (Romer, 1945) и Дарлингтону (1966), общие предки всех древних рыб, вероятно, жили в пресных водах, так как самые ранние ископаемые рыбоподобные позвоночные найдены в отложениях

пресных вод. Костистые рыбы, как считает Ромер, вероятно, возникли в море, некоторые из них затем вернулись в пресные воды. Другие, возникшие от морских сельдей отряда Isospondyli, эволюционировали и дали разнообразные формы в пресных водах больших материков, образовав отряд Ostariophysi. Можно полагать, что возникновение древних кариофиллид связано с паразитированием у древних морских рыб. В период их перехода в пресные воды и с возникновением Ostariophysi предки освоили эту группу рыб. При переходе из моря в пресные воды, вероятно, происходило также освоение древними кариофиллидами олигохет как промежуточных хозяев. Благоприятные климатические условия района становления фауны этих цестод (тропические воды Юго-Восточной Азии) способствовали развитию у них прогенеза. К полному прогенезу на стадии процеркоида смогли перейти лишь те группы кариофиллид, которые имели небольшие размеры тела и не вызывали гибели олигохет. Отсутствие корацидия, уплотнение оболочек яйца и т.п., рассматриваемые О.П.Кулаковской (1976) как черты узкой специализации кариофиллид вследствие длительной совместной эволюции их с олигохетами, как нам кажется, имели следующее значение. Уплотнение оболочки яйца было необходимо для более длительного его сохранения. В условиях теплых тропических вод развитие онкосферы в яйце не требовало длительного времени, важнее было сохранить ее инвазионную способность как можно дольше. Утолщенная оболочка яйца может служить также препятствием для выхода корацидия из яйца. У яиц современных кариофиллид при сравнительно быстром развитии онкосферы она может сохранять инвазионные способности от нескольких месяцев до года.

Таким образом, длительное сохранение онкосферой инвазионности за счет утолщения яйцевых оболочек, утрата свободно живущей личинки, высокий уровень прогенеза процеркоидов в промежуточном хозяине, сокращение сроков развития в дефинитивных хозяевах – те адаптивные признаки, которые в основном способствовали эволюции этой группы цестод. Кариофиллиды, несомненно, филогенетически очень древняя группа цестод. Ее современные представители, имеющие архигетоидный тип развития, наиболее близки к предкам группы, а сокращение жизненного цикла до одного хозяина произошло у них в относительно недавние геологические сроки.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД Caryophyllaeidea Beneden in Carus, 1863

Д и а г н о з: Cestoda. Сравнительно небольших размеров монозоичные гермафродитные цестоды. Сколекс не всегда отчетливо дифференцирован от тела. Его форма чаще всего веерообразно расширенная или прямая, без каких-либо органов прикрепления. Реже он округлый и может быть снабжен слаборазвитыми присасывательными ямками (ботридиями), число которых колеблется от 2 до 10. Шейка неотчетливо выражена или отсутствует. Один набор половых органов. Половые и маточное отверстия располагаются на вентральной поверхности тела в его задней трети, реже в передней половине. Общего цирро-вагинального атриума нет. Матка и вагина открываются или самостоятельно в утеро-вагинальный атриум или общим утеро-вагинальным протоком.

Многочисленные семенники располагаются одним или двумя слоями в медуллярной паренхиме, начинаются на некотором расстоянии от головного конца и доходят до уровня переднего края половых органов (чаще бурсы). Яичник глобулярный, Н-или V-образной формы, занимает всю толщину медуллярного слоя паренхимы. Желточные фолликулы лежат в кортикальной или медуллярной паренхиме или частично в том и другом ее слое. Располагаются они чаще сплошным кольцевым слоем или двумя боковыми полями, занимая пространство от переднего конца тела до уровня переднего края яичника, иногда имеются единичные фолликулы по бокам крыльев яичника. Для большинства представителей характерно скопление желточников в заднем конце тела позади яичника – постовариальная группа, соединяющаяся с основной группой одним или несколькими рядами фолликулов. Семяприемник имеется или отсутствует. Бурса цирруса округлая или удлиненно-овальная, крупная или слаборазвитая. Петли матки либо тянутся до уровня бурсы цирруса, либо заходят за нее антериально. Яйца с толстой скорлупой, снабжены крышечкой. Развитие онкосферы в яйце происходит в воде или в полости тела олигохет. В цикле развития участвует один промежуточный хозяин – Oligachaeta, заражение которого происходит инвазионным яйцом; в полости тела олигохет развивается прогенетический процеркоид. Половозрелые цестоды паразитируют в кишечнике пресноводных рыб, преимущественно карпообразных, реже в полости тела олигохет.

В составе отряда пять семейств: Caryophyllaeidae Leuckart , 1878; Balanotaeniidae Mackiewicz and Blair, 1978; Capingentidae Hunter, 1927; Lytocestidae Hunter, 1927; Wenyonidae Hunter, 1927.

Представители трех семейств паразитируют у рыб фауны СССР.

Определительная таблица семейств отряда Caryophyllaeidea, паразитирующих у рыб фауны СССР

1 (2). Половые отверстия располагаются в задней трети длины тела. Семенники медуллярные ..... 3.

2 (3). Желточники медуллярные ..... Caryophyllaeidae Leuckart, 1878.

3 (4). Желточники кортикальные .....Lytocestidae Hunter, 1927.

4 (3). Желточники частично располагаются в медуллярном, частично в кортикальном слое паренхимы ...Capingentidae Hunter, 1927.

Семейство Caryophyllaeidae Leuckart, 1878

Историческая справка. История изучения кариофиллид начинается с Палласа (Pallas), который в 1781 г. описал под названием Taenia laticeps своеобразную одночленистую цестоду от леща Abramis brama. В 1787 г. Моллер (Müller) обосновал для этого вида род Caryophyllaeus. Год спустя Шранк (Schrank, 1788) описывает еще один вид - catinatus - и помещает его в данный род. Очевидно, не будучи знаком с этими работами, Гмелин (Gmelin, 1790) также основал род Caryophyllaeus для вида T. laticeps. Вследствие этого автором рода одни исследователи считали Моллера, а другие - Гмелина.

Далее история изучения и классификация кариофиллидных цестод тесно связана с систематическими преобразованиями плоских цестод в целом.

В отдельную группу семейственного ранга гвоздичниковых были объединены в 1878 г. Лейкартом, включившим в нее Caryophyllaeus Müller, 1787, Monobothrium Diesing, 1863 и обоснованный им род Archigetes Leuckart, 1878. Названные роды включали в то время около десяти видов цестод.

В 1863 г. Карус (Carus) составил схему классификации цестод, используя название "Platyelminthes" вместо "Platodes", предложенного Бурмейстером (Burmeister, 1856), и "Platyelmia", предложенного Кюхенмейстером (Kuchenmeister, 1855), для плоских червей отрядов Turbellaria, Trematoda, Cestoda. В отряде Cestoda Карус выделяет крупные таксономические группы, которым придает ранг семейства (однако в названиях этих таксонов используется окончание, характерное для обозначения отрядов): Caryophyllaeidea, Diphyllidea, Pseudophyllidea, Taeniaidea и Tetraphyllidea. Этой системы цестод придерживались многие исследователи довольно длительное время.

В 1892 г. Монтичелли (Monticelli) внес существенные перестройки в предложенную Карусом классификацию цестод. Он выделил цестод с одинарным набором половых органов в теле, т.е. монозоичные формы, в отдельный класс Cestodaria, куда включил кариофиллид, амфилинид и гирокотилид. Браун (Braun, 1894-1990) в своем монографическом исследовании "Bronn's Thierrich" в основном принимает воззрения на систему цестод Каруса, но несколько модифицирует ее. Он соглашается с установившейся к тому времени точкой зрения большинства зоологов о выделении плоских червей в отдельный тип животного царства и возводит семейства цестод в понимании Каруса в ранг отрядов, делая в них ряд систематических перестроек. Семейства Caryophyllaeidea и Pseudophyllidea (как понимали Карус и Лейкарт) объединяются в отряде Pseudophyllidea Carus, 1863; семейство Taeniaeidea включает в созданный им отряд Cyclophyllidea и создает отряд Trypanorhyncha, используя название, предложенное Дизингом (Diesing, 1850) для форм с вооруженными хоботками. Объединение кариофиллид с псевдофиллидными цестодами принималось в дальнейшем большинством исследователей.

Люэ (Lühe, 1910) в предложенной им системе цестод относит кариофиллид к Cestoda и включает их в отряд Pseudophyllidea на правах самостоятельного семейства с родами Caryophyllaeus и Archigetes. Предложенная Брауном и модифицированная Люэ система цестод стала основополагающей и используется до настоящего времени. Предлагаемые в последние годы систематические схемы касаются перестроек внутри отдельных таксономических групп цестод.

Нибелин (Nybelin, 1922) хотя и числит вслед за Люэ кариофиллид в составе Pseudophyllidea, но объединяет их в нем с Cyathocephalidae, обособляя в ранге подсемейства Caryophyllaeinae. В состав последнего Нибелин включает роды Caryophyllaeus, Archigetes, Monobothrium и созданный им новый род Caryophyllaeides.

Наиболее существенные преобразования в системе кариофиллид проведены Хантером (Hunter, 1927 a, в, 1929, 1930). Изучая фауну кариофиллид Северной Америки, он внес большой вклад в разработку системы этой группы цестод. Хантер числит кариофиллид в составе Pseudophyllidea, но вновь обособляет их в самостоятельное семейство, выведя их из циатоцефалидных цестод. Внутри семейства Хантер делает существенные перестройки, разделяя его на несколько подсемейств (4) по особенностям строения половых органов и расположению половых отверстий, паразитированию у определенных видов рыб, географическому распространению. В Caryophyllaeinae, кроме описанных к тому времени пяти родов - Caryophyllaeus, Archigetes, Caryophyllaeides, Glaridacris и Monobothrium, он включает основанные им два новых рода - Biacetabulum и Hypocaryophyllaeus. В Lytocestinae им числятся роды: Lytocestus, Balanotaenia, Djombangia и Monobothrioides. Для рода Wenyonia Woodland, 1923 им создается одноименное подсемейство - Wenyoniinae, а Capingentinae - для основанных им родов Capingens, Spartoides и Pseudolytocestus. Однако в 1929 г. последний род Хантер возвел в ранг отдельного подсемейства - Pseudolytocestinae.

В своих исследованиях кариофиллид англо-египетского Судана Вудленд (Woodland, 1923 а, в) провел ревизию семейств Cestodaria, объединив Caryophyllaeidae и Gyrocotylidae в отряде Paralinidea.

Следует вкратце упомянуть о системе, предложенной Поше (Poche, 1926). Развивая точку зрения Монтичелли (Monticelli, 1892), автор распределяет цестод (Cestoidea) в двух "под-подклассах": Amphilinoinei, включающего цестодарных цестод, и Taenioinei - собственно цестод. Последних Поше разделяет на четыре отряда: Bothriocephalidea, соответствующий Caryophyllaeidea и Pseudophyllidea, как их обосновал Карус (Carus, 1863) и позже признавал Браун (Braun, 1894-1990), Echinobothriidea, Taeniidea и Tetrarhynchidea. Эта система в дальнейшем не нашла признания, так как была запутана терминологически.

Пинтнер(Pintner, 1928) в разработанной им системе в классе Cestoidea выделил два отряда - Amphilinidea для одночленистых цестод и Cestoda - истинных цестод. В последний отряд он включил все четыре семейства, предложенные Люэ (Lühe, 1910), как отряды, понизив тем самым их ранг, и добавил еще несколько семейств.

Мола (Mola, 1929) предложил свою оригинальную систему плоских червей (Platoda sine extis) и вслед за Монтичелли разделил их на два класса. Класс Cestodaria Monticelli, 1892 включает три отряда: Amphilinidea Poche, 1922 с единственным семейством Amphilinidae; Gyrocotylidea Poche, 1925 также с одним семейством Gyrocotylidae и Caryophyllidea Mola, 1929 с единственным семейством Caryophyllaeidae Claus, 1879. В классе Cestoda он числит пять отрядов, при этом Pseudophyllidea sensu Carus, 1863 разделяет на отряды: Pseudophyllidea Mola, 1925; Monophyllidea Mola, 1921 и Diphyllidea Mola, 1921, каждый из которых включает по два семейства. Циатоцефалидных цестод, которых Нибелин объединил с кариофиллидами, Мола поместил в отряд Monophyllidea, признавая автором семейства Нибелина.

Фурманн (Fuhrmann, 1931-1933) в своем монографическом исследовании по цестодам вслед за Хантером обособляет кариофиллид в отдельном семействе - Caryophyllaeidae Leuckart, 1878 в системе отряда Pseudophyllidea подкласса Cestoda. Автор принимает предложенную Хантером структуру семейства, включая в него пятое подсемейство - Bovieninae, основанное им для рода Bovienina, созданного для единственного к тому времени вида B.serialis (Bovien, 1926) от Clarias batrachus.

Предложенная Поше, Пинтнером и Монтичелли система цестод не оправдала себя и в последующие десятилетия не была признана подавляющим большинством цестологов. Значительно бо́льшим признанием долгие годы пользовалась модифицированная система плоских червей Браун-Люэ.

С 30-х до начала 60-х годов нашего столетия большинство исследований посвящалось изучению фауны цестод. В этот период было описано много новых видов и родов кариофиллид (около 40 работ) и лишь в немногих исследованиях зарегистрировались таксономические вопросы. Так, Субраманиа (Subramaniam, 1939), изучая цестод рыб Индии, предлагает считать Caryophyllaeidea как отдельный отряд в подклассе

Cestodaria вместе с тремя другими отрядами: Amphilinidea, Gyrocotylidea и обоснованным им новым отрядом Biporophyllaidea.

Наиболее крупными работами этого периода по разработке системы цестод в целом и кариофиллид в частности являются монографические исследования Уордля, Маклеода (Wardle, McLeod, 1952), Жуайе, Бэра (Joyeux, Baer, 1961), Ямагути (Yamaguti, 1959).

Уордль и Маклеод выделяют кариофиллид в самостоятельный отряд, как предлагал Субраманиа (Subramaniam, 1939), помещая его среди других цестод в классе Cestoda. В составе отряда авторы делают существенные преобразования. Они повышают выделенные Хантером подсемейства в ранг семейств, принимая состав Caryophyllaeidae, Capingentidae, Wenyonidae в том же объеме, что и подсемейства Хантера, а в состав Lytocestidae они включают еще два описанных к тому времени рода: Khawia Hsü, 1935 и Stocksia Woodland, 1937. Созданное Фурманном подсемейство Bovieninae в монографии авторов в составе отряда не числится вообще.

При изучении фауны кариофиллидных цестод Европы Янишевская (Janiszewska, 1954) затрагивает вопросы таксономии и систематики отдельных таксонов, но не делает сколько-нибудь существенных преобразований в структуре отряда.

Ямагути (Yamaguti, 1959) в своей сводке мировой фауны цестод соглашается с точкой зрения Уордля и Маклеода о выделении кариофиллид в отдельный отряд, автором которого считает "van Beneden (in Olsson, 1893)". Он помещает отряд в подкласс Cestodaria, как это сделал Субраманиа (Subramaniam, 1939), тем самым еще более отделяя кариофиллид от псевдофиллидных цестод, которых числит в подклассе Cestoda. В рамках отряда Ямагути признает одно семейство - Caryophyllaeidae, с тремя подсемействами, в составе которых делает существенные перестройки. В составе подсемейства Caryophyllaeinae Hunter, 1927 объединяются кариофиллиды, относящиеся к данному таксону и к подсемейству Wenyoninae. В состав подсемейства Lytocestinae Hunter, 1927 им включаются род Bovienia, для которого Фурманн (Fuhrmann, 1931-1933) основал одноименное подсемейство, и Lytocestoides Baylis, 1928. Кроме того, Ямагути провел существенные таксономические изменения на уровне родов. Так, он синонимизирует роды Brachyurus Szidat, 1938 и Glaridacris Cooper, 1920, роды Bothrioscolex Szidat, 1937 и Khawia Hsü, 1935.

Советские гельминтологи (Кулаковская, 1961, 1962 а-д; Дубинина, 1962; Демшин, 1971 а-в; и др.), занимающиеся изучением этой группы цестод, признают правомочность обособления их в отдельном отряде в подклассе Cestoda, согласно воззрениям Уордля и Маклеода (Wardle, McLeod, 1952). Они практически полностью принимают точку зрения Ямагути на структуру отряда, но предлагают ряд перестроек состава отдельных родов.

В 60-70-х годах получены обширные сведения по морфобиологическим особенностям кариофиллид, их онтогенезу, жизненным циклам, популяционной биологии, паразито-хозяинным связям и др. Большой вклад в изучение этих вопросов внесли советские (Кулаковская, 1962 а-д, 1964, 1965; Демшин, 1975, 1978, 1981, 1984; Демшин, Дворядкин, 1980, 1981; и др.) и иностранные исследователи (Calentine, 1962, 1964, 1967; Calentine, DeLong, 1966; Calentine, Williams, 1967; Calentine et al. 1970; Kennedy, 1965, 1966, 1969 a,b, 1971; Mackiewicz, 1963 a,b, 1965, 1967 a,b, 1970; и др.).

На основании анализа особенностей морфологии, биологии, распределения по хозяевам и распространения Мацкевич (Mackiewicz, 1971 a, b, 1981) высказывает свою точку зрения на систему этой группы цестод. Прежде всего он уточняет авторство отряда (van. Beneden in Carus, 1863 вместо "in Olsson, 1893"), помещая его в подкласс Cestoda Carus, 1863. Вслед за Уордлем и Маклеодом (Wardle, McLeod, 1952) он включает в отряд четыре семейства: Caryophyllaeidae Leuckart, 1878, Capingentidae Wardle and McLeod, 1952, Lytocestidae Wardle, McLeod, 1952 и Balanotaeniidae Mackiewicz and Blair, 1978, соглашаясь с точкой зрения Ямагути (Yamaguti, 1959) о синонимизации семейства Wenyonidae Wardle and McLeod, 1952 с Caryophyllaeidae и Bovienidae Fuhrmann, 1931 и Lallidae Johri, 1959 с Lytocestidae Wardle and McLeod, 1952. Автор справедливо отмечает, что до тех пор, пока четко не будет установлена таксономическая значимость отдельных морфологических признаков, систематика кариофиллид остается и будет оставаться сложной и дискуссионной проблемой на уровне всех таксонов: от родов (а в ряде случаев даже видов) до статуса самого отряда и положения его в системе цестод. Как нам представляется, с этим заключением автора следует согласиться. Действительно, таксономический анализ тех или иных родов кариофиллид и выделение новых таксонов в настоящее время основывается на разных морфологических признаках. Наиболее часто для этих целей используются: строение сколекса (форма), расположение петель матки относительно бурсы цирруса, наличие или отсутствие семенного пузырька и постовариальной группы желточников, форма яичника, число половых отверстий, расположение желточников и семенников. Для видовой диагностики служат обычно такие критерии, как размеры и строение бурсы цирруса, яичника, яиц, сколекса, число семенников и желточников и расположение их относительно расстояния от переднего конца тела. Однако в литературе до сего времени нет исследований, посвященных изучению диапазона и форм изменчивости какого-либо из указанных признаков в зависимости от интенсивности инвазии, географического распространения, степени зрелости цестод, размеров и возраста хозяев и др. и их микроэволюционной оценки значимости. Поэтому, возможно, следует согласиться с мнением Мацкевича (Mackiewicz, 1982 a,b) о правомочности разделения крупных таксонов

внутри отряда (на уровне семейств или подсемейств) по характеру расположения продольных мышц в средней части тела и, соответственном расположении относительно них желточных фолликулов и семенников, поскольку эти признаки являются фундаментальными анатомическими характеристиками, отражающими высокий уровень организации, достаточно консервативными и не носящими явно адаптивного характера. Хотя вероятно полагать, что такое подразделение отряда не совсем отражает истинную природу его структуры.

В связи с морфоанатомической монотонностью кариофиллид выделить четкие систематические критерии даже для диагностики родов достаточно трудно. Однако изучение изменчивости тех или иных признаков, выявление на этой основе таксономической значимости их могут в дальнейшем служить построению не столь громоздкой системы отряда.

Мы считаем целесообразным выделение кариофиллид в отдельном отряде в классе цестод и разделяем его на четыре семейства, как это предлагает Мацкевич (Mackiewicz, 1981; 1982 a,b), оставляя возможность для дальнейших преобразований внутри этих семейств.

Что касается точки зрения А.А.Базитова (1981) о выделении кариофиллид в отдельный класс - Caryophyllida, основанной на сравнительном анализе цитогистологических признаков кариофиллид и метамерных цестод (элементы основного типа паренхимных клеток, разграничение отдельных клеточных зон - субтегумента и паренхимы, особенности сперматогенеза) и их эволюционной консервативности, она не представляется достаточно убедительной (см. гл. "Эволюция и филогения"), а предложенный диагноз основанного им класса во многом, если учитывать морфологию и особенности развития всех представителей класса цестод, сходен и отвечает диагнозу класса Cestoda в целом.

Д и а г н о з: Caryophyllaeidea. Тело дорсовентрально уплощено, различной длины. Сколекс неотчетливо отделен от тела, форма его разнообразная, прикрепительные органы отсутствуют или имеется различное число небольших слаборазвитых прикрепительных ямок. Передний край сколекса гладкий или фестончатый. Шейка слаборазвитая или отсутствует. Семенники располагаются в медуллярной паренхиме сплошным слоем или двумя боковыми полями. Передняя граница поля семенников проходит на одном уровне или позади таковой желточников. Бурса цирруса лежит выше уровня петель матки. Наружный семенной пузырек отсутствует или имеется, но слабо выражен. Яичники симметричный, дольчатый, Н-образной формы, расположен в медуллярной паренхиме, частично заходит в ее кортикальный слой. Желточники также располагаются в медуллярной паренхиме несколькими слоями. Постовариальная группа желточников имеется или отсутствует. Половые отверстия лежат на вентральной поверхности в задней трети тела; отверстие цирруса располагается впереди утеро-вагинального атрия, в последнем отверстие вагины впереди отверстия матки. Развитие идет по всем трем известным

типам: архигетоидному, параархигетоидному, кавиоидному. Паразиты карповых рыб и олигохет.

Типовой род: Caryophyllaeus Müller, 1878.

Кроме типового, в составе семейства числится 18 родов, представители 5(6?) из них паразитируют у рыб и олигохет фауны СССР.

Определительная таблица родов Caryophyllaeidae

1 (4). Основная масса петель матки заходит вперед за бурсу цирруса..2.

2 (3). Желточники располагаются сплошным полем или продольными рядами, прерываясь или нет в боковых полях в области яичника. Отверстие цирруса и утеро-вагинальное отверстие располагаются в общем половом атриуме. Головной конец с двумя или шестью присасывательными ямками. Паразиты карповых рыб и олигохет.... ..... Archigetes Leuckart, 1878.

3 (2). Желточники располагаются продольными рядами, задняя граница их достигает уровня переднего края крыльев яичника. Головной конец слабо расширен, без фестонов или присасывательных ямок. Паразиты вьюновых .....Paracaryophyllaeus Kulakowskaja, 1961.

4 (1). Петли матки не заходят вперед за бурсу цирруса. Отверстие цирруса и утеро-вагинальное отверстие располагаются в отдельных гонопорах ..... 5.

5 (6). Желточники располагаются сплошным полем или продольными рядами, задняя граница их доходит до уровня переднего края крыльев яичника. Головной конец с шестью присасывательными ямками, терминальный диск имеется или отсутствует. Паразиты катостомидных рыб. ..... Glaridacris Cooper, 1920.

6 (7). Желточники располагаются сплошным полем ..... 7.

7 (8). Задняя граница желточников доходит до уровня переднего края крыльев яичника. Наружный семенной пузырек отсутствует. Головной конец веерообразно расширен, без присасывательных ямок. Паразиты карповых рыб ..... Caryophyllaeus Müller, 1878.

8 (7). Задняя граница желточников доходит до уровня бурсы цирруса. Наружный семенной пузырек имеется или отсутствует. Головной конец слабо расширен или прямой, с шестью присасывательными ямками или терминальным диском. Паразиты катостомидных, реже карповых рыб. ..... Monobothrium Diesing, 1863.

Род Caryophyllaeus Müller, 1878

Историческая справка. Род установлен Мюллером (Müller, 1878) для вида Taenia laticeps Pallas, 1781 от леща Abramis brama. Он долгое время являлся сборной группой, в которую помещали описываемых от рыб монозоичных цестод, а также личиночные формы и взрослые особи кариофиллид из полости тела олигохет.

В конце 19-го столетия из состава рода были выведены виды, зарегистрированные в полости тела олигохет в половозрелой стадии, и помещены в основанный для них род Archigetes Leuckart, 1878. Объем Caryophyllaeus различными авторами в разное время трактовался по-разному. Люэ (Lühe, 1910) числил в составе рода только один вид – C. laticeps. Нибелин (Nybelin, 1922) включал в него C. syrdariensis Skrjabin , 1913 и C. armeniacus Cholodkovsky, 1915, отмечая сомнительность принадлежности последнего к этому роду. Хантер (Hunter, 1927, 1930) провел ревизию видового состава рода и числит в нем шесть видов. В своих монографических сводках Уордль, Маклеод (Wardle, McLeod, 1952) и Ямагути (Yamaguti, 1959) включает в состав рода практически всех описанных к тому времени гвоздичниковых и относимых в разное время разными авторами к данному роду (15 и 17 соответственно).

Большая работа по изучению и ревизии видового состава рода была проделана в 60-70-х годах советскими и американскими исследователями. О.П.Кулаковская (1961) на основании изучения большого оригинального материала по фауне кариофиллид СССР приходит к мнению, что у рыб СССР паразитирует всего четыре вида рода – C. laticeps, C. brachycollis, C. fimbriceps, C. parvus. Автор соглашается с предложением О.Н.Бауера (1959) о целесообразности перевода C. parvus в род Khawia, в который к этому времени уже были переведены виды C. armeniacus и C. japonensis. Год спустя М.Н.Дубинина (1962) принимает точку зрения О.П.Кулаковской и в состав рода Caryophyllaeus помещает три вида, паразитирующих у рыб фауны СССР.

В работах американских исследователей большое внимание уделялось не только переописанию C. terebrans – единственного представителя Caryophyllaeus в Северной Америке, но и ревизия видового состава рода в целом. Мацкевич (Mackiewicz, 1962 b) на основании сравнительного изучения C. laticeps и C. fuhrmanni из разных хозяев и различных мест обнаружения сводит последний вид в синонимы C. laticeps. В последующие годы (1965, 1968, 1970, 1972, 1981, 1982) автор провел огромную работу по изучению C. terebrans и аргументированно доказал, что данный вид сборный и под его названием регистрировались кариофиллиды, принадлежащие к разным родам, но не к Caryophyllaeus. Тем самым было установлено, что у рыб Неарктики представители Caryophyllaeus вообще не паразитируют. Зарегистрированный Рихдером (Rehder, 1959) у Cyprinus carpio в Айове C. laticeps, как в дальнейшем было показано Калентайном и Ульмером (Calentine, Ulmer, 1961), был неправильно определен и является видом рода Khawia – Kh. iowensis. Более того, Мацкевич критически пересмотрел видовой состав рода Caryophyllaeus и внес в него существенные поправки, считая ряд видов species inquirendae или inserta sedis. В составе рода им признается валидными пять-восемь видов.

Располагая большими оригинальными сборами и коллекционными материалами по представителям кариофиллид от рыб СССР, мы на основании анализа комплекса морфологических признаков причисляем их к трем ви-

дам рода – C. laticeps, C. brachycollis, C. fimbriceps. Последний вид в настоящее время практически не регистрируется у карпа в прудах и очень редко у рыб в природных водоемах. Весьма возможно, что C.fimbriceps является исчезающим видом. Имея в своем распоряжении достаточно большой коллекционный материал по этому виду, мы считаем целесообразным привести его описание.

Диагноз рода: Caryophyllaeidae. Головной конец расширенный, с ровным или фестончатым передним краем, без каких-либо органов прикрепления. Шейка выражена неотчетливо. Циррус открывается в мелкий недостаточно выраженный половой атриум, расположенный впереди утеро-вагинального отверстия. Наружного семенного пузырька нет. Многочисленные желточники располагаются, как и семенники, в медуллярной паренхиме, равномерно окружая последние, и доходят до уровня переднего края крыльев яичника. Постовариальная группа желточников имеется. Яичник Н-образный; его передние крылья всегда длиннее задних. Семяприемник имеется. Петли матки никогда не заходят вперед за уровень бурсы цирруса. Терминальный экскреторный пузырь имеется; он наиболее отчетливо выражен у половозрелых форм. Паразиты карповых рыб семейства Cyprinidae.

Типовой вид: C.laticeps (Pallas, 1781). Кроме типового, у рыб на территории СССР паразитирует два вида.

Определительная таблица видов Caryophyllaeus

1 (4). Расширенный головной конец гладкий или слабоскладчатый 2

2 (3). Передняя граница расположения желточников и семенников на расстоянии не менее 0,9 (в среднем соответственно 2,42 и 3,3) мм. Отношение длины головного конца до шейного сужения к расстоянию до передней границы желточников и семенников не более 0,55 (в среднем соответственно 0,4 и 0,3) ..... C. laticeps (Pallas, 1781).

3 (2). Передняя граница расположения желточников на расстоянии не более 1,5 (в среднем 0,93) мм; семенников – не более 1,9 (в среднем 1,14) мм. Отношение длины головного конца до шейного сужения к расстоянию до начала желточников и семенников более 0,55 (в среднем соответственно 1,3 и 1,1) ..... C. brachycollis Janiszewska, 1951.

4 (1). Расширенный головной конец с различным числом глубоких фестонов. Передняя граница расположения желточников и семенников на расстоянии более 1,0 (в среднем соответственно 1,58 и 2,03) мм. Отношение длины головного конца до шейного сужения к расстоянию до начала желточников и семенников равно или незначительно превышает 0,55 (в среднем соответственно 0,72 и 0,55) ..... C. fimbriceps Annenkova-Chlopina, 1919.

Caryophyllaeus laticeps (Pallas, 1781)

Рис. 4, 5

Синонимы: Taenia laticeps Pallas, 1781; Caryophyllaeus communis Schrank, 1788; C. tentoreus Schrank, 1788; C. piscinus Gmelin, 1790; C. mutabilis Rudolphi, 1802; C. cyprinorum Zeder, 1803; C. trisignatus Mola, 1858; C. appendiculatus Ratzel, 1868; C. fuhrmanni Szidat, 1937; C. caspicus Annenkova-Chlopina, 1919.

Дефинитивные хозяева: Abramis brama – лещ (типовой хозяин), а также около 30 видов рыб (табл. 10).

Локализация: кишечник.

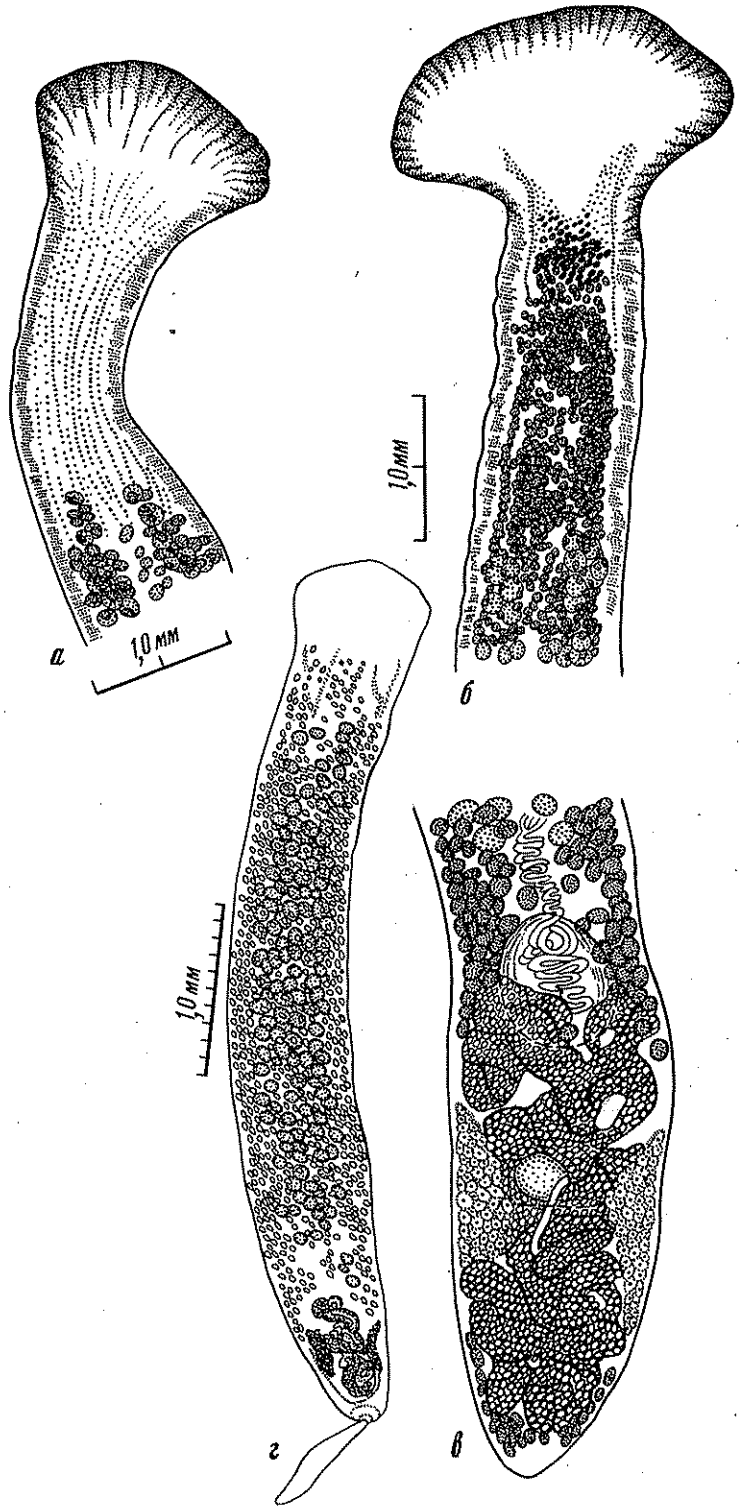
Промежуточные хозяева: Tubifex tubifex, Limnodrilus claparedeanus, Psammoryctes barbatus, T. barbatus.

Локализация: полость тела.

Распространение: повсеместно в пределах обитания типового хозяина (водоемы Западной и Восточной Европы, Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, Дальнего Востока).

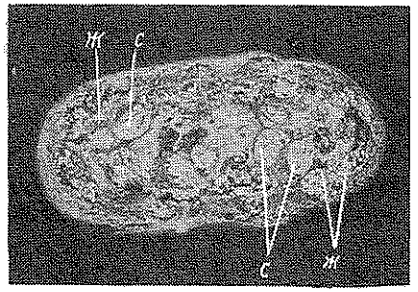
Морфология (по обобщенным данным Кулаковской, 1961, с. 340–341, Дубининой, 1962, с. 394). Длина тела половозрелых цестод 20,0–40,0 мм, ширина 1,0–2,5 мм. Головной конец расширен, без фестонов, но в сокращенном состоянии на нем могут образовываться складки. Выделяется суженная довольно длинная шейка, за которой тело несколько расширяется. Задний конец тела заострен. Передняя граница расположения желточников проходит на расстоянии 1,0 мм от переднего края головного конца, а задняя достигает уровня переднего края долей яичника. Размер желточников 0,072–0,120х0,09–0,16 мм. Постовариальная группа желточников небольшая. Желточники окружают семенники, передняя граница расположения которых находится несколько позади таковой желточников. Семенников около 400, они расположены в три продольных ряда впереди бурсы цирруса. Размер их 0,18х0,20 мм. У крупных половозрелых особей хорошо виден удлиненный, сильно извитой семяпровод, в области расположения которого семенники и желточники отступают в стороны. Бурса цирруса хорошо развитая, ее размер 0,80х0,62 мм. Циррус короткий, 0,48 мм длиной и 0,26 мм шириной. Яичник Н-образной формы. Длина крыльев яичника 0,8–1,4 мм, их передняя часть длиннее задней. Над широким мостиком яичника находится большой семяприемник. Петли матки немногочисленные, располагаются впереди и сзади мостика яичника, доходят до бурсы цирруса, но никогда не заходят вперед нее. Яйца овальные, с крышечкой и точковидным филаментом. Размеры яиц 0,054–0,062х0,038–0,043 мм.

Морфология (по зрелым экземплярам из наших сборов от леща из водоемов Литвы, Белоруссии, Украины, Рыбинского водохранилища; в скобках указывается среднее значение признака). Длина тела 7,0–28,0 (14,4) мм, ширина тела в области полового атрия 0,530–1,950 (1,18) мм. Головной конец расширен (клинообразный, "Cuneiform",



Р и с. 4. Caryophyllaeus laticeps (Pallas, 1781). Оригинал

а,б – передние концы тела с различными формами сколекса и границей расположения семенников и желточников; в – задний конец тела; г – процеркоид из полости тела Tubifex tubifex



Р и с. 5. Caryophyllaeus laticeps (Pallas, 1781): поперечный разрез. Оригинал

Обозначения теже, что и на рис. 2

Т а б л и ц а 10

Состав дефинитивных хозяев и распространение C. laticeps

Вид рыб*	Места обнаружения в пределах СССР
Семейство Cyprinidae – карповые	Водоемы Московской, Ленинградской областей, Латвийской ССР, Литовской ССР, Эстонской ССР, Белорусской ССР, Украинской ССР, Молдавии, Узбекистана, Таджикистана, Казахстана, Зауралья, бассейны морей Азовского, Каспийского Черного, рек Волги, Оби, Иртыша, Барабинские озера
Abramis brama	
A. ballerus	Каховское водохранилище (УССР)
A. sapa	Киевское водохранилище, бас. Каспия, бас. рек Волги, Днепра, Днестра, Дуная, Южного Буга, Урала, Куры, водоемы Казахстана, Барабинские озера
Aspius aspius	Горьковское, Печенежское водохранилища, дельта р. Днепра
Barbus barbus	Бас. рек Дуная, Днестра, Днепра, Прута, Южного Буга, Волги, Куры, Урала, водоемы Казахстана, Барабинские озера
B. pethenyi	Реки Днестр, Прут
Blicca bjoerkna	Горьковское, Каховское, Киевское, Печенежское водохранилища, водоемы Карельской АССР, Ленинградской области, БССР, Азербайджана (р.Ку-

Табл. I0 (окончание)

Вид рыб*	Места обнаружения в пределах СССР
	ра), Казахстана, бас. р. Волги, Каспийского моря, дельта Днепра, реки Неман, Днестр, Южный Буг, Барабинские озера
Chondrostoma nasus variabili	Бас. Волги, Южного Каспия, р. Кура (в пределах Азербайджана)
Cyprinus carpio haematopterus	Бас. Амура, а также озера Болонь, Орель, Петровское, Чля
Chalcalburnus chalcoides	Азовское море (Приморско-Ахтарский район)
Leuciscus cephalus	Водоемы Карелии, Ленинградской области, Печенежское водохранилище, Казахстан, реки Волга, Дунай, Днестр, Южный Буг, Прут, верховья Куры, Урал, Барабинские озера
L. idus	Куйбышевское водохранилище, Онежское озеро (район Шала), р. Неман, озера БССР, р. Дунай, оз. Зайсан
L. leuciscus	Горьковское водохранилище, р. Днестр
Rutilus frisii kutum	Бас. Южного Каспия, р. Кура (в пределах Азербайджана)
R. rutilus	Горьковское, Куйбышевское, Подмосковное, Рыбинское водохранилища, Онежское озеро, озера Литвы, Белоруссии, р. Неман, бас. Волги, дельта Днепра
R. rutilus heckeli	Дельта Днепра
Scardinius erythrophthalmus	Бас. Северного и Южного Каспия, дельта Днепра
Vimba vimba	Бас. Каспийского моря, дельта Днепра, реки Днестр, Прут
Cobitis taenia	Куйбышевское водохранилище
Misgurnus fossilis	Бас. р. Уссури
Carassius auratus gibelio	Р. Неман, озера БССР, бас. р. Уссури, оз. Зайсан
C. carassius	Озера БССР, реки Неман, Дунай, Днестр, дельта Днепра, р. Иргиз-Тургай (КазССР), оз. Зайсан
Tinca tinca	Бас. Каспийского моря, оз. Балхаш, оз. Зайсан
Сем. Esocidae – щуковые	
Esox lucii	Р. Неман, озера БССР
Сем. Percidae – окуневые	
Perca fluviatilis	Р. Неман, озера БССР

* Система рыб принята по: Г.У.Линдберг и А.С.Герд (I972).

тип сколекса по Мацкевичу), его передний край гладкий или имеет небольшую складчатость. Плавно сужаясь к заднему концу, он переходит в шейку. Ширина головного конца 0,375–2,474 (I,408) мм; его длина до сужения 0,075–I,375 (0,930) мм. Внутренняя продольная мускулатура хорошо развитая. Семенников более 400. Они начинаются на 0,950–6,875 (3,I48) мм от переднего конца тела и заканчиваются на 0,825–3,875 (I,998) мм от его заднего конца. Длина поля, занимаемого семенниками, 3,875–I8,750 (9,293) мм. Располагаются семенники тремя продольными рядами в медуллярной паренхиме, доходя до уровня заднего края бурсы цирруса и отступая латерально в области расположения сильно извитого семяпровода. Бурса цирруса хорошо развитая, диаметр ее 0,325–I,075 (0,626) мм. Циррус сравнительно короткий, утолщенный. Размер эвагинированного цирруса 0,47–0,56х 0,20–0,2I мм. Многочисленные желточные фолликулы лежат в медуллярной паренхиме, сплошным слоем окружая семенники. Начинаются желточники на 0,925–4,725 (2,355) мм от переднего края тела и тянутся до уровня передних долей яичника. Имеется постовариальная группа желточников, число фолликулов в ней различное: обычно около 20, иногда около I00 и даже больше, или она отсутствует. Яичник Н-образной формы, компактные доли его неодинаковой длины. Длина правой доли (по направлению от заднего конца тела к головному концу) 0,369–0,767 (0,5I2) мм, длина левой 0,430–I,975 (0,99I) мм. Длина правой доли до заднего края истмуса 0,250–I,I25 (0,625) мм, левой – 0,320–I,000 (0,639) мм; длина правой доли яичника от заднего края истмуса 0,I25–0,925 (0,366) мм, левой – 0,I20–0,825 (0,369) мм. Ширина правой доли яичника в области истмуса 0,I20–0,500 (0,284) мм, левой – 0,I50–0,425 (0,294) мм. Расстояние между внутренними сторонами передних долей яичника 0,3I0–I,075 (0,6I6) мм, между таковыми задних – 0,220–0,750 (0,486) мм. Семяприемник располагается у переднего края истмуса яичника и у зрелых экземпляров плохо заметен, так как закрыт петлями матки и вагиной. У половозрелых экземпляров его размеры 0,200–0,775х0,I00–0,425 мм. Половое отверстие располагается на 0,750–3,300 (I,700) мм от заднего конца тела. Отверстие цирруса лежит впереди отверстия вагины и матки. Вагина сравнительно слабоизвитая, с утолщенными стенками. Петли матки начинаются в пространстве между задними долями крыльев яичника (иногда заходят в область расположения постовариальной группы желточников) и тянутся вперед до уровня бурсы цирруса или они могут достигать уровня ее середины, но никогда не заходят вперед нее. Длина тела, занимаемая петлями матки, 0,625–3,I25 (I,6I2) мм. Яйца с крышечкой, их размеры 0,050–0,068 (0,060)х0,030–0,042 (0,039) мм (измерения яиц проведены в дистальных петлях матки).

Р а з в и т и е. Сведения о регистрации личинок C. laticeps у олигохет и краткие их описания относятся еще к прошлому столетию (Udekem, I854; Ratzel , I868; Mrazek , I897; и др.). В I90I г.

Мразек (Mrázek) описал отдельные стадии развития C. laticeps. Подробное изучение развития провел Секутович (Sekutowicz, 1934). Ряд особенностей развития этого вида выявлены О.П.Кулаковской (1962 а). У нас имелись процеркоиды этого вида из олигохет T. tubifex.

Развитие яиц происходит в воде. Выделенные из матки цестод яйца содержат 5-6 желточных клеток и зародышевую клетку. В экспериментах при комнатной температуре развитие яиц под тонким слоем воды происходит в течение 14-16 дней. На 5-й день развития зародыш в яйце имеет диаметр 0,02 мм, на 7-10-й день появляются эмбриональные крючья и через 2-3 дня онкосфера имеет размеры 0,040-0,065 мм. После сформирования онкосферы в течение около 3 мес. заметных изменений в ее морфологии не происходит (период покоя). Но инвазионные свойства яйцо приобретает лишь только после указанного срока.

Заражение олигохет происходит при поедании инвазионного яйца. Онкосферы, освободившись от яйцевых оболочек в кишечнике олигохет, проникают через его стенку в полость тела и мигрируют по направлению к его переднему концу. В период миграции процеркоиды начинают развиваться. За 6 мес. они увеличиваются в размерах от 0,3-0,4 мм до 1,5-2,0 мм. Молодые личинки имеют тонкий тегументальный слой, у них отсутствует продольная и поперечная мускулатура, на заднем конце тела появляется вырост, который в дальнейшем обособляется в церкомер. Головной конец имеет форму, характерную для взрослых особей. Несколько позднее начинается органогенез: появляются скопления клеток на месте половых органов (зачатки яичника, матки, вагины, бурсы цирруса), экскреторные каналы, клетки фронтальных желез, желточники, утолщается тегумент. Такие процеркоиды являются инвазионными и при попадании в рыбу развиваются до взрослых цестод.

Caryophyllaeus brachycollis Janiszewska, 1951

Рис. 6, 7

Дефинитивные хозяева: Barbus meridionalis petenyi, B. tauricus cyclolepis, Alburnus alburnus, Leuciscus idus, L. cephalus, Rutilus rutilus, Vimba vimba melanops, Barbus barbus.

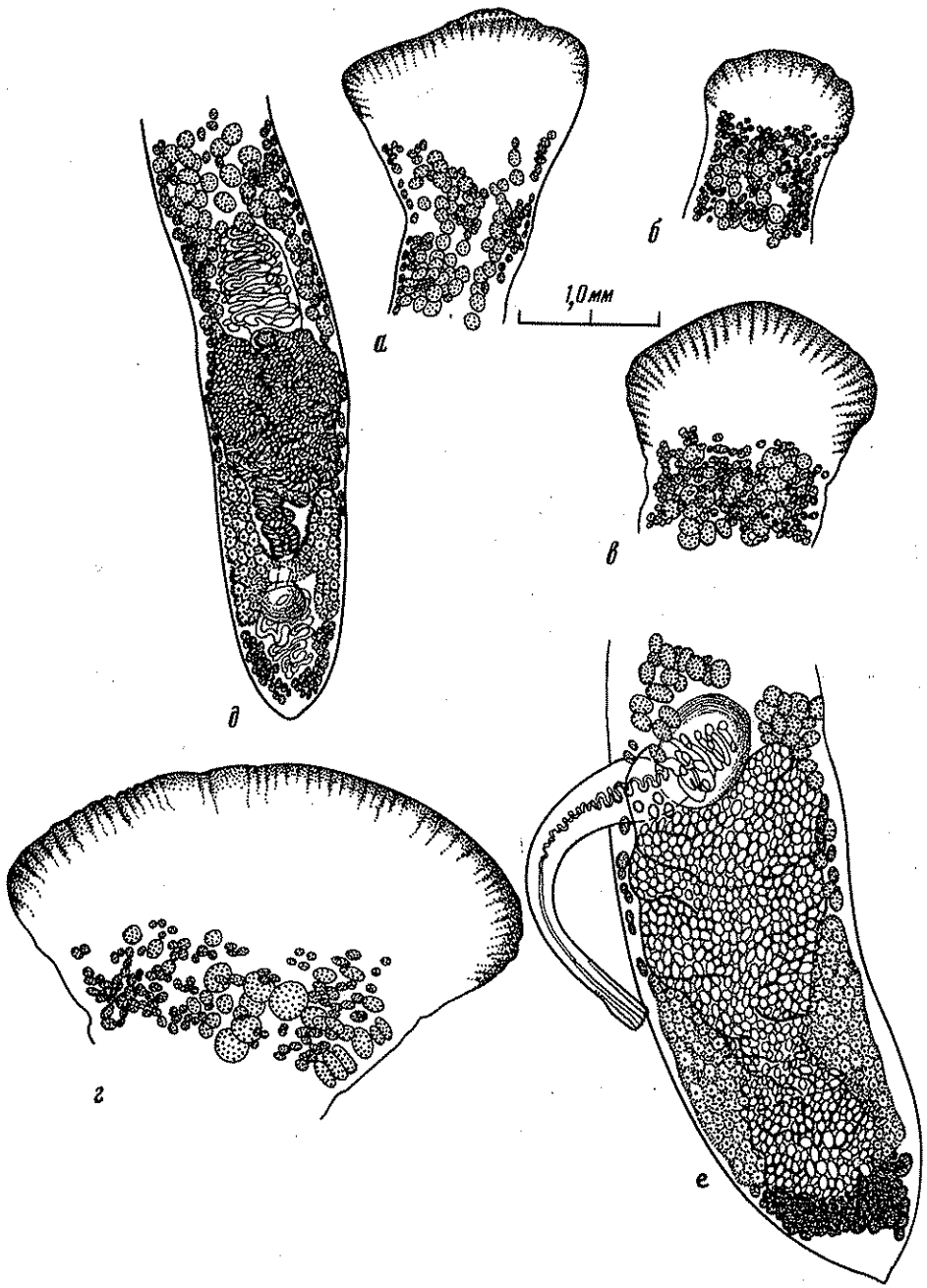
Локализация: кишечник.

Промежуточные хозяева: Limnodrilus hoffmeisteri, Tubifex tubifex.

Локализация: полость тела.

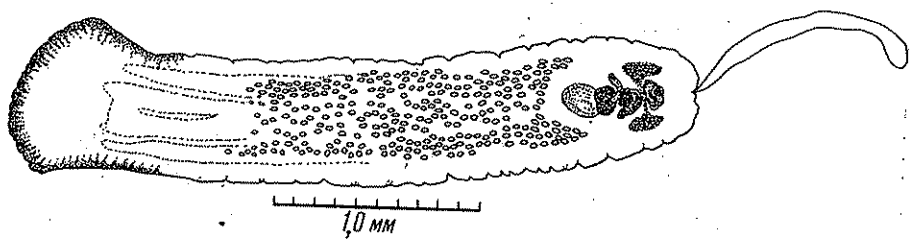
Распространение: СССР (бас. реки Днестра, р. Тисса), а также Болгария (реки Бебреш, Берзия, Ботуня, Вребчишка, Веча, Марица, Мирковска, Малый Искер, Огюста, Тополница, Чепинска), Польша (реки Висла, Одер), ЧСФР (реки бас. Вислы, Дуная, Одера).

Вид выделен Янишевской (Janiszewska, 1951) из сборного вида C. laticeps по экземплярам гвоздичников от усача Barbus barbus, водоемов



Р и с. 6. Caryophyllaeus brachycollis Janiszewska, 1951. Оригинал

а-г - передние концы тела с различными формами сколекса и расположением семенников и желточников; д - задний конец тела; е - то же с эвагинированным циррусом



Р и с. 7. Caryophyllaeus brachycollis Janiszewska , I95I: процеркоид из полости тела Tubifex tubifex. Оригинал

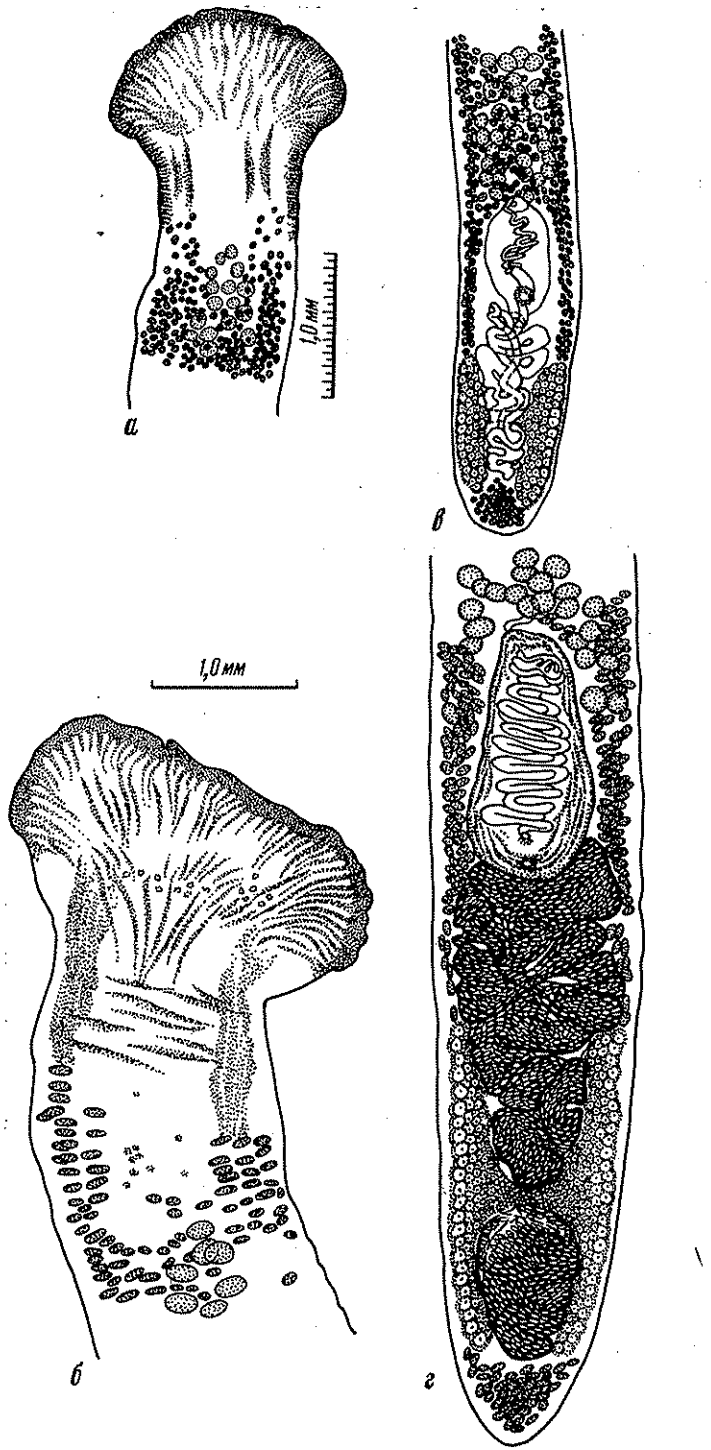
Польши (реки Одер, Висла). О.П.Кулаковская (I96I) зарегистрировала этот вид у усачей и головля в р. Днестр.

М о р ф о л о г и я (по: Janiszewska, I95I; Кулаковская, I96I, с. 342-343; Дубинина, I962, с. 393). Длина половозрелых цестод I7,0-40,0 мм, ширина I,5-2,5 мм. Головной конец незначительно расширен, слегка конусовидный (клиновидный). Передний край его гладкий. Суженного участка шейки нет. Желточники плотным слоем окружают семенники, в области матки проходят по бокам тела до переднего края яичника и в виде небольшого скопления появляются позади яичника. Размер желточников 0,I2x0,I7 мм (вытянуты в поперечном направлении). Передняя граница расположения семенников и желточников проходит на одном уровне, сразу за головным расширением. Диаметр семенников 0,I8x0,29 мм. Семяпровод образует клубок петель, расположенный впереди сумки цирруса; последняя большая, ее размеры 0,72-I,30x0,60-0,82 мм. Циррус длинный, тонкий, его длина I,6 мм, ширина у основания 0,3 мм, к концу 0,I6 мм. Яичник с крыловидными лопастями, имеет форму "Н"; задняя часть его крыльев короче передней. Длина яичника 0,9-I,4 мм. Вагина образует большой семяприемник. Петли матки широкие, но немногочисленные, не заходят вперед от сумки цирруса. Размеры яиц 0,073-0,080x0,45 мм.

М о р ф о л о г и я (по нашему изучению зрелых экземпляров цестод от усача, уклеи и рыбца рек Днестра, Тиссы, из коллекции Львовского государственного музея). Длина тела I0,0-25,5 (I7,68) мм, ширина в области полового атриума 0,90-I,725 (I,302) мм. Головной конец расширенный, I,00-3,50 (I,925) мм, передний край его ровный или слабоскладчатый. Головное сужение выражено не всегда отчетливо, расстояние до него от переднего края тела 0,600-I,750 (I,I70) мм. Внутренняя продольная мускулатура сравнительно хорошо развитая. Многочисленные, медуллярно расположенные семенники начинаются на 0,600-I,875 (I,I35) мм от переднего края тела и заканчиваются на I,775-4,550 (3,402) мм от заднего конца тела. Длина поля, занимаемого семенниками, 7,625-2I,075 (I3,I42) мм. Плотно сближенные петли семяпровода располагаются впереди бурсы цирруса, занимая сравнительно широкое поле, в области которого семенники, как и желточники, становятся менее многочисленными и отступают к латеральным сторонам тела. Бурса цирруса хорошо развитая, удлиненно-овальная, ее размеры 0,550-0,800 (0,662)x0,750-I,200 (I,032) мм. Циррус (в нашем материале эвагинированный циррус отмечен у небольшого числа экземпляров) сравнительно длинный, I,050-2,325 мм, максимальная ширина его у основания 0,350-0,500 мм, антериально - 0,I50-0,225 мм. Многочисленные желточные фолликулы начинаются на 0,450-I,500 (0,930) мм от переднего края тела и располагаются в медуллярной паренхиме, плотным слоем окружая семенники. Постериально они тянутся до уровня передних долей яичника. Постовариальная группа насчитывает 22-75 (33) фолликулов, часто в значительной степени деградированных. Яичник Н-образной формы с сравнительно широким истмусом. Длина правой его доли 0,750-I,800 (I,232) мм, левой - 0,800-I,750 (I,300) мм. Длина передних долей яичника до заднего края истмуса всегда больше длины задних долей. Длина правой доли яичника от переднего края до конца истмуса яичника 0,450-I,I75 (0,825) мм, левой - 0,525-I,325 (0,905) мм. Длина правой доли яичника от заднего края истмуса 0,I50-0,625 (0,407) мм, левой - 0,275-0,550 (0,395) мм. Ширина правой доли яичника в области истмуса 0,I75-0,500 (0,335) мм, левой - 0,I50-0,575 (0,330) мм. Расстояние между внутренними сторонами передних долей яичника 0,325-I,200 (0,7I5) мм, между задними долями - 0,075-0,875 (0,580) мм. Семяприемник располагается впереди истмуса яичника, его размер 0,070-0,I50 мм. Половой атриум лежит на I,I75-3,250 (2,367) мм от заднего конца тела. Отверстие цирруса впереди отверстия вагины и матки. Вагина - слабоизвитая трубка с утолщенными стенками. Петли матки начинаются у задних долей яичника и тянутся вперед до уровня середины бурсы цирруса. Длина тела, занимаемая петлями матки, I,I50-3,500 (2,5I5) мм. Размеры яиц (в дистальных петлях матки) 0,06-0,08 (0,069)x0,035-0,045 (0,040) мм.

Р а з в и т и е. Янишевская (Janiszewska,I95I) зарегистрировала личинок C. brachycollis в полости тела Limnodrilus hoffmeisteri в Польше. В I962 г. О.П.Кулаковская экспериментально установила, что процеркоиды этого вида развиваются в L. hoffmeisteri и Tubifex tubifex.

Развитие яиц до инвазионной стадии продолжается 3-4 мес. Инвазионный процеркоид, как и у других видов рода, имеет длину I,0-2,0 мм. К этому моменту процеркоид имеет полностью сформированный головной конец, форма которого соответствует таковой взрослых особей, и зачатки половых протоков и яичника. Возможен дальнейший рост и развитие процеркоидов в олигохетах (прогенез). На этой стадии процеркоиды могут жить в олигохетах до 2 лет, оставаясь инвазионными.



Caryophyllaeus fimbriceps Annenkova - Chlopina, 1919

Рис. 8, 9

Дефенитивные хозяева: Cyprinus carpio (топовой хозяин), а также у Tinca tinca, Abramis brama, A. sapo, Vimba vimba, Huso huso.

Локализация: кишечник.

Промежуточные хозяева: Tubifex tubifex, T. ignotus, Psammorictes albicola, Limnodrilus claparedeanus, L. udekemianus

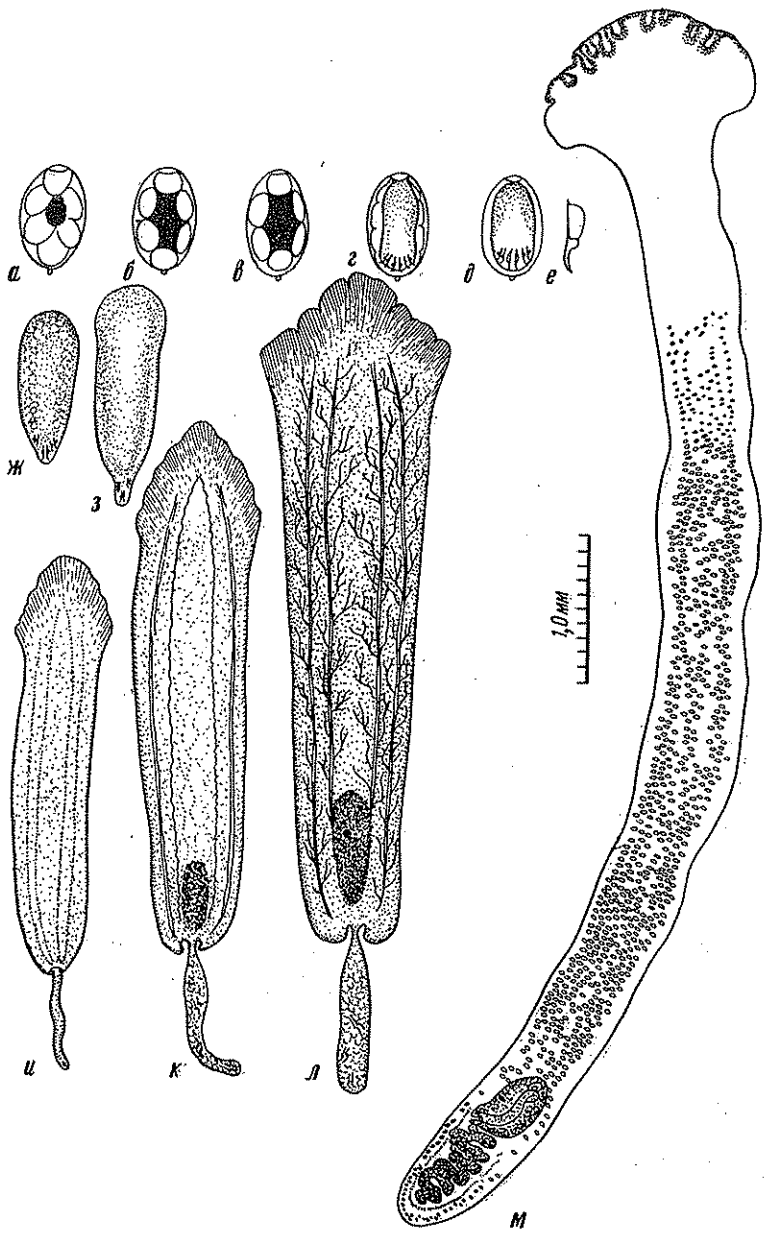
Локализация: полость тела.

Распространение: СССР - реки бассейнов Азовского, Каспийского (Волга, Дагестан, Кура - придаточные озера), Черного (Днепр, Днестр, Прут) морей, озера Хаджи-Куль, Иссык-Куль (Киргизия), Джапан, Палеостоми (Грузия), реки Северная Двина, Селенга, Сары-Су, прудовые хозяйства СССР; водоемы РП, ЧСФР.

Историческая справка. Вид описан Анненковой-Хлопиной в 1919 г. от сазана Каспия. До 1958 г. был широко распространен у карпов и сазанов (и их гибридов) во многих прудовых и нерестово-выростных хозяйствах СССР. В естественных водоемах регистрировался главным образом у сазана. После акклиматизации амурских карповых рыб в прудовых хозяйствах СССР вместе с ними был завезен их паразит - Khawia sinensis, который постепенно вытеснил C. fimbriceps из карповодческих хозяйств. Как отмечала О.П.Кулаковская (1962 а, 1964 а), в рыбхозах страны этот вид стал очень редок. В рыбхозах Украины Kh. sinensis постепенно вытеснила C. fimbriceps , который считался здесь единственным видом гвоздичников, паразитирующим у карпов. С появлением Kh. sinensis через 2-3 года C. fimbriceps исчезал полностью. Это связано, как считает О.П.Кулаковская, с большим диапазоном приспособительных реакций и более широким кругом промежуточных хозяев Kh. sinensis по сравнению со стеногостальным C. fimbriceps . Способность Kh. sinensis на разных стадиях перезимовывать в промежуточном и дефинитивном хозяевах в отличие от C. fimbriceps (перезимовывает только на стадии процеркоида в промежуточном хозяине) и более ранние сроки заражения хозяев кавиями позволяют последнему очень быстро увеличивать свою численность, вытесняя C. fimbriceps. Этот процесс происходит довольно быстро. В прудовых хозяйствах Литвы, в которые в 1954-1955 гг. завезены гибриды сазана и карпа из Латвии и Белоруссии, этот паразит регистрировался при довольно высокой интенсивности инвазии одновременно с C. fimbriceps (Кулаковская, Кротас, 1961). Наши исследования рыб в прудовых хозяйствах Литвы, Бело-

Р и с. 8. Caryophyllaeus fimbriceps Annenkova-Chlopina.
Оригинал

а,б - передние концы тела с разными формами сколекса и расположением семенников и желточников; в - задний конец тела половозрелого экземпляра; г - то же зрелого экземпляра



руссии, Московской области в 1977–1982 гг. показали, что C. fimbriceps у карпов и их гибридов отсутствует. По всей видимости, этот вид уже исчез в большинстве хозяйств европейской части страны и, возможно, сохранился у сазанов лишь в некоторых водоемах Западной Украины. Из этого следует, что данные о современном ареале C. fimbriceps требуют уточнения. Вследствие большой биологической пластичности Kh. sinensis способны инвазировать в естественных водоемах, помимо карпа и сазана, другие виды карповых рыб. В озерах ЛитССР, зарыбленных молодью карпа из прудовых хозяйств республики, нами Kh. sinensis зарегистрирована у карасей. Большое сомнение вызывает регистрация C. fimbriceps в Приморском крае (Астраханский рыбопитомник, Приханкайские озера) у амурского сазана (Демшин, 1978, 1984; Демшин, Дворядкин, 1980), где у этой рыбы широко распространена Kh. sinensis и другие виды этого рода (Kh. japonensis, Kh. parva). К сожалению, авторы не приводят подробного описания взрослой стадии C. fimbriceps. Они указывают только размеры тела, бурсы цирруса, яичника и отмечают, что его морфология не отличается от таковой, приведенной О.П.Кулаковской (1961). Вероятно, авторы ориентировались при определении вида на данные А.Х.Ахмерова (1961), который среди гельминтов амурского сазана р. Амура числит и C. fimbriceps, тогда как годом раньше (1960) у сазана в данном регионе этот вид автором не регистрировался. Не отмечался он и другими исследователями, изучавшими гельминтофауну рыб р. Амур и его бассейна.

Располагая материалами, собранным от карпов из прудовых хозяйств в конце 40-х начале 50-х годов и от сазана каспийского из естественных водоемов, мы считаем целесообразным привести подробное описание C. fimbriceps, поскольку не исключена возможность сохранения этого вида в некоторых естественных водоемах СССР.

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковская, 1961, с. 341; Дубинина, 1962, с. 393; Ergens , 1961, с. 137–139). Длина тела половозрелых цестод 15,0–32,0 мм, ширина 1,0–1,5 мм (максимальная ширина по Ergens – 2,31 мм). Головной конец расширенный, с многочисленными глубокими фестонами. О.П.Кулаковская и М.Н.Дубинина шейного сужения не отмечали, а на рисунке в описании Эргенса оно указано. Тело расширяется в области половой клоаки. Желточники мелкие, 0,11х0,13 мм, многочисленные; они начинаются на небольшом расстоянии от головного расширения и

Р и с. 9. Развитие Caryophyllaeus fimbriceps Annenkova-Chlopina,1919
а – свежевыделенное яйцо; б – яйцо на 5-й день развития; в – то же на 9-й день; г – то же на 15–16-й день, с развитой онкосферой; д – то же на 35–37-й день, с инвазионной онкосферой; е – эмбриональный крючок с железой проникновения; ж – процеркоид в промежуточном хозяине на 15–16-й день; з – то же через 22 дня; и – то же на 32–35-й день; к – то же на 48–50-й день; л – то же через 65–70 дней, инвазионный процеркоид; м – инвазионный процеркоид из полости тела спонтанно зараженного Tubifex tubifex (а–л – по: Демшин, 1984; м – оригинал)

простираются назад до переднего края яичника, густо покрывая семенники. Постовариальная группа желточников небольшая. Семенников много, их размеры 0,I5–0,I6x0,I85–0,2I6 мм. Они начинаются несколько позади желточников и доходят до бурсы цирруса. Бурса цирруса сильно мускулистая, размер ее, по О.П.Кулаковской – I,0x0,8 мм, I,CxI,8 мм – по М.Н.Дубининой, I,26–I,49x0,88–I,I5 мм – по Ergens. Циррус 0,9–I,C мм длины. Яичник Н-образной формы. Крылья его имеют форму удлиненных полуовалов, соединенных широким мостиком. Длина их около 2,0 мм (размеры яичника по Ergens – I,76–2,65xI,08–I,63 мм). Семяприемник маленький. Петли матки немногочисленные. Яйца 0,063–0,070x0,035–0,040 мм (по Ergens – 0,08I–0,084x0,042–0,045 мм). Половое отверстие медиальное, на вентральной поверхности.

М о р ф о л о г и я (наши данные по зрелым экземплярам от карпов из прудовых хозяйств СССР и сазанов естественных водоемов; коллекция Музея Лаборатории гельминтологии АН СССР и Природоведческого музея УССР). Длина тела 9,50–42,0 (I9,29) мм, ширина в области полового атриума 0,775–I,850 (I,2I9) мм. Головной конец расширен, с различным числом довольно глубоких фестонов. Ширина головного конца I,00–2,475 (I,658) мм, длина его до сужения 0,625–I,750 (I,090) мм. Внутренняя продольная мускулатура развита сравнительно хорошо. Семенники многочисленные, медуллярные, начинаются на I,075–3,250 (2,03I) мм от переднего конца и оканчиваются на I,825–5,I25 (3,495) мм от заднего конца тела. Длина тела, занимаемая полем семенников, 6,350–34,375 I3,769) мм. Петли семяпровода располагаются впереди бурсы цирруса, занимая широкое поле, в области которого семенники и желточники становятся малочисленнее и отступают к боковым сторонам тела. Бурса цирруса мускулистая, диаметр ее 0,425–0,950 (0,60I) мм. На изученных экземплярах циррус был полностью инвагинирован, поэтому размеры его не приводятся. Многочисленные желточные фолликулы начинаются на I,025–2,675 (I,595) мм от переднего конца тела и тянутся до переднего края крыльев яичника. Они располагаются в медуллярной паренхиме, плотно окружая семенники и отступая к боковым краям тела в области семяпровода и бурсы цирруса. Постовариальная группа желточников многочисленная – 23–I39 (54) фолликулов, и у многих зрелых экземпляров они в значительной степени дегенерированы. Яичник Н-образной формы, крылья его соединены широким истмусом. Длина правой доли яичника 0,675–2,I50 (I,38I) мм, левой – 0,675–2,250 (I,33I) мм. Длина передних долей крыльев яичника до нижнего края истмуса всегда больше длины задних его долей. Длина правой доли яичника до нижнего края истмуса 0,475–I,450 (0,870) мм, левой – 0,475–I,275 (0,859) мм; длина правой доли от нижнего края истмуса 0,200–0,925 (0,5II) мм; левой – 0,250–0,900 (0,472) мм. Ширина правой доли яичника в области истмуса 0,200–0,500 (0,3I0) мм, левой – 0,200–0,550 (0,307) мм. Расстояние между передними долями яичника 0,350–I,I50 (0,684) мм, между задними – 0,I75–0,700 (0,442) мм. Половой атриум лежит на I,425–4,500 (2,734) мм от заднего конца тела. Семяприемник не всегда заметен. Вагина с утолщенными стенками. Петли матки начинаются в пространстве между задними долями крыльев яичника и тянутся вперед до уровня бурсы цирруса. Длина участка тела, занимаемого петлями матки, I,075–4,300 (2,385) мм. Размеры яиц (в дистальных петлях матки) 0,040–0,070 (0,058)x0,020–0,050 (0,038) мм.

Р а з в и т и е. Секутович (Sekutowicz,I934) зарегистрировал процеркоидов C. fimbriceps в полости тела Tubifex tubifex и T. barbatus (= Psammoryctes barbatus). Экспериментально установлено, что онкосфера в яйце во внешней среде (в воде) развивается 38–40 дней (Кулаковская,I962a). Затем следует длительный период покоя (3–4 мес.),в течение которого яйца достигают инвазионности. Процеркоиды в полости тела T. tubifex и P. albicola достигают инвазионности через 3–4 мес развития. Длина инвазионных процеркоидов I,0–I,5 мм. Они могут оставаться в промежуточных хозяевах, сохраняя инвазионность, длительное время. Через 6 мес процеркоиды достигают длины 6,0–7,0 мм (Бауер, I959), а через 2 года – I8,0 мм (Кулаковская, I962 а). Процеркоиды зарегистрированы также у Limnodrilus claparedeanus (Быховская-Павловская и др., I962) и у T. ignotus (Кулаковская, I962 б). Развитие C. fimbriceps в условиях Дальнего Востока от амурского сазана (Cyprinus carpio haematopterus) экспериментально изучил Н.И.Демшин (I984). Автор описал постэмбриогенез C.fimbriceps в Tubifex tubifex и Limnodrilus udekemianus. Выделенные яйца 0,064–0,072x0,036–0,044 мм, диаметр зародышевой клетки в яйце 0,0I5 мм. Она окружена шестью желточными клетками. Онкосфера в яйце полностью формируется на I5–I6-й день, на 35–37-й день, когда пенетральные железы достигают наибольшей отчетливости, она становится инвазионной. Морфологически сформированная онкосфера 0,047 мм в длину и 0,025 мм в ширину. Длина медиальных крючьев 0,0I4 мм, латеральных – 0,0II мм (рис. 9). В передней трети кишечника олигохет крышечка инвазионного яйца открывается и онкосфера выходит в просвет кишечника, перемещаясь по которому она меняет форму тела и и положение эмбриональных крючьев. С помощью последних она быстро прикрепляется к стенке кишечника. Используя секрет пенетральных желез, онкосфера проникает в полость тела олигохет (обычно на уровне хвостовых сегментов). Неприкрепившиеся онкосферы выбрасываются из кишечника во внешнюю среду. В полости тела олигохет у личинки полюс с эмбриональными крючьями перестает функционировать, двигательная способность противоположного – активизируется.

В процессе развития процеркоиды передвигаются в полости тела олигохет по направлению к переднему концу их тела и, достигнув инвазионности, занимают до пяти сомитов.

Через 22 дня развития длина процеркоида 0,250 мм, на месте будущего церкомера образуется небольшой конусовидный вырост. Через 32–34

дня развития длина тела процеркоида I,2 мм, ширина 0,33-0,35 мм, длина церкомера 0,45 мм, ширина 0,078 мм. Ширина головного конца 0,40 мм, длина его до сужения 0,30 мм; передний край имеет неглубокие надрезы. Экскреторные сосуды располагаются в медуллярной паренхиме, экскреторный пузырь открывается терминально. На 48-50-й день развития ширина процеркоида у основания головного конца 0,334 мм,в середине - 0,35 мм, в области полового зачатка - 0,30 мм. Головной конец конусовидный с неглубокими фестонами. Ширина его 0,48 мм, длина до сужения 0,38 мм. Половой зачаток 0,50 мм длины и 0,I34 мм ширины, располагается медианно у переднего края экскреторного пузыря. Длина церкомера 0,40 мм, ширина 0,067 мм. На 65-70-й день развития процеркоид имеет длину 2,23 мм, ширину в области головного конца 0,528 мм, в середине тела - 0,4I2 мм, в области полового зачатка - 0,3I5 мм. Головной конец его конусообразный, с хорошо развитыми фестонами; у живых экземпляров форма головного конца непрерывно меняется от конусовидной до веерообразной, сохраняя при этом складчатость. Ширина головного конца 0,634 мм, длина до начала сужения - 0,300 мм. Экскреторная система хорошо видна, представлена сетью мелких капилляров, пронизывающих кортикальную и медуллярную паренхиму и впадающих в более крупные сосуды (в работе Н.И.Демшина на рис. II их изображено 4). Последние впадают в экскреторный пузырь, сообщающийся с внешней средой хвостовым (терминальным) отверстием, через которое церкомер своим дистальным концом соединяется с медуллярной паренхимой. Половой зачаток 0,60 мм длины и 0,I50 мм ширины. Длина церкомера 0,50 мм, ширина 0,08 мм, эмбриональные крючья 0,0I4 мм и 0,0II мм длиной, разбросаны в церкомере беспорядочно. Через 3 мес развития внутреннее строение процеркоида остается без изменений, но размеры его увеличиваются: длина 5,3 мм, ширина I,I2 мм, ширина головного конца I,67 мм, длина его до сужения 0,950 мм, длина церкомера 0,67 мм, ширина 0,II мм.

Из сравнения данных литературы (Sekutowicz, I934; Кулаковская, I962 а, Бауер, I959; и др.) о возможности процеркоидов различной длины заражать рыб и данных экспериментального изучения эмбриогенеза C. fimbriceps (по: Демшин, I984), можно полагать, что процеркоиды этого вида становятся инвазионными через 32-34 дня развития в олигохетах, когда они имеют длину тела I,2 мм и церкомер 0,45 мм длиной.

Caryophyllaeus syrdarjensis Skrjabin, 1913 sp. inquerendae

Вид описан из кишечника маринки - Schizothorax intermedius в Туркестане (р. Сырдарья, оз. Талаш), а также зарегистрирован у жереха (Aspius aspius) и аральского усача (Barbus brachycephalus) в бассейне Аральского моря. В связи с недостаточностью описания этого вида (описание вида основано на 2 экз. длиной 6,0 и I6,0 мм) многие исследователи рассматривали его как молодую форму C. laticeps . М.Н.Дубинина (I962) вообще не числит этот вид среди кариофиллидных

цестод рыб фауны СССР. О.П.Кулаковская (I969 а, б) считает вид самостоятельным в связи с обнаружением его у Barbus barbus в р. Днестр.

Морфология (по: Скрябин, I9I3, с дополнениями Nybelin, I922 по оригинальным рисункам автора вида). Длина тела варьирует от 6,0 до I6,0 мм. Головной конец слаборазвитый, не отчетливо расширенный, не складчатый. Максимальная ширина его I,275 мм. Округлые семенники диаметром 0,05-0,I5 мм, начинаются на I,5 мм от переднего конца тела и простираются до уровня полового атриума. Длина бурсы цируса 0,85 мм дорсовентрально. Многочисленные, плотно сближенные желточники небольшого размера; передняя граница их расположения находится на I,20-I,35 мм от переднего конца тела; они тянутся назад до уровня полового атриума. В середине тела желточники не тесно сближены, а располагаются почти свободно сплошным полем, в области половых протоков - лежат двумя боковыми полями. Яичник с двумя закругленными латерально (в верху и внизу) почковидными крыльями; передний край крыльев яичника практически достигает уровня полового отверстия. Утеро-вагинальный проток довольно длинный, направлен дорсально. Позади истмуса яичника петель матки немного; они пересекают яичник в области истмуса и идут вперед до полового атриума, размер яиц 0,063x0,048 мм. Развитие не известно.

Род Archigetes Leuckart, 1878

Синонимы: Brachyurus Szidat, I938; Paraglaridacris Janiszewska, I950; Szidatinus McCrae, I96I.

Историческая справка. Род основан Лейкартом (Leuckart, I878) для половозрелых цестод, зарегистрированных в полости тела олигохет. Подобные формы Юдекем (Udekem, I855) считал личинками Caryophyllaeus mutabilis (=C. laticeps), а Ратцел (Ratzel, I868) - личинками обоснованного им вида Caryophyllaeus appendiculatum Ratzel, I868. Лейкарт, обосновав новый род, предложил в качестве видового названия для типового вида A. sieboldi, считал обнаруженных Ратцелом цестод идентичными с его собственным материалом. Однако диагноз рода, предложенный Лейкартом, во многих отношениях был неполным.

Позже в состав рода были включены еще несколько видов: A. appendiculatus Mrázek, I897 и A. cryptobothrius Wisniewski , I928. Вследствие того что Висневский не смог успешно заразить рыб прогенетическими личинками p. Archigetes, он полагал, что представители этого рода являются неотеническими процеркоидами, так как их окончательные хозяева - рыбы, вероятно, вымерли. Поэтому автор, признавая род валидным, считал его аберрантным. Хантер (Hunter, I927 а, в, I929), отмечая большое морфологическое сходство между представителями Archigetes и описанным им видом Biacetabulum infrequense, для которого он и обосновал самостоятельный род, все же разделяет их на основании того, что архигетесы являются паразитами только олигохет. Хантер

(Hunter, I927 a,b) впервые привел более полный диагноз рода: "Caryophyllaeinae " с отчетливым, имеющим гексагональную форму сколексом, несущим два ботриеобразных углубления. Циррус открывается в утеровагинальный канал до того, как последний достигает поверхности атриума (подобно Caryophyllaeides ?). Яичник Н-образный, медуллярный. Экскреторная система без экскреторного пузыря, но с многочисленными пузырьками в заднем конце тела. Петли матки тянутся выше бурсы цирруса. Семяпровод расширяется, образуя наружный семенной пузырек. Хвостовой придаток несет эмбриональные крылья. Паразиты полости тела Tubificidae. Типовым видом рода Хантер считает A. appendiculatus (Ratzel, I868), исходя из того, что этот вид был описан раньше, чем основан род. К тому же автор рода Лейкарт признавал идентичность обнаруженных им цестод, т.е. A. sieboldi с материалом Ратцела, т.е. C. appendiculatus. Тем самым сделанная Хантером поправка, согласно правилу приоритета современного Международного кодекса Зоологической номенклатуры, вполне оправданна.

Уорд (Ward, I9II) полагал, что европейские виды рода Archigetes являются личиночными формами пока еще неизвестных видов кариофиллид различных родов, паразитирующих у рыб. Эту точку зрения в дальнейшем поддержали некоторые исследователи. Ямагути (Yamaguti, I934) описал кариофиллидную цестоду - Glaridacris limnodrilii из полости тела олигохет Limnodrilus sp. и из кишечника рыб Misgurnus fossilis и Pseudogobio esocinus, полагая, что данный вид может развиваться до половозрелой стадии в полости тела тубифицид и в рыбах. Сцидат (Szidat, I937 a, b, I938), изучив три формы личинок архигетеобразного типа, пришел к выводу, что типовой вид рода Archigetes - A. sieboldi - следует отнести к роду Biacetabulum, так как он зарегистрировал у линя взрослую стадию этого паразита. Автор полагал, что, возможно, взрослые цестоды другого вида A. brachyurus при обнаружении их у рыб окажутся близки к описанным им цестодам от Gobio fluviatilis, для которых он обосновал отдельный род Brachyurus с типовым видом B. gobii. На этом основании позже Сцидат относит A. brachyurus Mrazek, I908 к роду Brachyurus, считая его прогенетической личинкой. Обнаружив A. appendiculatus у рыб, Янишевская (Janiszewska, I950) указывает на его идентичность с Biacetabulum appendiculatum. Фишхал (Fischthal, I950) обратил внимание на использование ранее в зоологической номенклатуре названия Brachyurus, что дало основание Ямагути (Yamaguti, I959) перевести B. gobii и B. brachyurus в род Glaridacris Cooper, I920.

Значительное сходство с Brachyurus, особенно B. gobii, прослеживается у единственного представителя рода Paraglaridacris Janiszewska, I950 - P. silesiacus от леща. У рыбцов и усачей р. Днестра О.П.Кулаковская (I96I) обнаружила кариофиллид, определив их принадлежность к P. silesiacus, но впоследствии (I962 в) она пересмотрела их систематический статус, отнеся этих цестод к Glaridacris brachyu-

rus (Mrázek, I908). Тем самым она признала идентичность G. brachyarus с Archigetes brachyurus Mrázek, I908 и Brachyurus brachyurus Szidat, I938. Заразив линей Tubifex tubifex, содержащих A. appendiculatus, О.П.Кулаковская тем самым подтвердила идентичность A. appendiculatus и B. appendiculatum.

При таксономическом анализе Archigetes О.П.Кулаковская следует гипотезе, высказанной Уордом (Ward, I9II) и поддержанной Янишевской (Janiszewska, 1950b), М.Н.Дубининой (I960), что представители этой группы кариофиллид в действительности представляют прогенетически развивающихся личинок видов гвоздичников разных родов, паразитирующих у рыб. Вследствие этого в состав Archigetes О.П.Кулаковская (I96I) включает виды A. sieboldi Leuckart, I878, A. brachyurus Mrázek, I908 и A. appendiculatus (Mrázek, I897) Janiszewska, I950, которые паразитируют у олигохет, а зарегистрированных у рыб цестод этого рода относит к различным родам: Brachyurus gobii Szidat, I938, который затем (I962) числит в роде Glaridacris, и Biacetabulum appendiculatum (Szidat, I937) Janiszewska, I950. Е.М.Карманова (I968), Н.И.Демшин (I975) числят в составе Archigetes только два вида - A. cryptobothrius Wisniewski , I928 и A. iowensis Calentine, I962. Типовой вид рода - A. sieboldi Leuckart, I878 - авторы переводят в род Biacetabulum и числят его в числе синонимов B. appendiculatum (Szidat, I937) Janiszewska, I950, а A. brachyurus Mrázek, I908 - в роде Glaridacris, так же как и G. limnodrili.

Предложение Янишевской (Janiszewska, I964) относить к Archigetes виды кариофиллид, развитие которых завершается в беспозвоночных хозяевах, а к другим родам - виды, прогенетические процеркоиды которых инвазируют рыб, еще более запутало картину. В результате одни и те же виды помещают в Archigetes и другие родовые таксоны под одним названием. В дальнейшем взгляды Янишевской не получили подтверждения у большинства исследователей.

Как было установлено экспериментально (Calentine, I964; Kennedy, I965; Nybelin, I922, I962), все виды Archigetes, за исключением A. cryptobothrium, жизненный цикл которого детально не изучен, способны достигать зрелости как в беспозвоночных хозяевах, главным образом в олигохетах рода Limnodrilus, так и в рыбах. Изучение развития A. limnodrili, наиболее часто регистрируемого у олигохет в Англии, в сравнении с особенностями биологии других представителей этого рода привело Кеннеди (Kennedy, I964, I965) к выводу, что формы проявления прогенеза в жизненных циклах могут быть разными у различных видов этих цестод и в разных точках их ареала. Факторы, определяющие проявление той или иной формы прогенеза, пока не известны, но, возможно, что одним из основных является наличие подходящего вида позвоночного хозяина - рыбы. В Англии виды рыб, которые, как известно, служат хозяевами A. limnodrili, отсутствуют, и потому данный вид развивается в

этом регионе только в олигохетах. Существование двух штаммов A. iowensis, размножение особей одного из которых происходит исключительно прогенетическим путем, таковых другого – с участием в цикле рыб, отметил Калентайн (Calentine, 1964). Вследствие более длительных и устойчивых связей этих цестод с олигохетами прогенетическое развитие для них является более характерным, и как следствие этого регистрации представителей этого вида у рыб встречаются гораздо реже, чем у тубифицид.

Мы разделяем точку зрения Кеннеди (Kennedy, 1965) о целесообразности объединения этих видов кариофиллид в роде Archigetes вне зависимости от того, зарегистрирована ли их зрелая форма в беспозвоночном хозяине или в позвоночном – рыбе.

Диагноз рода: Caryophyllaeidae. Цестоды небольших размеров. Головной конец округлый, не всегда отчетливо отделен от остальной части тела, снабжен 2–6 ботриями, или присасывательными ямками. Шейка неотчетливо выражена или отсутствует. Экскреторная система хорошо развитая, сетчатого типа, с 6–7 экскреторными ампулами на заднем конце тела. Семенники немногочисленные, медуллярные, располагаются сплошным слоем или несколькими рядами, передняя граница их проходит впереди или позади желточников, задняя – на уровне бурсы цирруса. Бурса цирруса небольшая, округлая, мускулистая. Наружный семенной пузырек имеется. Циррус открывается впереди утеро-вагинального отверстия в общем половом атриуме. Желточники кортикальные, единичные могут располагаться в медулле. Они начинаются позади, впереди или на одном уровне с семенниками и двумя боковыми лентами тянутся назад, прерываясь или непрерываясь в области яичника. В срединной части тела желточников немного. Постовариальная группа желточников всегда присутствует. Яичник бантовидный, с короткими широкими крыльями и коротким узким или широким истмусом. Семяприемник, если имеется, небольшой, лежит на уровне истмуса яичника. Петли матки заходят или не заходят вперед за бурсу цирруса; маточные железы имеются или отсутствуют. Яйца с крышечкой; свободно плавающей личинки нет. Процеркоид локализуется в полости тела тубифицид, главным образом рода Limnodrilus, взрослые цестоды – в полости тела тубфицид и в кишечнике пресноводных рыб, в основном семейства Cyprinidae. Все виды рода способны достигать зрелости в беспозвоночных хозяевах (наличие или отсутствие кутикулярной пленки, закрывающей половой атриум, служит отличительным признаком личиночной стадии и взрослой цестоды, так как в олигохетах церкомер иногда может отделяться от тела личинки).

Типовой вид: A. sieboldi Leuckart, 1878. Кроме типового, в составе рода числится еще четыре вида. В СССР зарегистрировано три вида.

Широкий диапазон изменчивости топографии и размеров морфологических структур затрудняет видовую диагностику архигетесов. Кеннеди (Kennedy, 1965) показал, что ряд признаков, которые служат диагности-

ческими критериями видов, оказываются непригодными для этой цели, так как сильно зависят от степени развития паразитов, их сокращения, методов фиксации и др. Такими структурами, например, являются: наличие или отсутствие прикрепительных ямок на головном конце, расположение петель матки, желточников и ряд других структур. Однако, как считает Кеннеди, число семенников и их расположение – достаточно пригодные альтернативные характеристики для определения видов, с учетом индивидуальных отклонений. На этих признаках построена определительная таблица видов рода от беспозвоночных до позвоночных хозяев.

Определительная таблица видов рода Archigetes

I (2). Семенники располагаются сплошным полем, передняя граница которого позади, на одном уровне, реже впереди желточников. Семенников 75–95 (в среднем 90)..... A. sieboldi Leuckart, 1878.

2 (I). Семенники располагаются продольными рядами, особенно хорошо заметными в передней части тела. Передняя граница их впереди желточников, реже на одном уровне с ними ..... 3.

3 (4). Семенников I20–I59 (в среднем I37), в каждом продольном ряду 30–40 фолликулов. Передняя граница их впереди или на одном уровне с желточниками. Головной конец отчетливо отграничен от тела ..... A. brachyurus Mrázek, 1908.

4 (3). Семенников 39–63 (в среднем 50). Передняя граница их всегда впереди желточников. Головной конец неотчетливо отграничен от тела ..... A. limnodrili (Yamaguti, 1934).

Archigetes sieboldi Leuckart, 1878

Рис. IO, II

Синонимы: Archigetes appendiculatus Braun, 1894–1900; Mrázek, 1897; Biacetabulum sieboldi Szidat, 1937; B. appendiculatum (Szidat, 1937) Janiszewska, 1950.

Дефинитивные хозяева: линь, лещ, белоглазка, густера, елец, карп, усач, пескарь.

Локализация: кишечник.

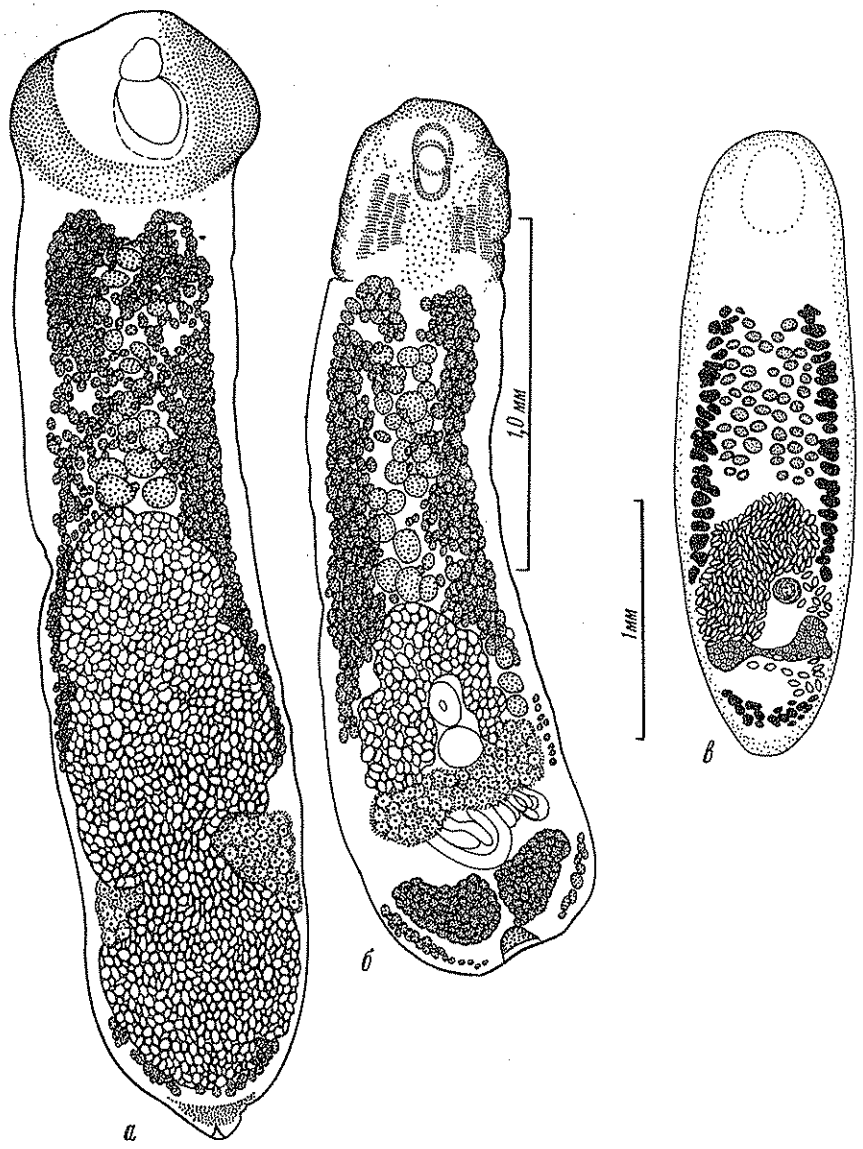
Промежуточные хозяева: Limnodrilus aurostriatus, L. claparedeanus, L. hoffmeisteri, L. goti, L. udekemianus, L. willeyi, Limnodrilus sp., Tubifex tubifex, T. hattai, Tubifex sp.

Достигают в олигохетах половой зрелости.

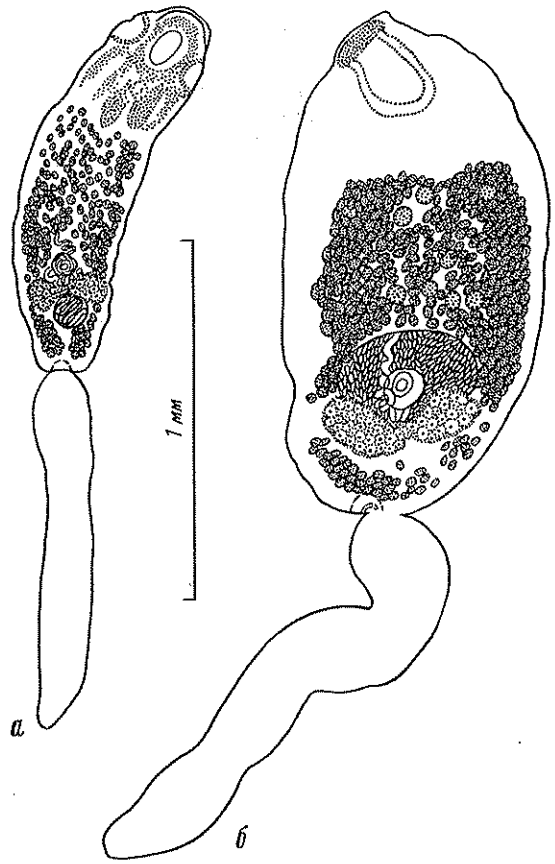
Локализация: полость тела.

Распространение: В СССР: бассейны рек Волги, Днепра, Днестра, Северного Донца (УССР), реки Жеймена (ЛитССР), Лиелупа (ЛатвССР), а также в водоемах РП, ЧСФР, ГДР, ФРГ, Англии, Ирландии, Италии, Франции, Финляндии, Швеции, Дании, ЮАР, Японии, США, Бразилии.

Историческая справка. В I855 г. Юдекем (Udekem) обнаружил в полости тела Tubifex rivulorum (=T. tubifex) и Nais probo-



Р и с. IO. Archigetes sieboldi Leuckart, I878: зрелые цестоды из кишечника рыб
а,б - из линя; в - из карпа (а,б - оригинал; в - по: Moravec, 1986)



Р и с. II. Archigetes sieboldi Leuckart, I878: цестоды из полости тела Limnodrilus hoffmeisteri. Оригинал
а - половозрелый; б - зрелый экземпляр

scidea "сколексы" цестод, которые, как он полагал, являются личинками Caryophyllaeus. В I868 г. Ратцел (Ratzel) в области половых гонад T. tubifex зарегистрировал личинок цестод и описал их под названием Caryophyllaeus appendiculatus. Лейкарт (Leuckart, I869) описал личинок также из олигохет, как C. laticeps, и отметил, что его материал сходен с таковыми Ратцела. Позже (I878) Лейкарт обнаружил в полости тела олигохет половозрелых цестод, для которых обосновал род Archigetes с типовым видом sieboldi. Сравнив обнаруженных им цестод с материалом Ратцела, автор пришел к выводу, что они значительно отличаются, в частности, строением головного конца. На этом основании он вновь указывает, что зарегистрированные им в I869 г. формы из Tubifex

и формы, обнаруженные Ратцелом в 1868 г. и Юдекемом от Tubifex, совершенно идентичны и являются личинками Caryophyllaeus, возможно, C. mutabilis (=C. laticeps). Взгляды Лейкарта на таксономию рода разделяли Gruber (1881), Шрамек (Sramek, 1901) и др. Затем Браун (Braun, 1894–1900), Лоннберг (Lönnberg, 1896), Мразек (Mrázek, 1897, 1908) и др., вероятно, недостаточно точно проанализировав аргументы Лейкарта об идентичности найденных им цестод и таковых из сборов Юдекема и Ратцела, признавая род Archigetes валидным, предложили заменить название его типового вида на A. appendiculatum, согласно праву приоритета. В таком виде таксономия рода принимается в работах других авторов (Hunter, 1927a,b; Joyeux, Baer, 1936; и др.).

Нибелин (Nybelin, 1922) пришел к выводу, что гвоздичники, обнаруженные Юдекемом в T. tubifex, и таковые, описанные Ратцелом как C. appendiculatus, в действительности являются личинками C. laticeps, тогда как зарегистрированные Брауном, Мразеком и Лоннбергом цестоды принадлежат к виду A. sieboldi. Кариофиллид из Nais proboscidea, обнаруженных Юдекемом и отнесенных Мразеком к представителям Archigetes, Нибелин классифицировал как Caryophyllaeides fennica. Сцидат (Szidat, 1937b), обнаружив взрослых цестод в кишечнике линя, подтвердил их идентичность с A. sieboldi из олигохет, но, разделяя мнение, что представители Archigetes являются прогенетическими личинками кариофиллид других родов, описал обнаруженных им цестод как Biacetabulum sieboldi. Янишевская (Janiszewska, 1950), считая, что род Archigetes представлен личиночными формами различных видов кариофиллид, синонимизирует B. sieboldi Szidat, 1937 из кишечника линя с A. appendiculatum и предлагает новую комбинацию вида – B. appendiculatum, обнаружив взрослых цестод также у леща и усача.

Кеннеди (Kennedy, 1965), изучив большой оригинальный материал, приходит к выводу, что основные морфологические различия, характерные для форм типа "appendiculatus" и "sieboldi", а именно наличие или отсутствие желточников в области яичника, число присасывательных ямок, зависят от степени зрелости и от фиксации материала и аналогично проявляются и у других видов рода (A. brachyurus, A. limnodrili). Это дало автору основание вновь восстановить вид A. sieboldi Leuckart, 1878 как самостоятельный, который может достигать зрелости как в олигохетах преимущественно рода Limnodrilus, так и в рыбах.

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковская, 1961, с. 346; Kennedy, 1965, с. 444–446; Moravec, 1986, с. 69) по половозрелым экземплярам от рыб разных видов. Небольшие цестоды. Длина тела 1,5–3,2 мм, средняя ширина его 0,4–0,3–1,0 мм, ширина в области матки – 0,89 мм (по Кулаковской). Головной конец имеет пару (вентральную и дорсальную) отчетливых ботрий. Кроме того, на живых экземплярах можно видеть одну или две пары дополнительных присасывательных ямок, которые не всегда сохраняются при фиксации материала. В области расположения прикрепительных ямок головной конец несколько расширен. Шейка неотчетливо выражена. Семенников 75–99 (90) (50 по Moravec), они располагаются в медуллярной паренхиме, начинаясь несколько позади передней границы желточников или, по Moravec, на одном уровне с ними на расстоянии 0,816 мм от переднего конца тела, и тянутся сплошным полем до уровня бурсы цирруса. Диаметр семенников 0,048 мм. Бурса цирруса почти округлая, 0,105x0,135 мм (по Moravec). Желточники поперечно вытянутые, располагаются двумя боковыми лентами, единичные фолликулы лежат в серединной части тела. Передняя граница желточников проходит на небольшом расстоянии от переднего края тела. В области яичника они либо отсутствуют, а если имеются, то соединяются с постовариальной группой желточников. Наличие или отсутствие желточников в области яичника зависит от зрелости цестод, т.е. от степени заполнения матки яйцами. Яичник гантелевидный с широкими долями и узким истмусом. Петли матки частично заходят вперед за бурсу цирруса. Размеры яиц: 0,050–0,058 (0,054)x0,028–0,040 (0,033) мм, по Kennedy; 0,053–0,058x0,029–0,033мм по Кулаковской; 0,057–0,063x0,033–0,039 мм, по Moravec. При большом числе яиц в матке ширина тела в этой части значительно увеличивается.

М о р ф о л о г и я (наши данные; по половозрелым и зрелым экземплярам цестод из кишечника линя и леща старицы Днестра; мерные признаки приводятся по зрелым цестодам). Длина тела 2,060–3,550 (2,620)мм, ширина в области полового атриума 0,430–0,900 (0,678) мм. Ширина головного конца 0,410–0,775 (0,551) мм. Головной конец округлый или почти прямой с ровными передним краем; на тотальных препаратах обычно более или менее хорошо видна пара мелких слабовыраженных присасывательных ямок, реже можно видеть три или четыре такие ямки. Вероятно, что уже отмечалось О.П.Кулаковской (1961), Кеннеди (Kennedy, 1965), они отчетливо видны только на живых экземплярах при движении сколекса и зачастую исчезают при фиксации цестод. Длина присасывательных ямок (ботрий) 0,120–0,350 (0,207) мм, ширина 0,070–0,230 (0,134) мм. Шейка не выражена. Мускулатура тела и сколекса развита слабо.

Семенники медуллярные, располагаются в серединном поле тела; передняя граница их проходит на 0,300–0,850 (0,582) мм от переднего конца тела, позади желточников, задняя – на 0,550–1,250 (0,822) мм от заднего конца тела. У зрелых экземпляров число семенников подсчитать не всегда легко из-за большого числа желточников и сильно заполненных яйцами петель матки. Бурса цирруса диаметром 0,110–0,200 (0,155) мм, диаметр наружного семенного пузырька 0,080–0,150 (0,101)мм.

Желточники кортикальные, начинаются на 0,420–0,780 (0,576) мм от переднего конца тела и тянутся к заднему его концу, иногда прерываясь в области яичника; они располагаются сплошным полем, но более многочисленные в боковых полях тела, чем в серединном поле, где они иногда единичные. Постовариальная группа желточников сравнительно много-

численная, фолликулы занимают медуллярную и кортикальную паренхиму. Яичник бантовидный или почти прямоугольный, с коротким широким истмусом; длина правой доли яичника 0,130–0,310 (0,223) мм, длина левой – 0,160–0,330 (0,235) мм. Ширина яичника 0,370–0,700 (0,532) мм; ширина правой его доли в области истмуса 0,130–0,240 (0,192) мм, левой – 0,120–0,270 (0,194) мм. Вагина короткая, слабоизвитая. Матка сильно извитая, петли ее могут заходить вперед за уровень бурсы цирруса. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 0,500–1,590 (0,950) мм. При сильном заполнении яйцами петли матки расширяются, стенки их настолько утончаются, что практически становятся невидимыми и образуют подобие одной большой полости, заполненной яйцами и маскирующей другие генитальные структуры. При этом желточники вытесняются маткой из боковых полей. Половое отверстие на 0,500–1,100 (0,749) мм от заднего конца тела. Размеры яиц в матке: 0,050–0,060 (0,0525)х0,025–0,035 (0,0290) мм.

Р а з в и т и е. Биология вида в олигохетах изучалась как на спонтанном (Wisniewski, 1930; Calentine, 1965; Kennedy , 1965; Nybelin, 1962; Chubb, 1982; и др.), так и экспериментальном материале (Кулаковская, 1962а, 1964а; Calentine, DeLong, 1966; Calentine, 1984). Согласно результатам этих работ, половозрелые и зрелые цестоды из олигохет морфологически сходны с таковыми из рыб. Основным отличительным признаком служит наличие церкомера и тегументальной пленки, закрывающей половой атриум у форм из олигохет. Облигатными промежуточными хозяевами этой цестоды являются олигохеты рода Limnodrilus. (В Северной Америке – только лимнодрилюсы, представители Tubifex экспериментально не заражаются, и спонтанная инвазия их в данном регионе не установлена; в других участках ареала данный паразит отмечается у некоторых видов Tubifex.)

Развитие онкосферы в яйце в экспериментах при 18–24° происходит за 16 дней, процеркоида в L. hoffmeisteri до начала яйцепродукции – за 81–111 дней. Максимальная продолжительность жизни в олигохетах 168 дней. Калентайн (Calentine, 1984) подробно изучал в эксперименте паразито-хозяинные отношения A.sieboldi и L.hoffmeisteri. Эмбрионированными яйцами (для экспериментов использовались цестоды от спонтанно зараженных L.hoffmeisteri) проводили заражение выращенных в лабораторных условиях олигохет длиной 4,0–8,0 мм с последующим содержанием их в автоклаве при определенной температуре. Через 24 ч после заражения число паразитов на одного хозяина достигало 1–18 экз. Только у 28% олигохет интенсивность заражения равнялась одному процеркоиду. Через 30 дней после заражения у 64% олигохет процеркоиды погибли, а через 50 дней смерть процеркоидов отмечена у 72% зразившихся олигохет. Только в 3 из 221 экз. заразившихся олигохет процеркоиды достигали зрелости через 81 и 111 дней, при этом в начале эксперимента в каждом хозяине содержалось более пяти процеркоидов, а в конце эксперимента только два или три процеркоида. Автор отмечает, что при начальной интенсивности инвазии, равной одному процеркоиду, ни один из них не достиг зрелости к указанному выше сроку. 21% зараженных олигохет оставались жизнеспособными в течение 168 дней. Гибель олигохет в контроле обычно составляет около 50% к 213-му дню их содержания.

Через сутки после заражения большинство онкосфер локализуются в полости тела олигохет в его задней 1/3 тела. Через 39 дней большинство жизнеспособных личинок мигрируют к переднему концу тела, располагаясь в семенных пузырьках олигохет. Изменения у олигохет обнаруживаются лишь к моменту, когда цестоды становятся почти зрелыми. Передняя часть тела олигохет расширяется, ткани стенок тела сильно утончаются. Скопление большого числа целомоцитов и разрушение половых органов олигохет наблюдаются при достижении процеркоидами половозрелости. Гибель олигохет происходит за счет разрыва их утонченных стенок тела, вызванного половозрелыми и зрелыми паразитами. Благодаря этому цестоды оказываются во внешней среде, что необходимо для завершения жизненного цикла. Отмечается высокая смертность процеркоидов в первые дни их развития в олигохетах. Причина гибели подробно не изучена, но, как указывал Калентайн с соавт. (Calentine et al., 1970), никакой клеточной реакции со стороны L.hoffmeisteri с момента выхода онкосферы из яйца до развития процеркоидов в их полости тела не отмечается. Но авторы не исключают гуморального воздействия олигохет на личинок.

О.П.Кулаковская (1964а) считает, что жизненный цикл Archigetes sieboldi может полностью завершаться в олигохетах, при этом в течение года паразит может давать две генерации. В условиях Западной Украины одна генерация созревает в мае, вторая – в сентябре–октябре.

Продолжительность сроков нахождения процеркоидов A. sieboldi в кишечнике рыб, необходимых для оплодотворения и созревания яиц, пока не известна. О.П.Кулаковская (1962а) экспериментально заразила годовалых линей Tubifex tubifex, содержащих процеркоидов A. appendiculatus, и через 10 дней в их кишечнике обнаружила зрелые экземпляры этого вида (О.П.Кулаковская называет их Biacetabulum appendiculatum, придерживаясь точки зрения, что представители Archigetes являются неотеническими личинками кариофиллид различных родов, паразитирующими у рыб).

Число яиц, выделяемых A.sieboldi при созревании в олигохетах и в рыбе, остается неизвестным, но совершенно очевидно, что оно должно быть меньше у особей при развитии их в аннелидах, так как сроки их жизни в последних очень непродолжительные (олигохеты быстро погибают, как только процеркоиды достигают зрелости).

Так, факты, что олигохеты 30-дневного возраста невосприимчивы к заражению A.sieboldi, сохранение жизнеспособности яиц паразита в

течение длительного времени (80–90 дней при 20°), возможная продолжительность жизни самих хозяев – L.hoffmeisteri – до 2 лет, редкая регистрация зараженных этим видом рыб, указывают на длительность связей A.sieboldi с олигохетами и на более характерное его развитие с участием одного хозяина – олигохет. Бентосоядные рыбы, возможно, выполняют лишь функцию рассеивания яиц. Нибелин (Nybelin, 1962), рассматривая олигохет как основное звено в сохранении популяций A.sieboldi в природе, считает рыб не обязательным компонентам в жизненном цикле этих цестод, в кишечнике рыб они лишь временно сохраняются. Особенности развития и паразитарных связей с беспозвоночными и позвоночными хозяевами позволяют предполагать, что основная циркуляция паразита в биоценозах обеспечивается олигохетами, в которых A.sieboldi достигает зрелости. В свою очередь, меньшая сравнительно с особями из рыб яйцепродукция и крайне высокая смертность процеркоидов A.sieboldi в олигохетах требует высокой плотности (численности) олигохет для сохранения этого вида цестод в природе.

М о р ф о л о г и я половозрелых процеркоидов (из L. hoffmeisteri, по: Calentine, DeLong, 1966). Длина тела 1,4–1,7 мм, ширина 0,5–0,9 мм. Длина церкомера 0,9–2,0 мм. Размеры и форма тела зависят от способа фиксации паразитов перед изучением. Головной конец с дорсо-вентральной и двумя латеральными парами ботрий, последние не всегда отчетливо видны после фиксации. Семенников 90–106, располагаются они в дорсальном и вентральном слое медуллярной паренхимы в срединном поле тела. Наружный семенной пузырек 0,050–0,080 мм, отделен от бурсы цирруса небольшим семявыносящим протоком. Бурса цирруса небольшая, округлая, 0,080–0,120 мм в диаметре. Желточники эллипсообразные, 0,020–0,050 мм в диаметре. Они тянутся от переднего конца тела до уровня яичника, в области его отсутствуют, так что их преовариальная группа не соединяется с постовариальной. Яичник фолликулярный, гантелевидный, длина его крыльев 0,110–0,210 мм. Петли матки спирально свернуты, тянутся вперед за уровень бурсы цирруса. Открывается матка в общий утеро-вагинальный проток, отверстие которого располагается в половом атриуме, куда открывается также циррус. Половой атриум закрыт тегументальной пленкой. Экскреторная система представлена восходящими и нисходящими экскреторными сосудами, соединяющимися между собой в более крупные сосуды, которые, в свою очередь, впадают в общий экскреторный проток, открывающийся в экскреторный пузырь. Размеры яиц: 0,032–0,037x0,046–0,060 мм. Они образуют скопления в теле цестод вблизи полового атриума, иногда занимают большую часть тела процеркоида.

М о р ф о л о г и я процеркоидов (из L. claparedeanus, по: Кулаковская, 1961, с. 348). Длина тела достигает 4,0 мм. Церкомер занимает 1/4–1/3 длины тела. На головном конце имеются две слабо выраженные ботридии. Передняя граница расположения семенников несколько

впереди таковой желточников. Бурса цирруса небольшая, 0,13x0,22 мм. Наружный семенной пузырек прилегает к бурсе цирруса. Желточники начинаются вблизи головы и тянутся до конца тела, прерываясь в области яичника. Яичник в виде банта. Петли матки располагаются позади сумки цирруса. Размеры яиц: 0,061–0,067x0,038–0,042 мм.

М о р ф о л о г и я процеркоидов (по нашим данным; экз. из L. hoffmeisteri). Длина тела 0,980–1,375 (1,207) мм, ширина тела в области полового атриума 0,300–0,700 (0,456) мм, ширина головного конца 0,275–0,450 (0,351) мм. Длина церкомера 0,750–1,150 (0,933) мм, ширина 0,140–0,250 (0,186) мм. Длина ботрий 0,100–0,210 (0,183) мм, ширина 0,050–0,150 (0.096) мм. Длина базальной части микротрихий тегумента в передней части тела 0,27±0,004 мкм, ее ширина 0,13±0,004 мкм, длина апикальной части 0,64± 0,03 мкм. В заднем отделе тела размеры тех же частей микротрихий соответственно 0,75±0,03 мкм, 0,10± 0,007 мкм, 0,35± 0,03 мкм. Высота наружной цитоплазмы тегумента на всей длине тела примерно одинаковая и составляет в среднем 2,41±0,1мкм. Внутренний цилиндр базальной части микротрихий сколекса равномерно укреплен с двух сторон. Половозрелые цестоды обладают развитыми железами проникновения. Отдельные клетки этих желез имеются в паренхиме на всем протяжении длины тела, в головном конце они обнаружены в большом количестве в субтегументальном слое. Они могут быть связаны цитоплазматическими отростками, образуя синцитуальную сеть.

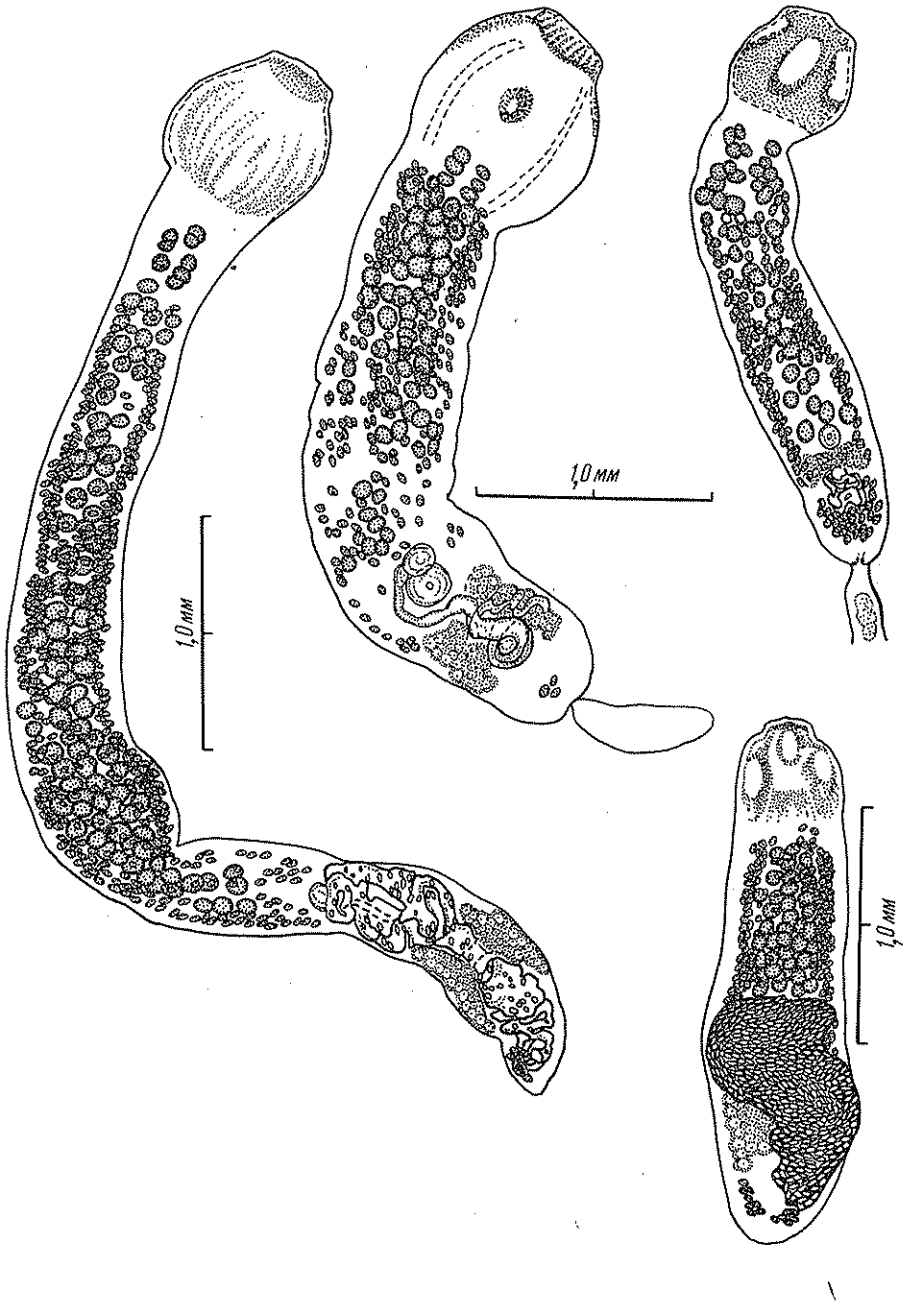
Размер секреторных гранул 0,35x0,26±0,04 мкм. Имеется хорошо развитый слой гликокалиса. Семенники и желточники начинаются на одном уровне на 0,360–0,450 (0,427) мм от переднего конца тела. Максимальный диаметр бурсы цирруса 0,120 мм. Длина правого крыла яичника 0,150 мм, левого – 0,140 мм, ширина яичника 0,350 мм. Половое отверстие располагается на 0,350 мм от заднего края тела. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 0,420 мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки практически такие же, как и у экземпляров от рыб.

В нашем материале имелись также неполовозрелые экземпляры процеркоидов, половые зачатки у которых располагались на 0,120 мм от заднего конца тела при общей длине его 0,980 мм (без церкомера), и на 0,160 мм – при длине тела процеркоида 1,275 мм. С увеличением длины тела процеркоида увеличивается и длина церкомера. Так, при длине тела 0,980 мм длина церкомера 0,750 мм, ширина его 0,170 мм; при длине тела 1,200 мм длина церкомера 0,900 мм, ширина его 0,140 мм; при длине тела 1,375 мм длина церкомера 1,150 мм, ширина 0,250 мм.

Archigetes brachyurus Mrázek, 1908

Рис. 12

С и н о н и м ы: Brachyurus brachyurus Szidat, 1938; Paraglaridacris silesiacus Janiszewska, 1950; Glaridacris brachyurus Yamaguti, 1959.



Р и с. I2. Archigetes brachyurus Mrázek, I908: процеркоиды различной стадии зрелости из полости тела L.hoffmeisteri. Оригинал

Д е ф и н и т и в н ы е х о з я е в а: пескарь (Gobio gobio, типовой), усачи (Barbus barbus, B. pethenyi), рыбец (Vimba vimba), лещ (Abramis brama).

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

П р о м е ж у т о ч н ы е х о з я е в а: Limnodrilus hoffmeisteri, L. claparedeanus.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела (прогенетическое развитие до половозрелости и созревание яиц).

Р а с п р о с т р а н е н и е: бассейны рек Днестра, Прута, Северного Донца; водоемы РП, ЧСФР, Англии.

И с т о р и ч е с к а я с п р а в к а. Вид описан по половозрелой форме из полости тела L. hoffmeisteri в I908 г. Мразеком. Сцидат (Szidat, I938) полагал, что это личиночная форма еще не обнаруженного у рыб вида гвоздичников, которому он предположительно дал название Brachyurus brachyurus. Ямагути (Yamaguti, I959) перевел B. brachyurus и B. gobii Szidat, I938 в род Glaridacris на том основании, что родовое название Brachyurus уже употреблялось ранее в зоологической номенклатуре. О.П.Кулаковская (I962), зарегистрировав A. brachyurus в полости тела L.hoffmeisteri в р. Днестр, отмечала, что вид морфологически близок к Paraglaridacris silesiacus, описанному Янишевской (Janiszewska, 1950b) от лещей Силезии (РП) и обнаруженному также О.П.Кулаковской (I96I) у усачей и рыбцов Днестра. На основе изучения цестод, собранных от рыб и олигохет из водоемов западных областей УССР, О.П.Кулаковская (I962a) установила, что A. brachyurus из L.hoffmeisteri идентичен с B. brachyurus и P. silesiacus. Янишевская (Janiszewska, I964), отмечая близость A. brachyurus и P. silesiacus, предложила представителей рода Archigetes, зарегистрированных у олигохет, числить подродом различных родов кариофиллид, взрослые формы которых паразитируют у рыб и морфологически сходны с таковыми из олигохет. Кеннеди (Kennedy, I965) зарегистрировал этих цестод у олигохет в водоемах Англии и, сравнив морфологию обнаруженных им цестод с описаниями других исследователей (Mrázek, I908; Кулаковская, I96I, I962a; и др.), свел в синонимы A.brachyurus виды B.brachyurus, P. silesiacus и G. brachyurus (Szidat, I938). Н.И.Демшин (I975), М.Н.Дубинина (I962), Е.М.Карманова (I968) соглашаются с синонимизацией этих видов, но числят его в роде Glaridacris – G. brachyurus.

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковская, I96I, с. 34, I962, с. 9; по половозрелым экземплярам из рыб – пескаря, усача, рыбца). Длина тела 4,5–7,5 мм, ширина 0,6 мм. Головной конец булавовидной формы или округлый, отделен от остальной части тела тонкой шейкой. У живых экземпляров на головном конце располагаются шесть ботрий, благодаря чему на вершине сколекса образуется как бы шестигранная пластинка,

как у прогенетических форм из олигохет. При фиксации цестод ботрии сохраняются редко; они или исчезают или видны лишь четыре ботрии.

Передняя граница расположения семенников проходит на 0,90–0,95мм от головного конца. Семенников более 80, почти округлой формы, 0,082 х 0,068мм. Они располагаются в срединном поле тела двумя неправильными продольными рядами, по 25–30 семенников в каждом, и тянутся назад до уровня нижнего края бурсы цирруса. Сумка цирруса небольшая, 0,I4 х 0,IIмм. Наружный семенной пузырек имеется. Семяприемник отсутствует. Желточники начинаются позади семенников и проходят по бокам тела до переднего края яичника. Постовариальные желточники имеются или отсутствуют (Кулаковская, I96I, с. 345, у P. silesiacus). Яичник бантовидный, передние доли его крыльев обычно длиннее задних. Матка слабоизвитая, петли ее, как правило, не заходят вперед за сумку цирруса, но при заполнении яйцами они могут огибать сумку цирруса и заходить за нее антериально. Яиц немного, их размеры 0,054–0,062х0,032–0,042 мм.

Р а з в и т и е. Детально развитие вида не изучалось. Половозрелые процеркоиды регистрировались у олигохет (см. историческую справку) и у рыб. О.П.Кулаковская (I962) в эксперименте заразила личинками A. brachyurus олигохет L. hoffmeisteri и L. claparedeanus.

М о р ф о л о г и я процеркоидов (по: Кулаковская, I96I, с. 346, по экземплярам из L. hoffmeisteri). Длина тела 4,0–6,0 мм, ширина 0,5–0,6 мм. Церкомер очень маленький и тонкий, занимает всего I/6–I/7 длины тела. На головном конце имеются слабо выраженные псевдоботрии. Голова заметно отделена от туловища. Желточники тянутся от головы, прерываясь в области яичника. Семенники начинаются на том же уровне, располагаясь в два двойных ряда. Сумка цирруса небольшая. Петли матки не заходят вперед за нее. Яичник гантелеподобный. Яйца размером 0,054–0,057х0,035–0,038 мм.

М о р ф о л о г и я процеркоида (по: Kennedy, I965, с. 446–447, по материалам из тубифицид). С характеристикой рода. При начале яйцепродукции средняя длина тела 3,0 (2,4–3,5) мм, средняя ширина 0,45 (0,4–0,5) мм. Сколекс обычно имеет по три отчетливые ботрии на дорсальной и вентральной сторонах. Семенников в среднем I37 (I20–I59), они тянутся от области шейки до бурсы цирруса. Начинаются семенники впереди желточников и собраны в продольные ряды, по 30–40 семенников в каждом. Желточники в зоне перед яичником располагаются двумя боковыми лентами, которые прерываются или нет сбоку от крыльев яичника. Маточные железы имеются. Размер яиц 0,062хС,032 мм.

М о р ф о л о г и я процеркоида (по нашим данным; по экземплярам из L. hoffmeisteri). Длина тела зрелых экземпляров 2,075–5,620 (3,299) мм, ширина в области полового атриума 0,490–0,675 (0,588) мм, Ширина головного конца 0,425–0,720 (0,57I) мм. Головной конец несет три пары ботрий, средняя из них наиболее четко выражена. Длина ботрий 0,200–0,250 (0,220) мм, ширина 0,050–0,I20 (0,079) мм. Длина церкомера 0,350–0,600 (0,475) мм, ширина 0,I55–0,2I0 (0,I80) мм. Длина церкомера составляет примерно I/6 длины тела: при длине тела 3,250 мм длина церкомера 0,600 мм, ширина 0,2I0 мм; при длине тела 2,250 мм длина церкомера 0,370 мм, ширина 0,I55 мм. Длина гловного конца до сужения 0,4I0–0,600 (0,493) мм. Передняя граница расположения семенников проходит на 0,630–0,820 мм от переднего края тела, задняя – на 0,800–I,I80 мм от заднего конца тела. Бурса цирруса округлая, 0,I80 мм в диаметре. Наружный семенной пузырек имеется. Желточники начинаются позади семенников на 0,780–I,090 мм от переднего конца тела, тянутся к заднему его концу до уровня яичника и отсутствуют по бокам от него. Основная масса фолликулов лежит в боковых полях тела, в срединном поле их немного. Постовариальная группа желточников сравнительно малочисленная. Яичник Н-образный, с широкими крыльями и коротким узким истмусом. Длина правого крыла яичника 0,200–0,450 мм, левого – 0,250–0,500 мм; расстояние между передними долями крыльев яичника 0,I50–0,I80 (0,I65) мм, между задними – 0,I80–0,220 (0,200) мм. Ширина левого крыла яичника в области истмуса 0,I30–0,I70 (0,I40) мм, правого – 0,I40–0,I90 (0,I60) мм. Половое отверстие располагается на 0,830–0,900 мм от заднего конца тела. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 0,600–0,900 (0,783) мм. При заполнении яйцами петли матки расширяются, стенки их сильно утончаются и образуют как бы единый, заполненный яйцами мешок, закрывающий все половые органы и сдвигающий семенники и желточники вперед. Размеры яиц: 0,050–0,054х0,028–0,030 мм.

Archigetes limnodrili (Yamaguti, 1934) Kennedy, 1965

Рис. I3

С и н о н и м ы: Glaridacris limnodrili Yamaguti, 1934; Brachyurus gobii Szidat, 1937; Glaridacris gobii (Szidat, 1937) Yamaguti, 1959.

Д е ф и н и т и в н ы е х о з я е в а: лжепескарь (Pseudogobio esocinus), вьюн (Misgurnus fossilis), пескарь (Gobio fluviatilis).

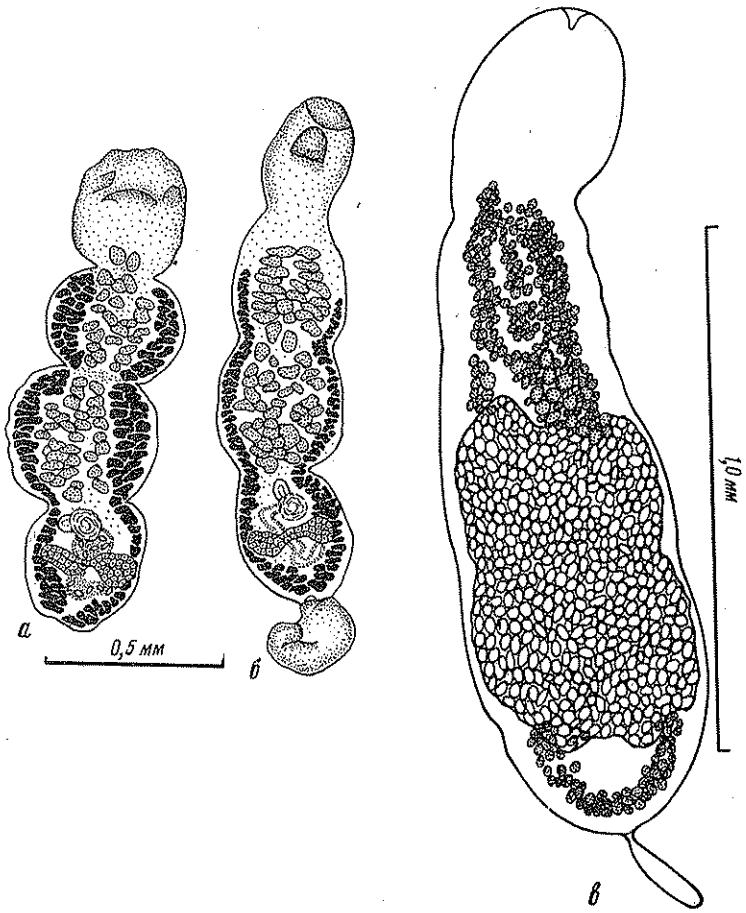
Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

П р о м е ж у т о ч н ы е х о з я е в а: Limnodrilus hoffmeisteri, L. cervix, L. claparedeanus, Limnodrilus sp.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела (процеркоиды развиваются до половозрелой и зрелой стадии).

Р а с п р о с т р а н е н и е: водоемы Калининградской области, Прибалтики, Украины, а также водоемы Англии, ФРГ, ГДР, Японии.

И с т о р и ч е с к а я с п р а в к а. В I934 г. Ямагути (Yamaguti) описал вид Glaridacris limnodrili от Limnodrilus sp. и от рыб – лжепескаря и вьюна. Автор отметил, что данный вид способен достигать зрелости как в олигохетах, так и в кишечнике рыб. Однако, считая, что представители рода Archigetes паразитируют только в тубифицидах, Ямагути отнес найденных им цестод к роду Glaridacris.



Р и с. I3. Archigetes limnodrili (Yamaguti, I934)Kennedy , I965: процеркоиды из полости тела олигохет, вентрально

а – без церкомера; б – с церкомером; в – из полости тела L.hoffmeisteri(а,б – по: Kennedy, I965; в – оригинал)

Цестоды из кишечника пескаря, обнаруженные Сцидатом (Szidat, I938), были выделены им в новый вид и новый род. Он дал им название Brachyurus gobii и указал на их большое сходство с Glaridacris limnodrili. На этом основании Сцидат перевел последний в род Brachyurus. В I959 г. Ямагути переводит B. gobii в Glaridacris, так как название Brachyurus уже использовалось ранее в зоологической номенклатуре. Цестоды от пескаря р. Днестр О.П.Кулаковская (I96I) описала под названием Brachyurus gobii, но впоследствии (I962) она рассматривает этот вид в составе Glaridacris на основании также большого сходства его морфологии с таковой G. limnodrili.

Кеннеди (Kennedy, I965), зарегистрировав архигетеобразных цестод в олигохетах в водоемах Англии, подробно изучил их жизненный цикл и, сравнив морфологию обнаруженных им цестод с описаниями G. limnodrili и B. gobii, пришел к выводу об идентичности этих видов. Кроме того, он не нашел у них существенных отличий от представителей Archigetes, что дало ему основание поместить этих цестод в данный род под названием A.limnodrili(Yamaguti, I934), Kennedy, I965. Н.И.Демшин (I975) признал правомочность сведения в синонимы G. limnodrili вида G. gobii, но не поддержал идею о принадлежности G. limnodrili к роду Archigetes.

М о р ф о л о г и я (по: Yamaguti, I934, с. IO–I2; по материалу из рыб). Длина тела от I,5 до 2,5 мм, максимальная ширина впереди яичника 0,3–0,8 мм. Головной конец (паратип; экземпляр, фиксированный в спирте без покровного стекла) имеет форму шестигранной пирамиды с глубокой медианной и двумя мелкими субмедианными присасывательными щелями на дорсальной и вентральной поверхностях; основание пирамиды утончается маргинально, терминальный диск слабо выступает в центре. На типовом экземпляре (фиксирован под покровным стеклом в растворе Шаудина) головной конец полностью утратил первоначальную форму, а глубокие медианные присасывательные щели исчезли.

Тегумент более тонкий, чем у C.japonensis (= Kh. japonensis), тогда как субтегументальные клетки хорошо развитые. Внутренняя продольная мускулатура образует отчетливый слой вокруг желточных фолликулов.

Экскреторная система не изучена в деталях, но заметно, что экскреторного пузыря нет, хотя выемка на заднем конце тела ведет в широкую трубчатую полость, функционирующую как пузырь. Экскреторное отверстие на заднем конце тела в виде терминального углубления.

Сравнительно большие округлые семенники, число их около 40, располагаются двумя продольными рядами от шейки до бурсы цирруса. Слабоизвитой семяпровод впадает в овальный, мускулистый наружный семенной пузырек, лежащий впереди бурсы цирруса. Узкий, извитой семяизвергательный канал внутри бурсы цирруса окружен многочисленными сильно окрашивающимися клетками. Толстый, выступающий циррус открывается наружу на уровне заднего конца бурсы цирруса. Последняя 0,5 мм в диаметре, с толстыми мускулистыми стенками, состоящими в основном из кольцевых мышечных волокон. Двухлопастной яичник размером 0,I7х 0,28 мм лежит в начале последней I/6 длины тела. Яйцевод отходит от медианной части с вентральной стороны яичника и соединяется с вагиной сразу же позади истмуса яичника, а затем присоединяет изогнутый внутрь желточный резервуар. Скорлуповая железа хорошо развитая. Тонкостенная проксимальная часть матки переходит в среднюю железистую часть вблизи заднего конца тела. Она пересекает истмус яичника с дорсальной стороны и делает несколько поперечных петель впереди него. Дистальная часть матки не заходит вперед за бурсу цирруса;

она открывается вместе с вагиной в половой атриум позади отверстия цирруса. Дистальная часть вагины выстлана очень тонкой кутикулой. Семяприемника нет. Яйца удлиненно-овальные с тонкой скорлупой; размеры их (на тотальных препаратах) 0,050-0,057х0,030-0,036 мм. Желточные фолликулы располагаются в латеральной части медуллы, начинаясь несколько позади передней границы семенников. Они тянутся до заднего края тела, в различных его участках входят в зону расположения семенников. У экземпляров с заполненной яйцами маткой желточники имеют тенденцию прерываться по обеим сторонам от нее.

Два зрелых экземпляра цестод из полости тела тубифицид после их фиксации имели размеры 1,8х0,37 и 2,28х0,42 мм. Морфология их соответствовала таковой экземплярам из рыб, описанных выше, за исключением числа семенников: 35 у первого экземпляра, 50 у второго.

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковская, 1961, с. 348, по материалу от пескарей р. Днестр). Мелкие черви до 2,5 мм длины и 0,4-0,5 мм ширины. Голова отделена от тела слабо выраженной шейкой, несет две - спинную и брюшную - ботридии. Желточники тянутся без перерыва по сторонам тела до его заднего конца. Передняя граница семенников проходит впереди таковой желточников; располагаются они двумя рядами, число их 48-50. Семяпровод образует плотный клубок петель. Сумка цирруса 0,12х0,10 мм. Наружный семенной пузырек имеется. Яичник небольшой гантелеподобный. Матка с небольшим числом петель, яиц в матке мало, их размеры 0,051-0,058х0,032-0,034 мм.

М о р ф о л о г и я (по: Kennedy, 1965, с. 447). С характеристикой рода. При начале яйцепродукции длина цестод 1,1-2,1 (1,5) мм, ширина тела 0,3-0,5 (0,45) мм. Сколекс обычно имеет по три ботрии на каждой из поверхностей (дорсальной и вентральной), хотя некоторые из них могут исчезать при фиксации. Семенников 39-63 (50), они тянутся от шейки до бурсы цирруса, начинаясь впереди желточников, и располагаются двумя дорсальными и двумя вентральными рядами, по 12 семенников в каждом ряду. Желточники располагаются двумя латеральными лентами и проходят сбоку от крыльев яичника, но могут образовывать более тонкий слой фолликулов в области яичника. Маточные железы, как правило, имеются. Размеры яиц 0,045-0,063 (0,053)х0,027-0,036 (0,032) мм.

Р а з в и т и е (по: Kennedy, 1965). Снабженные крышечкой яйца цестод из полости тела олигохет имеют размеры 0,045-0,063 (0,053)х 0,027-0,036 (0,032) мм. Развитие онкосферы в яйцах начинается еще при нахождении их в матке материнского организма. После откладки яйца лежат в субстрате и развитие их завершается в среднем за 20 дней при температуре около 14°. Свободно плавающего корацидия нет. Дальнейшее развитие происходит при заглатывании таких яиц тубифицидами. Яйца остаются инвазионными в течение 2 мес после их откладки во внешнюю среду. Олигохет для экспериментального заражения выращивали в лаборатории, а также брали из естественных водоемов с последующей акклиматизацией в лабораторных условиях. После заглатывания тубифицидами яиц они попадали в задний отдел их кишечника (за уровень 30-го сегмента). Здесь онкосфера выходила из яйца, проникала через стенку кишечника в целомическую жидкость и мигрировала в передние сегменты. Вероятно, миграция происходила быстро, так как личинки редко регистрировались между 30-м и 25-м сегментами тубифицид. Личинки оставались в полости тела в области 9-25-го сегментов олигохет до тех пор, пока не развивался семенной мешок тубифицид, и тогда личинки перемещались в них. В период миграции процеркоид развивался только до стадии зачатка церкомера. Основной рост и развитие процеркоидов происходили после того, как личинки завершали миграцию в передние сегменты тубифицид. Здесь личинка увеличивалась в размере, у нее развивались ботрии и половые органы. Церкомер также становился длиннее, но эмбриональные крючья не увеличивались в размере: длина их большей пары оставалась 0,010 мм. Индивидуальные различия процеркоидов в этой стадии обычно касаются числа семенников и формы сколекса. С началом продуцирования яиц длина петель матки увеличивается и они заходят вперед за бурсу цирруса. Благодаря этому боковые поля желточников в области крыльев яичника часто утончаются. Только что сформированные яйца обычно бесформенные, стерильные, позже они достигают нормальных размеров и оплодотворяются. В конечном счете яйца занимают большую часть тела паразитов, а репродуктивные органы исчезают. В этой стадии яйца никогда не были вне матки, не окружались каким-то мешком, не находились между слоями кутикулы. Выделение яиц через утеро-вагинальное отверстие в полость тела хозяина наблюдалось редко. Обычно зрелый процеркоид активными движениями разрывает стенку тела тубифицид и попадает на субстрат. К этому времени стенка тела хозяина в местах локализации паразитов сильно растягивается и утончается. Иногда в период выхода из хозяина сам паразит разрывается, и тогда яйца его выделяются непосредственно в семенные мешки олигохет или в окружающую среду. Обычно вышедшие из олигохет паразиты лежат на субстрате и поступление яиц в окружающую среду происходит по мере разложения тела паразита. Кеннеди различает пять стадий развития процеркоида A. limnodrili в олигохетах: I - церкомер отсутствует; II - церкомер и зачатки половых органов имеются; III - имеются ботрии и полностью сформированные половые органы. Две следующие стадии автор рассматривает уже как взрослую фазу процеркоидов и разделяет стадии по уровню яйцепродукции: IУ - начало выделения яиц; У - яйца в матке занимают большую часть тела паразита. В лабораторных условиях при 14° процеркоид достигает I стадии развития через 30 дней, II - через 40 дней, III - через 75 дней после поедания яиц тубифицидами. Зрелыми паразиты становятся через 140 дней после заражения олигохет.

В экспериментах автора успешно заражались три вида тубифицид: Limnodrilus hoffmeisteri, L. claparedeanus, L. cervix, у которых

обнаружено также спонтанное заражение A. limnodrili. L. udekemianus в экспериментах не заражался, в природе спонтанная инвазия этого вида A. limnodrili не зарегистрирована. Обычно спонтанная зараженность олигохет составляет 2-3%, максимально - до I2%. Число паразитов на одного хозяина зависит, вероятно, от степени зрелости процеркоидов. По мере созревания личинок число их в особи хозяина уменьшается в результате гибели процеркоидов. Гибель личинок отмечается в основном в период их миграции в передние сегменты хозяев. В экспериментах в задних отделах тела тубифицид регистрировали до 20 процеркоидов I стадии, однако случаев гибели самих хозяев при столь высокой интенсивности инвазии не отмечалось.

У спонтанно зараженных тубифицид при высоких показателях интенсивности инвазии процеркоиды, как правило, были на одинаковой стадии развития; в условиях эксперимента при высокой интенсивности инвазии олигохет процеркоиды в них находились в разной стадии развития. Из всех обследованных видов тубифицид наибольшая зараженность выявлена у L. hoffmeisteri (77% от числа всех зараженных тубифицид), численность которого в биоценозах обследованных водоемов была наибольшей; у L. claparedeanus - наименьшая (не более I0%). Подобная картина наблюдалась и в экспериментах.

Никаких сезонных изменений зараженности олигохет в одном районе исследований не отмечено, но степень зараженности тубифицид в одном и том же месяце, но в разные годы совершенно различная. Сходства в сезонных колебаниях зараженности тубифицид в различных местах исследований также не наблюдалось. В естественных условиях одного и того же водоема личинки I и II стадий развития встречались в течение всего года, тогда как зрелые процеркоиды регистрированы с марта по сентябрь в I962 г. и в июле - в I963 г. У экспериментально зараженных тубифицид личинки I и II стадий также регистрировались в течение всего года, а зрелые процеркоиды - с января по октябрь. Исходя из этих данных, Кеннеди полагает, что созревание цестод и новое заражение тубифицид происходит в течение всего года. В условиях эксперимента неполовозрелые тубифициды заражались легче, чем зрелые. Личинки III стадии и половозрелые цестоды A. limnodrili регистрируются в основном в зрелых или размножающихся особях Limnodrilus. Взрослые процеркоиды никогда не отмечались в неполовозрелых особях хозяев, и, наоборот, неполовозрелые процеркоиды не обнаружены у взрослых особей тубифицид в естественных условиях и крайне редки в условиях экспериментов. Однако этот факт никак не объясняет характер сезонности созревания паразитов, так как виды Limnodrilus размножаются также в течение всего года (Kennedy, I964). Спонтанного заражения рыб, обитающих в обследованных водоемах, не регистрировали; экспериментально заразить рыб не удалось. В этой связи Кеннеди считает, что в водоемах обследованных районов Англии основным типом развития A. limnodrili является полный прогенез в

беспозвоночном хозяине - тубифицидах. Подобное отмечено и для A. sieboldi, особи которого регистрировались только у беспозвоночных хозяев - олигохет - и отсутствовали у рыб, а попытки экспериментального заражения последних оказались безуспешными (Wisniewski, I930). В то же время Калентайн (Calentine, I964, I984) выявил наличие у A. iowensis двух "штаммов", один из которых развивается только прогенетическим путем (полный цикл развития происходит в олигохетах), а другой - с участием олигохет как промежуточных хозяев и рыб как дефинитивных. При этом в зараженных инвазионными яйцами цестод из рыб олигохетах процеркоиды никогда не достигали зрелости (в течение 200 и даже 788 дней).

Основные выводы Кеннеди из полученных им данных сводятся к следующему. Для видов рода Archigetes основным типом развития является прогенетическое развитие до половозрелой стадии в беспозвоночных хозяевах. Именно этим объяснима их регистрация в позвоночных хозяевах - рыбах. Разным видам рода этот тип развития свойствен в большей или меньшей степени. В частности, для A. limnodrili и, возможно, A. sieboldi он более характерен. В различных участках ареала A. limnodrili развитие его может идти тем или иным путем в зависимости от целого ряда факторов. Один из них - стабильность паразито-хозяинных отношений A. limnodrili и тубифицид в определенных регионах. В пользу стабильности этих отношений и адаптации к неотеническому развитию свидетельствуют: способ откладки яиц (у A. limnodrili яйца никогда не выделяются в полость тела тубифицид, что препятствует дальнейшему развитию паразита и заражению новых особей беспозвоночных); низкая зараженность тубифицид вследствие высокой смертности в них процеркоидов на ранних стадиях развития; отсутствие патогенного влияния на хозяина; способность паразитов вызывать гибель хозяев только ко времени достижения половозрелости и началу откладки яиц; восприимчивость к заражению только половозрелых и зрелых тубифицид, что обеспечивает меньшую гибель их от инвазии. Еще одним существенным моментом паразито-хозяинных связей является высокая специфичность архигетесов к беспозвоночным хозяевам (на уровне рода). Так как тубифициды заражаются при поедании инвазионных яиц, а только немногие виды из них способны заглатывать яйца, следует полагать, что в трофике различных родов тубифицид должны существовать определенные различия или эти различия могут состоять в особенностях их кишечника (строении или свойствах) или полости тела. В условиях Англии A. limnodrili развиваются только в представителях рода Limnodrilus. Трофические различия у разных видов пресноводных олигохет, как показал Кеннеди (Kennedy, I964), не столь существенные. Более важными факторами, влияющими на специфичность, являются поэтому различия в специфических свойствах кишечника и полости тела тубифицид. Особенности развития A. limnodrili и характер взаимоотношений его с беспозвоночными хозяевами означают, что ареал данного вида обусловли-

вается в первую очередь распространением именно его беспозвоночных а не позвоночных хозяев – рыб, по крайней мере в условиях Англии. Эти выводы Кеннеди, вероятно, справедливы и для других регионов обитания вида. Существование тех или иных видов тубифицид, являющихся хозяевами A. limnodrili, в различных зоогеографических областях и возможность их использования как хозяев этой цестодой зависят от целого ряда факторов. В первую очередь от внешних условий, определяющих фауну тубифицид в каждом конкретном регионе, а также от среды обитания олигохет, так как последняя в определенной степени влияет на особенности свойств их кишечника и полости тела.

Род Glaridacris Cooper, 1920

И с т о р и ч е с к а я с п р а в к а. Род основан Купером (Cooper) в 1920 г. для G. catostomi, зарегистрированного у Catostomus commersoni оз. Мичиган. Позже к этому роду отнесли G. laruei (Lyster, 1921), G. confusa Hunter, 1927, G. hexacotyle (Linton, 1897), также от катостомидных рыб Америки. Еще одного представителя рода описал Ямагути (Yamagati, 1934) – G. limnodrili из олигохет Limnodrilus sp. и рыб Pseudogobio esocinus и Misgurnus fossilis в Японии, установив, что данный вид способен достигать зрелости как в олигохетах, так и в рыбах. Кариофиллид из кишечника Gobio fluviatilis Сцидат (Szidat, 1938). выделил в самостоятельный вид – род Brachyurus, дав им название B. gobii. Отмечая морфологическое сходство B. gobii и видов Glaridacris и Archigetes, Сцидат считал, что прогенетические личинки представителей Brachyurus способны развиваться в олигохетах, достигая здесь зрелости. На этом основании он перевел в основанный им род. G. limnodrili, описанный Ямагути от олигохет и рыб, и A. brachyurus, описанный Мразеком (Mrázek, 1908) от олигохет. И тем самым в Glaridacris объединены виды, зарегистрированные только у катостомидных рыб Америки. Фиштал (Fischthal, 1950) обнаружил, что название Brachyurus, взятое Сцидатом для обозначения рода, ранее использовано для одного из родов грызунов. Учитывая этот факт, Ямагути (Yamaguti, 1959) относит Brachyurus к синонимам Glaridacris и в родовой таксон под этим названием переводит все виды, включенные Сцидатом в Brachyurus. Такая синонимизация не нашла поддержки у McCrae (1961), который выделил евразиатские виды B. gobii Szidat, 1938 и B. brachyurus (Mrázek, 1908) из Glaridacris в новый род Szidatinus (= Brachyurus).

Изучив кариофиллид из олигохет и рыб водоемов Украины, О.П.Кулаковская (1961, 1962а, б) обнаружила большое сходство B. gobii и Paraglaridacris silesiacus, описанного Янишевской (Janiszewska, 1950) от усачей и рыбца р. Днестра, и морфологическую близость представителей обоих родов с Glaridacris. Она отметила морфологическое сходство Archigetes brachyurus, зарегистрированного у L. hoffmeisteri из р. Днепра, с P. silesiacus. Однако, разделяя точку зрения Янишевской (Janiszewska, 1950а, 1954), что прогенетические личинки видов Archigetes идентичны некоторым видам других родов кариофиллид от рыб, О.П.Кулаковская синонимизирует все три указанных вида и относит их к Glaridacris. Переизучив экземпляры G. gobii (Szidat, 1938), обнаруженные ею у пескарей р. Днестра, она пришла к заключению, что этот вид является специфичным паразитом пескарей и обнаруживает большое сходство с A. brachyurus Mrázek, 1908. Прогенетическая личинка этого вида должна, вероятно, иметь большое сходство с A. brachyurus и развиваться в олигохетах Limnodrilus. М.Н.Дубинина (1962) признает проведенную О.П.Кулаковской синонимизацию и считает, что у рыб фауны СССР паразитирует один вид – G. brachyurus (Mrázek, 1908), тогда как О.П.Кулаковской зарегистрирован также G. gobii (Szidat, 1938). При ревизии видового состава Archigetes Kennedy (1965) вывел из Glaridacris виды G. brachyurus (Mrázek, 1908), G. limnodrili Yamaguti, 1934 и G. gobii (Szidat, 1938), считая два последних идентичными, и поместил их в Archigetes. Тем самым в Glaridacris, как его понимал Купер, объединяются виды (в то время 6 видов), паразитирующие у катостомидных рыб Неарктики. Исключение составляет типовой вид рода – G. catostomi, зарегистрированный у чукучана Catostomus catostomus в реках Сибири (Змеев, 1936; Захваткин, 1936). Анализ морфологии этого вида на большом материале от катостомидных рыб, состав его хозяев и особенности распространения этого и других видов Glaridacris привели Мацкевича (Mackiewicz, 1965) к заключению, что представители этого рода являются специфичными паразитами катостомидных рыб Америки, а регистрация G. catostomi в Палеарктике сомнительна. Высказанные соображения подтверждаются особенностями распространения хозяев этого вида – катостомидных рыб. Согласно Дарлингтону (Darlington, 1957), место их возникновения – Восточная Азия, откуда они вторично проникли в Северную Америку (кроме Myxocyprinus), заместившись в Азии ципринидами. И только Catostomus проник обратно в ближайшую к Северной Америке северо-восточную часть Азии. Возможно, что и G. catostomi мог вторично в недавнем времени проникнуть в Палеарктику вместе с Catostomus. Кроме отмеченных выше регистраций G. catostomus в водоемах Сибири, о его нахождении в этом регионе сообщали А.М.Губанов и др. (1967): р. Колыма, у четырех из семи вскрытых C. catostomus. В работе этих авторов кариофиллидные цестоды первоначально определены как Caryophyllaeus laticeps и лишь в обсуждении результатов отнесены к G. catostomi. Позже этот вид указывается в списке паразитов чукучана рек Колымы и Индигирки (Губанов и др., 1972; Трофименко, 1969). Ни в одной из указанных работ не приведено описания и рисунков вида. В 1983 г. О.Н.Пугачев в монографии по гельминтофауне рыб Восточной Сибири также числит G. catostomi среди гельминтов чукучана р. Колымы и указывает на возможность его паразитирования у чукучана в р. Индигирке.

Диагноз рода: Caryophyllaeidae. Сколекс хорошо выражен, с тремя парами отчетливых присасывательных ямок; медианная (дорсовентральная) пара самая глубокая и сильнее развитая. Терминальный диск отчетливый или отсутствует. Внутренняя продольная мускулатура в основании сколекса и в передней части шейки хорошо развитая и собрана в большие узлы (обычно их 8). Циррус открывается самостоятельным отверстием, расположенным на вентральной поверхности тела или в мелком углублении, напоминающем половой атриум. Семенники лежат в медуллярной паренхиме в медианном поле тела; задняя граница их проходит впереди бурсы цирруса. Наружный семенной пузырек имеется. Яичник Н-образный, полностью расположен в медуллярной паренхиме. Желточники лежат в медуллярной паренхиме снаружи от семенников сплошным слоем или двумя латеральными лентами. Передняя граница желточников проходит впереди таковой семенников, задняя - вблизи передних долей крыльев яичника. Постовариальная группа желточников отсутствует Петли матки никогда не заходят вперед за уровень бурсы цирруса; максимальная длина тела, занимаемая петлями матки, составляет I/3 длины тела, занимаемого семенниками, или меньше. Есть терминальный экскреторный пузырь. Паразиты катостомидных рыб, главным образом в Неарктике.

Типовой вид: G. catostomi Cooper,I920. Кроме типового, в состав рода входит шесть видов. Все они зарегистрированы у катостомидных рыб Неарктики,в СССР один вид - G.catostomi - у чукучана.

Glaridacris catostomi Cooper, 1920

Рис. I4

Синонимы: Garyophyllaeus catostomi Woodland, 1923; Caryophyllaeus catostomi Moghe, 1925; Caryophyllaeus terebrans part. in Bangham and Adams, 1954; Glaridacris laurei part. in Banghama and Venard, 1946; G. confusus part. in Hoffman, 1953; Caryophyllaeus laticeps из Губанова, Новикова, Трофименко, I967.

Дефинитивные хозяева: Catostomus catostomus, C. commersoni (типичные хозяева), C. occidentalis, Catostomus sp., Hypentelium nigricans, Erimyzon oblongus, Moxostoma rubreques.

Локализация: кишечник (на стадии личинок - в складках мукозы).

Промежуточные хозяева*: Limnodrilus hoffmeisteri, L. udekemianus, Aulodrilus pigueti, Peloscolex multisetosus, Tubifex tubifex, T. templetoni, Uncinais uncinata.

* По данным Калентайна и др. (Calentine, Christensen, Christensen, I979), экспериментальное заражение. В экспериментах авторов Branchiura sowerbyi заражались с достаточно высокой экстенсивностью (97%), но все личинки погибали, даже при низкой интенсивности инвазии, не достигнув полного развития.

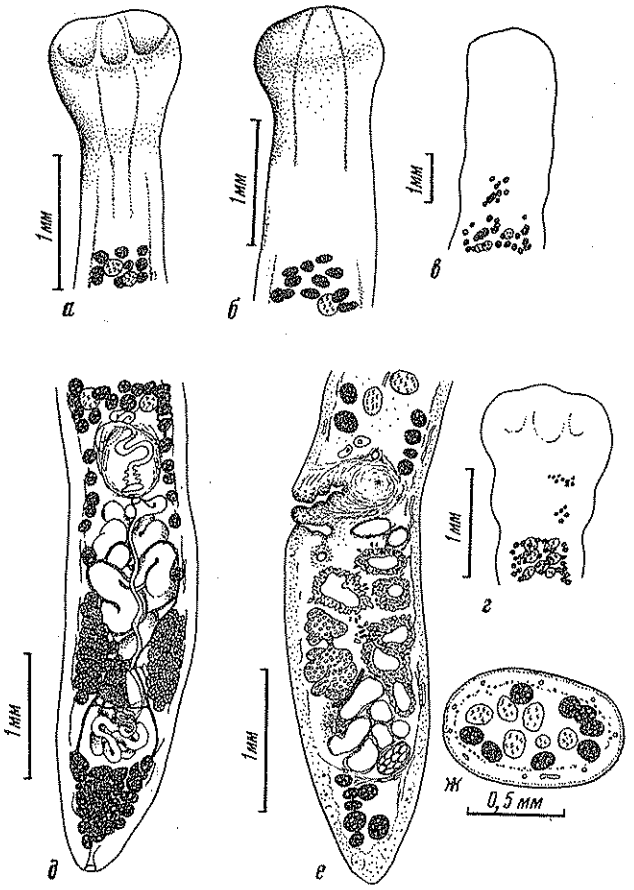


Рис. I4.Glaridacris catostomi Cooper, 1920

а-г - передние концы тела с различными формами сколекса и расположением семенников и желточников; д - задний конец тела, вентрально; е - то же, среднесагиттально; ж - поперечный срез (обозначения см. на рис. 2) (по: Mackiewicz, 1965)

Локализация: полость тела.

Распространение: СССР (Восточная Сибирь - реки Колыма, Индигирка); водоемы Северной Америки (в США в водоемах I6 штатов и на Аляске; в Канаде - в водоемах трех провинций).

Мы солидарны с точкой зрения Мацкевича о необходимости дополнительных сведений для подтверждения паразитирования G.catostomi у катостомидных рыб Палеарктики. Ввиду отсутствия описания вида в работах названных выше советских авторов и невозможности анализа оригинального материала считаем целесообразным привести детальное описание G.catostomi из работ разных авторов, регистрировавших вид у рыб в регионе типового распространения - Неарктике.

М о р ф о л о г и я (по: Cooper, 1920; Hunter, 1927a,b; Mackiewicz 1965; Swiderski, Mackiewicz, 1976). Длина тела зрелых цестод 11,5-41,0 мм, ширина в области полового атриума 1,0-1,8 мм. Сколекс короткий, широкий, клиновидный; длина его варьирует от 0,3 до 0,45 мм, ширина 0,45-1,0 мм. На дорсальной и вентральной поверхностях сколекса имеются по три присасывательные неглубокие ямки, при этом срединная пара более хорошо развитая и более глубокая. (По классификации Мацкевича сколекс относится к "Cuneiloculate"-ному типу строения сколекса). Шейка отчетливая, несколько уже, чем тело. Тегумент толщиной 0,07-0,11 мм, субтегументальный слой толщиной 0,12-0,16 мм, с внутренней стороны отграничен наружным слоем продольной мускулатуры от кортикальной паренхимы, толщина которой 0,7-0,84 мм. Внутренний и наружный слои продольной мускулатуры хорошо развитые. В основании сколекса имеются восемь больших пучков внутренних продольных мышц, позади которых находится много клеток с большим ядром и многочисленными гранулами в цитоплазме. Эти клетки, вероятно, железистого типа, от них наружу отходят длинные выросты, направленные диагонально к тегументу. Изнутри тегумент выстлан тонкой базальной мембраной, составляющей 1/6 толщины всего тегумента. Под базальной мембраной располагаются волокна кольцевой мускулатуры, образуя слой толщиной 0,01 мм. Фибры внутренней продольной мускулатуры тегумента, лежащие с внутренней стороны слоя кольцевых мышц, иногда переплетаются с мышцами наружного слоя продольных мышц тела. Последний собран в небольшие пучки, по 15 фибр в пучке. Толщина пучков более одинакова, чем таковая пучков внутреннего слоя продольных мышц, состоящая из пучков, содержащих до 26 фибр. В заднем конце тела волокна продольных мышц тегумента и наружного слоя продольных мышц тела переплетаются по мере того, как они погружаются в стенки экскреторного пузыря.

Нервная система сравнительно слаборазвитая и представлена диффузными неотчетливыми ганглиями, расположенными в терминальной части сколекса, и отходящими от них внутрь тела неотчетливыми нервными стволами. Последние вскоре распадаются на диффузный плексус, лежащий в субтегументе среди многочисленных узлов продольных мышц. В основании сколекса основные нервные стволы значительно расширяются и дорсовентрально соединяются небольшими поперечными отростками. Ближе к вершине сколекса каждое из этих расширений вновь разделяется сагиттально на две части, каждая из которых соединяется с таковой с противоположной стороны тонкими прямыми поперечными стволами. Таким образом образуется две направленные антериально петли.

Экскреторная система представлена парными восходящими и нисходящими сосудами. В передней части тела имеются восемь основных сосудов - по три на вентральной и дорсальной сторонах и по одному на латеральных. В сколексе эти сосуды распадаются на многочисленные мелкие капилляры, образуя плексус и пронизывая субтегумент и кортикальную паренхиму. На небольшом расстоянии от переднего края сколекса от плексуса отходят два сосуда выше и ниже комиссуры нервного кольца. Основные нисходящие сосуды впадают в задней части тела в большой экскреторный пузырь размером 0,25x0,005 мм. Он образован инвагинацией стенки задней части тела, так как его стенка выстлана слоем тегумента одинакового по строению с тегументом поверхности тела паразита. В стенках пузыря имеются фибры наружного и внутреннего слоев продольных мышц, переплетающихся между собой, точно так же как и в тегументе заднего конца тела цестоды. Пламенные клетки отсутствуют, они заменены ренальными корпускулами, заполненными ядрами и ядрышками и имеющими сильно вакуолизированную цитоплазму. От цитоплазмы отходят многочисленные капилляры, которые пронизывают стенку клетки и соединяются с канальцами, отходящими от стенки восходящих каналов.

Семенники многочисленные (170-465), эллипсообразные, диаметром 0,12-0,19 мм. Диаметр семенников увеличивается по направлению к заднему концу тела. Передняя граница поля семенников проходит немного позади таковой желточников. Семенники располагаются в медуллярной паренхиме одинарным слоем с дорсальной и вентральной сторон. В каждом латеральном ряду 2-3 семенника. Семяпровод извитой, петли его образуют вид треугольника, основание которого направлено к бурсе цирруса. Поле, занимаемое петлями семяпровода, 0,32 мм в длину 0,36 мм в толщину (глубину) и 0,28 мм в ширину. У самого основания бурсы цирруса семяпровод расширяется, образуя мускулистый наружный семенной пузырек 0,30 мм длиной и 0,065-0,090 мм шириной. Внутри бурсы в дорсальной трети ее семяпровод вновь расширяется, образуя вторичный, а возможно "временный", семенной пузырек с максимальным диаметром 0,06-0,065 мм. Пройдя небольшое расстояние, семяпровод сужается, переходит в семяизвергательный канал собственно цирруса, который занимает в длину менее половины длины бурсы, достигая диаметра 0,060-0,065 мм. Он выстлан слоем гладкой кутикулы, содержит волокна кольцевой мускулатуры. Бурса цирруса занимает всю толщину медуллярной паренхимы дорсальновентрально и латеролатерально, имеет эллипсовидную форму, диаметром 0,40-0,60 мм. Стенки ее содержат мускульные волокна, идущие во всех направлениях, и волокна мышц-ретракторов, прикрепляющиеся к разным участкам цирруса. Отверстие цирруса расположено в общем половом атриуме на 0,05-0,13 мм впереди утеро-вагинального отверстия. Половой атриум длиной 0,45-0,55 и 0,07-0,16 мм глубиной. Матка и вагина открываются в утеро-вагинальный атриум, расположенный в общем половом атриуме. Он более отчетливо выражен, его диаметр 0,12-0,168 мм, глубина 0,20-0,30 мм. Матка открывается на 0,20-0,30 мм от поверхности тела латеральнее и левее медианной линии; отверстие вагины лежит ближе к поверхности тела в противоположной стороне от отверстия матки.

Яичник Н-образной формы; длина его крыльев 0,65–0,90 мм, истмус – примерно в центре крыльев. На поперечном срезе истмус округлый диаметром 0,40 мм. Срединная часть его играет роль резервуара яйцеклеток, длиной 0,13–0,18 мм, шириной 0,10–0,15 мм. Яичник расположен в середине расстояния между половым атриумом и задним концом тела. Желточные фолликулы начинаются в области шейки впереди семенников и тянутся до уровня бурсы цирруса. Они располагаются в медуллярной паренхиме снаружи от семенников, на поперечном срезе их 8–15. Диаметр желточников, как и семенников, увеличивается по направлению к заднему концу тела, где они достигают диаметра 0,20 мм. Желточники постовариальной группы занимают всю толщину медуллярной паренхимы. Каждый желточный фолликул зрелых экземпляров цестод содержит желточные клетки различной стадии цитоморфоза и окружен снаружи толстой базальной мембраной. Менее зрелые желточные клетки располагаются в периферической части фолликула. Кроме желточных, в фолликуле имеются промежуточные клетки, окружающие желточные, и большая единичная клетка в центре. Промежуточные клетки синцитиального типа с 2–3 ядрами, окруженными общей цитоплазмой. Они лежат в периферической части фолликулы, а их длинные цитоплазматические отростки проникают в центральную часть фолликул между развивающимися желточными клетками. В цитоплазме промежуточных клеток и их отростках находятся митохондрии, комплексы Гольджи, свободные рибосомы. По мере созревания желточных клеток фолликул увеличивается почти в 3 раза, при этом ядра клеток становятся больше, занимая всю центральную часть цитоплазмы, и окружаются двойной перформированной оболочкой. В зрелых желточных клетках ядро заполнено большим количеством частиц гликогена α и β типа; в нуклеоплазме содержится много хроматина и частиц β-гликогена. Секреторная активность зрелых желточных клеток очень высокая, о чем свидетельствует сильное развитие железистого эндоплазматического ретикулума, увеличение числа свободных рибосом, митохондрий и аппарата Гольджи, появление многочисленных скоплений скорлуповых гранул. Желточные фолликулы связаны между собой небольшими желточными канальцами, которые, объединяясь, образуют желточные протоки, по два на каждой стороне. На уровне бурсы цирруса оба протока каждой стороны объединяются одним поперечным протоком. Поперечные протоки каждой стороны сливаются на уровне истмуса яичника, образуя с его дорсальной стороны общий желточный резервуар, размер которого зависит от степени заполнения желточной массой (обычно 0,03–0,10 мм). Желточные протоки (их 2) постовариальной группы желточников открываются в непарный общий проток, отходящий от желточного резервуара, несколько расширяют его, образуя как бы желточный резервуар меньшего размера. Затем непарный общий желточный проток с дорсальной стороны вблизи нижнего края истмуса яичника резко сужается (до 0,02 мм) и открывается в оотип.

Последний окружен скорлуповыми железами, небольшие протоки которых открываются в него. Оотип короткий, располагается с дорсальной стороны истмуса яичника, а после впадения в него яйцевода становится оплодотворительным каналом. Оокапт лежит в середине истмуса яичника у его заднего края. На поперечном срезе его размер 0,029–0,032 мм, толщина слоя кольцевой мускулатуры, образующей сфинктер, 0,010 мм. Яйцевод довольно длинный, 0,020 мм, диаметр его 0,021–0,023 мм в начале, а затем перед переходом в вагину резко уменьшается до 0,009–0,010 мм. Вагина в виде извитой трубки тянется по дорсальной стороне тела; диаметр проксимальной ее части 0,007–0,012 мм, на уровне середины – 0,025–0,035 мм, в дистальной части – 0,050–0,055 мм. Выстилающий ее слой тегумента, 0,005 мм толщиной, окружен многочисленными волокнами кольцевой мускулатуры, миобластические ядра которых образуют отчетливый слой толщиной 0,010 мм. Семяприемник неотчетливо выражен или отсутствует. Проксимальная часть матки, начинаясь у заднего края оотипа, образует несколько петель, стенки которых выстланы синцитиальным эпителием. Затем петли матки постепенно расширяются, стенки ее утончаются по мере заполнения яйцами. Матка проходит дорсально от истмуса яичника и тянется вперед к половому атриуму. На уровне заднего края яичника матка окружается массой одноклеточных дубинкообразных желез. Отверстие матки окружено слоем мышц и миобластических ядер.

Яйца с крышечкой и тонкой скорлупой. Длина яиц после их выделения и измеренных в физрастворе 0,054–0,066 мм, ширина 0,038–0,048 мм, толщина скорлупы 0,002–0,003 мм, диаметр крышечки 0,012–0,016 мм. При измерении в глицерине размеры яиц 0,057–0,077х0,050–0,057 мм.

Р а з в и т и е G.catostomi изучено Калентайном и Христенсеном (Calentine, 1967; Calentine et al., 1970). Снабженные крышечкой яйца в воде имеют размеры 0,053–0,066 (0,060)х0,039–0,046 (0,042) мм, при откладке не содержат онкосферы. Развитие последней в яйце происходит в воде в течение 19 дней; размеры онкосферы 0,035–0,049 (0,043)х0,021–0,025 (0,023) мм. Яйца со сформированной онкосферой сохраняют жизнеспособность при комнатной температуре в течение 70–90 дней, а при 5–10° – до 217 дней.

В кишечнике олигохет онкосфера освобождается от яйцевых оболочек и проникает через стенку кишечника в полость средней части тела олигохет . Процеркоиды развиваются в полости тела вблизи места проникновения – между 19–30-м сегментами. Длина тела полностью развитого процеркоида 1,00–1,70 (1,20) мм, длина церкомера 0,10–0,40 (0,30) мм. Сколекс процеркоидов имеет строение, подобное таковому взрослых цестод, половые органы в виде зачатков. Продольные экскреторные сосуды начинаются в заднем конце тела и тянутся вперед. В области шейки они соединяются, образуя два хорошо заметных больших протока, которые проходят в медуллярной паренхиме в сколекс. Здесь они образуют много-

численные ответвления в кортикальной части паренхимы. В области шейки экскреторные отростки вновь объединяются, образуя нисходящие продольные сосуды, которые проходят вблизи восходящих протоков и открываются в полость, окруженную проксимальным концом церкомера.

Для установления гостальной специфичности процеркоидов исследованы десять видов олигохет (табл. II).

Показано, что размеры личинок в значительной степени зависят от размеров хозяев. Так, у L. hoffmeisteri – самых крупных олигохет – длина процеркоидов через 43–46 дней развития достигла 0,8–I,2 мм, тогда как у T. tubifex, средних по размеру олигохет, длина личинок через 46 дней составляла 0,4–0,9 мм, хотя для полного развития личинок в данном хозяине требуется всего 58 дней, а у T. templetoni, самые мелкие олигохеты, длина процеркоидов через 63 дня развития была 0,7–I,I мм (для полного развития в этом виде хозяев требуется 70 дней). Сроки развития процеркоидов зависят также от химического состава внутрицеломической жидкости олигохет разных видов и характера ее воздействия на личинок. Например, в T. tubifex процеркоиды развиваются только 28–29 дней, хотя для полного их развития требуется 58 дней, т.е. большинство личинок погибает, не достигнув инвазионности. В B.sowerbyi, несмотря на высокий процент заражения, личинки погибают в сравнительно короткий период после проникновения в полость тела, а при заражении U.uncinata процеркоиды вызывают гибель хозяина,

Таблица II

Вид олигохет	% зараженности олигохет	Число использованных в эксперименте олигохет	Сроки развития процеркоидов, дни	Продолжительность жизни зараженных олигохет	
				Половина опытной группы	Максимальная
Dero digitata	–	86	–	–	–
Nais communis	–	40	–	–	–
Stylaria lacustris	–	42	–	–	–
Uncinais uncinata	80	9I	57	25	82
Aulodrilus piqueti	53	49	44	44	I66
Branchiura sowerbyi*	97	59	–	–	–
Tubifex templetoni	57	I03	70	I47	205
T. tubifex	54	2I4	58	28	I94
Limnodrilus hoffmeisteri	75	60	46	56	303
Peloscolex multisetosus	3I	9I	74	65	I02

* Все процеркоиды погибли, не достигнув полного развития.

поскольку в период роста процеркоидов стенки тела олигохет растягиваются, сильно утончаются и могут разрываться, что приводит к гибели их в течение 25 дней, т.е. до того, как процеркоиды в них достигнут полного развития (57 дней). Интенсивность инвазии в экспериментах составляла не более трех процеркоидов. По данным Калентайна и Фредриксона (Calentine, Fredrickson, I965), спонтанное заражение олигохет процеркоидами G. catostomi отмечается обычно осенью, с пиком в октябре, а заражение рыб происходит весной при поедании перезимовавших инвазированных олигохет. Отсюда вероятными промежуточными хозяевами G. catostomi в природе должны служить те виды олигохет, продолжительность жизни которых при паразитоносительстве в экспериментах составляет не менее I00 дней.

Род Monobothrium Diesing, 1863

Род основан Дизингом в I863 г. для кариофиллидных цестод, зарегистрированных Сибольдом (Siebold) и описанных Вагнером (Wagner, I852) под названием Ligula tuba. Нибелин (Nybelin, I922), проведя ревизию псевдофиллидных цестод рыб европейской фауны и изучив материалы этих цестод и цестод, описанных Монтичелли (Monticelli, I892) от линя под названием Caryophyllaeus tuba, переименовал типовой вид рода на M. wageneri, что признано правомочным большинством цестодологов. При ревизии американских кариофиллид Хантер (Hunter, I930) включил в Monobothrium вид M. wageneri и описанный им вид M. ingens, а M. hexacotyle Linton, I897 перевел в Glaridacris. Таким образом, в границах рода остались типовой вид M. wageneri от линя в Палеарктике и M. ingens от Ictiodus cyprinella в Неарктике (Северная Америка). Такого взгляда на таксономию Monobothrium придерживаются Уордль, Маклеод (Wardle, McLeod, I952), Ямагути (Yamaguti, I959).

В I96I г. О.П.Кулаковская описала новый вид M.auriculatum от ельца Данилевского из водоемов Украины. Мацкевич (Mackiewicz, I972a) в составе рода числит 5 видов, включая, кроме 3 отмеченных выше, описанный им в I963 г. M.hunteri и M.ulmeri Calentine a. Mackiewicz, 1966.

Хантер (Hunter, I930), Монтичелли (Monticelli, I892) указывали, что M.wageneri и M.ingens имеют наружный семенной пузырек. Ямагути (Yamaguti, I959), Нибелин (Nybelin, I922) не отмечают этой структуры у M.wageneri. Мацкевич (Mackiewicz, I963a), переизучив экземпляры M. wageneri из Италии и Польши, не обнаружил у них наружного семенного пузырька. Таким образом, как установил автор, виды Monobothrium, паразитирующие у рыб Северной Америки, имеют эту структуру, тогда как у представителей рода, паразитирующих у рыб Палеарктики, она отсутствует. Кроме того, у американских видов отсутствует постовариальная группа желточников (у M. ingens их I–2). Мацкевич полагает, что в Monobothrium входит две группы видов, имеющих одинаковое строение сколекса, но различающихся по указанным морфологическим признакам и составу хозяев.

Диагноз рода: Caryophyllaeidae. Головной конец слабо расширенный в виде боковых ушек или прямой; округлый или овальный на поперечном срезе. Сколекс имеет терминальное воронковидное или округлое углубление; с тремя парами мелких продольных присасывательных щелей или без них. Внутренняя продольная мускулатура развита хорошо, не образует пучков мышц в области шейки. Шейка выражена нечетко. Желточники медуллярные, целиком окружают семенники, единичные заходят в кортекс; передняя граница расположения желточников впереди таковой семенников или на одном уровне с ними. Постовариальная группа желточников отсутствует или имеется. Отверстие цирруса в половом атриуме лежит впереди отверстия утеро-вагинального канала и отделено от него широкой складчатой областью (возможно, эти складки представляют собой мужскую половую папиллу, хорошо заметны только у живых цестод). Наружный семенной пузырек имеется или отсутствует. Яичник Н-образный, с короткими крыльями и широким истмусом. Семяприемник отсутствует; вагина слабоизвитая. Петли матки не заходят вперед за бурсу цирруса, максимальная длина поля, занимаемая петлями матки, составляет I/3 длины поля, занимаемого семенниками, обычно меньше. Паразиты карповых и катостомидных рыб.

Типовой вид: M. wageneri Nybelin, 1922.

У рыб СССР зарегистрированы два вида: M. wageneri и M. auriculatum.

Определительная таблица видов Monobothrium

I (2). Задняя граница расположения желточников на уровне яичника; постовариальная группа желточников многочисленная .... M. wageneri Nybelin, 1922.

2 (3). Задняя граница желточников не достигает уровня переднего края бурсы цирруса; постовариальная группа желточников малочисленная (не более I5 фолликулов) ..... M. auriculatum Kulakowskaja, 1961.

Monobothrium wageneri Nybelin, 1922

Рис. I5

Синонимы: Ligula tuba (Siebold) Wagner, 1852; Monobothrium tuba Diesing, 1863; Caryophyllaeus tuba Monticelli, 1892.

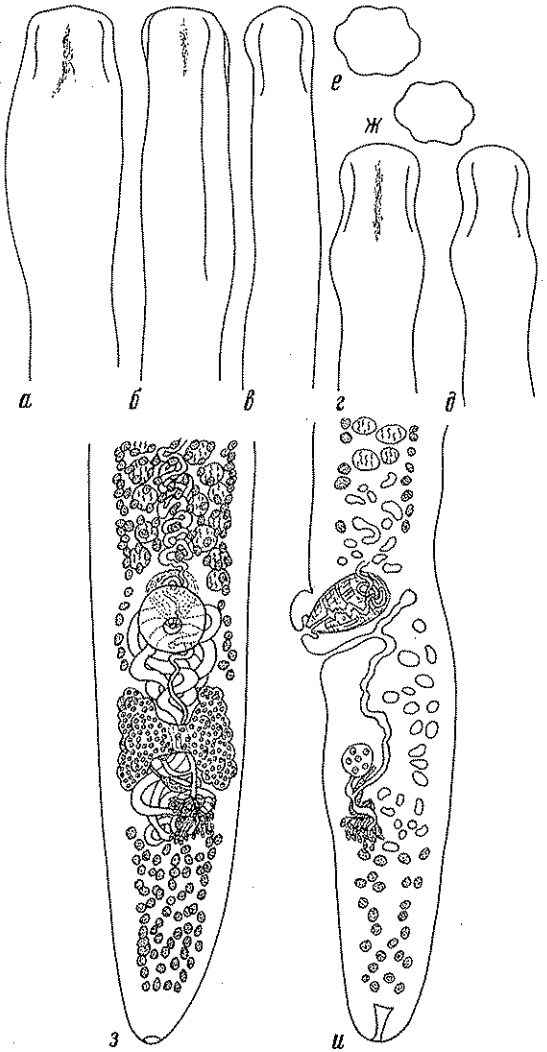
Дефинитивный хозяин: линь, Tinca tinca.

Локализация: кишечник.

Распространение: СССР (пойменные водоемы бас. рек Днестр, Дунай, оз. Зайсан, р. Белый Иртыш), Италия (р. Арно, оз. Варесе), РП (р. Одер), ЧСФР (бас. р. Лабы).

Морфология (по: Nybelin, I922, с. II8–I23; Кулаковская, I96I, с. 344). Длина тела от I0,0 до 33,0 мм (в значительной степени зависит от стадии зрелости и сокращения цестод), ширина I,0 мм. Сколекс слегка расширен, с выпуклым или прямым апикальным краем. Форма его зависит от степени сокращения тела. Имеется три пары продольных неглубоких щелей и терминальная ямка, особенно хорошо заметная у живых цестод при втягивании сколекса. Шейка нечетко выражена. Внутренняя продольная мускулатура развита сравнительно хорошо; слой кортикальной паренхимы толщиной 0,I0 мм.

Передняя граница расположения семенников и желточников проходит почти на одном уровне на I,50–5,00 мм от переднего края тела в зависимости от размеров тела цестод. Семенники располагаются в медул-



Р и с. I5. Monobothrium wageneri Nybelin, 1922

а–д – формы сколекса; е,ж – поперечные срезы сколексов; з – задний конец тела, вентрально; и – то же, сагиттально (по: Nybelin, 1922)

лярной паренхиме, доходят до уровня бурсы цирруса, их размеры 0,I6–0,I9x0,20 мм. Бурса цирруса 0,30–0,45x0,28–0,30 мм. Отверстие цирруса открывается впереди отверстия утеро-вагинального протока в половом атриуме, глубина которого 0,42 мм. Мужское половое отверстие отграничено от утеро-вагинального в половом атриуме сравнительно широким мускулистым валиком, образуя подобие папиллы или мужского атрия внутри общего атриума.

Яичник Н-образной формы, с короткими широкими крыльями, Длина крыльев яичника 0,77 мм (0,52–0,57 мм по: Nybelin, I922). Истмус яичника короткий, широкий. Желточники (0,07–0,I0 мм по: Nybelin, I922; 0,08–0,I2x0,09–0I5 мм по: Кулаковская, I96I) располагаются в медуллярной паренхиме сплошным полем, снаружи от семенников; они доходят до уровня расположения бурсы цирруса, откуда далее идут двумя боковыми лентами до яичника. Постовариальная группа желточников довольно многочисленная. Непарный желточный проток соединяет желточный резервуар с яйцеводом. Вагина извитая, с мускулистыми стенками, проходит с вентральной стороны маточного протока. По мере заполнения спермой вагина расширяется в своей проксимальной части, образуя семяприемник (по: Кулаковская, I96I – вагина не образует семяприемника). Очевидно, вагина может образовывать локальное расширение при сильном наполнении спермой, выполняющее роль семяприемника, как это отмечает Нибелин (авторы). Скорлуповая железа 0,50 мм в диаметре. Петли матки не заходят вперед за бурсу цирруса. Яйца скапливаются двумя группами: большей – в дистальных петлях впереди яичника и меньшей – в проксимальных петлях позади истмуса яичника. Размеры яиц 0,076–0,086x0,048–0,05I мм (по: Кулаковская, I96I) и 0,075–0,078x0,048 мм (по: Nybelin, I922).

Жизненный цикл не изучен.

Monobothrium auriculatum Kulakowskaja, 1961

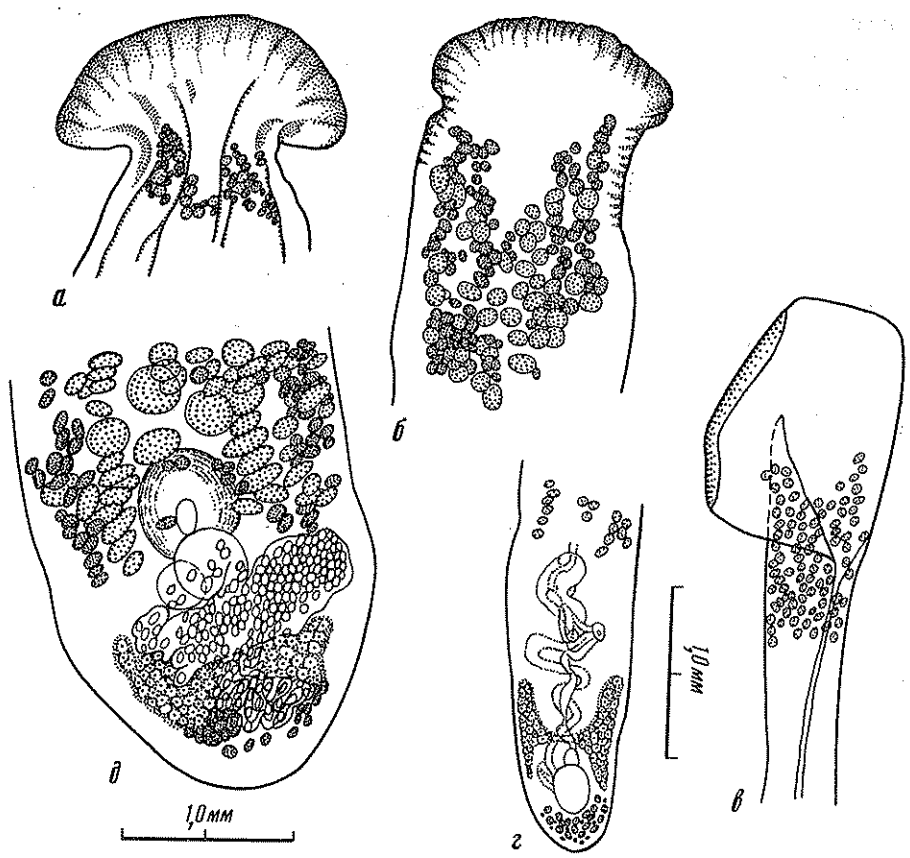
Рис. I6

Дефинитивный хозяин: елец Данилевского, Leuciscus danilewski.

Локализация: кишечник.

Распространение: СССР (УССР, р. Северский Донец).

Историческая справка. Вид описан О.П.Кулаковской (I96I) по материалам, собранным Н.Н.Шевченко от ельца Данилевского из Северского Донца. На основании таких признаков, как отсутствие семяприемника, размеры бурсы цирруса, наличие толстого слоя кортикальной паренхимы и яичника с короткими крыльями, изученные цестоды отнесены О.П.Кулаковской к Monobothrium . От M.wageneri он отличается наличием на голове ушковидных расширений, задней границей расположения желточников над бурсой цирруса, небольшим числом фолликулов в постовариальной группе желточников, а также формой яичника,



Р и с. I6. Monobothrium auriculatum Kulakowskaja , I96I. Оригинал
а–в – передние концы тела с разными формами сколекса; г – задний конец тела, половозрелый экземпляр; д – то же, зрелый экземпляр (а, д, в,г – от одной цестоды)

Морфология (по: Кулаковская, I96I, с. 343–344). Длина тела I5,0–45,0 мм, ширина I,5 мм. Голова несколько расширена, в форме боковых "ушек". Желточники начинаются от расширения головы двумя боковыми петлями, которые затем сливаются; в средней части тела они располагаются реже, чем по его бокам. Задняя граница их не достигает уровня переднего края сумки цирруса. Постовариальная группа желточников развита слабо и состоит из 9–I5 фолликулов. Семенники начинаются на уровне желточников, располагаясь тремя двойными медианными рядами. Размер семенников 0,IIx0,I5 мм. Семяпровод длинный, слабоизогнутый. Сумка цирруса 0,50 мм в диаметре. Половой аппарат занимает заднюю I/I0 часть длины тела. В области расположения яичника тело расширенное. Яичник в форме буквы "Н", с очень короткими

(около 0,7 мм) крыльями и длинным поперечным мостиком. Матка короткая, с немногочисленными петлями и небольшим числом яиц. Расширения вагины в семяприемник не наблюдается. Яйца очень крупные, 0,073–0,083x0,048–0,054 мм. Семенники и желточники располагаются в центральной паренхиме, четко отграниченной продольной мускулатурой от коркового слоя ее, имеющего толщину 0,10 мм.

Морфология (собственные данные; по зрелым экземплярам цестод из кишечника ельца Данилевского, собранных Н.Н.Шевченко в р. Северский Донец 22.05.1952 г.). Длина тела 10,5–16,25 мм, ширина в области полового атриума 1,85–2,50 мм. Головной конец несколько расширен, передний край его ровный, боковых "ушек" мы не наблюдали. Продольных присасывательных щелей нет. Ширина головного конца 1,55 мм длина его до сужения 0,55–0,67 мм. Внутренняя продольная мускулатура сравнительно хорошо выражена и четко разделяет кортикальную и медуллярную паренхиму. Толщина кортикального слоя 0,08–0,10 мм. Семенники медуллярные, начинаются на 0,60–0,65 мм от переднего конца тела и заканчиваются на 1,8–2,0 мм от заднего конца. Бурса цирруса 0,60–0,625x0,875 мм. Наружного семенного пузырька нет. Половой атриум расположен на 1,075–1,375 мм от заднего конца тела. Яичник Н-образной формы, медуллярный, длина его крыльев почти одинаковая: правого – 0,600–0,875 мм, левого – 0,650–0,825 мм. Ширина левого крыла яичника в области истмуса 0,40–0,55 мм, правого – 0,45–0,475 мм Расстояние между крыльями антериально 0,50–0,80 мм, постериально – 0,25–0,50 мм. Многочисленные желточные фолликулы располагаются в медуллярной паренхиме; они начинаются на 0,475–0,600 мм от переднего края тела. Постовариальная группа желточников представлена 7–10 фолликулами. Вагина слабоизвитая. Семяприемника не отмечено. Петли матки не заходят вперед бурсы цирруса; длина тела, занимаемая петлями матки, 1,05–1,30 мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки 0,085–0,090 (0,085)x0,050–0,065 (0,058) мм.

Биология не изучена.

Род Paracaryophyllaeus Kulakowskaja, 1961

Основан для цестод, зарегестрированных у вьюна Misgurnus anguillicaudatus в бассейне р. Зеи (система р. Амур) и щиповки в водоемах Карпат (УССР). О.П.Кулаковская поместила этот род в подсемейство Caryophyllaeinae условно, так как не смогла установить характер размещения желточников – в медуллярной или кортикальной паренхиме. Однако на препаратах, как отмечает автор, был виден значительный слой кортикальной паренхимы, не занятой желточниками, что позволило ей предполагать медуллярное положение желточников. В последующие годы вид регистрировался у щиповки в Болгарии и в водоемах Терского рыбзавода (СССР) (Какачева-Аврамова, 1965, 1969; Маргаритов, 1964, 1965 и др.; Астахова и др., 1972).

В диссертации, посвященной изучению цестод пресноводных рыб Украинской ССР, О.П.Кулаковская (1969в) числит в качестве синонима P. dubininae, описанный Мотомура (Motomura, 1927) из водоемов Японии вид Caryophyllaeus gotoi. Мацкевич (Mackiewicz, 1982a) рассматривает оба вида как incerta sedis. В вышедшем в 1987 г. "Определителе паразитов пресноводных рыб фауны СССР" в качестве типового вида рода указывается P. gotoi (Motomura, 1927), а P. dubininae числится его синонимом, что совершенно неправомерно и противоречит Международному кодексу зоологической номенклатуры.

Шольц (Scholz, 1989) в своем обзоре кариофиллид фауны ЧССР полностью принимает систему, предложенную в "Определителе...", в том числе и относительно таксономии данного рода и вида.

При пересмотре коллекции кариофиллидных цестод, хранящихся в Государственном природоведческом музее УССР (Львов), цестоды этого вида не обнаружены, в том числе и типовой экземпляр автора. Не имея возможности пересмотреть типовой материал P. dubininae, а тем более сравнить его с C. gotoi, мы не вправе утверждать их идентичность. Поэтому придерживаемся точки зрения Мацкевича от носительно последнего.

Диагноз рода: Caryophyllaeidae. Сколекс слегка расширен, без фестонов и присосок. Желточники начинаются на небольшом расстоянии от переднего края тела и тянутся до верхней границы яичника, концентрируясь главным образом по бокам тела. Постовариальная группа желточников хорошо развитая и занимает 1/5 длины тела. Яичник Н-образный, с равными короткими крыльями и длинным тонким истмусом. Семенники медуллярные, передняя граница их проходит несколько позади таковой желточников. Сумка цирруса небольшая, тонкостенная. Семяприемник располагается на уровне истмуса яичника. Петли матки заходят вперед за бурсу цирруса. Основная масса петель находится впереди истмуса яичника. Паразиты вьюновых рыб.

Типовой и единственный вид: P. dubininae Kulakowskaja, 1961.

Paracaryophyllaeus dubininae Kulakowskaja, 1961

Рис. 17

Дефинитивные хозяева: вьюн (Misgurnus anguillicaudatus), щиповки (Cobitis taenia, C. caucasica).

Локализация: кишечник.

Места обнаружения: СССР (водоемы Карпат, УССР, водоемы Терского рыбзавода, Краснодарский край; р. Зея, озера Астраханского рыбопитомника – система р. Амур); Болгария (реки Лева, Чепинска), Венгрия (р. Тиса).

Морфология (по: Кулаковская, 1961, с. 348). Небольшие цестоды, достигающие длины 9,0 мм и максимальной ширины 1,5 мм в области яичника. Головной конец закругленный, немного расширен,



Р и с. I7. Paracaryophyllaeus dubininae Kulakowskaja , I96I: общий вид паразита (по: Кулаковская, I96I)

без фестонов или присосок. Ширина головного конца равна ширине тела на уровне яичника (I,5 мм). Семенники начинаются ниже границы расположения желточников и тянутся двумя рядами (в медуллярной паренхиме. – Авторы) до уровня бурсы цирруса; их размер 0,I8x0,I8 мм Бурса цирруса небольшая, с тонкими стенками; ее размеры 0,27–0,35x 0,23–0,30 мм. Желточные фолликулы, начинаясь вблизи переднего края головного конца, доходят до верхнего края яичника, концентрируясь главным образом по бокам тела. В области яичника они прерываются. Желточники довольно крупные, 0,I7x0,I8 мм, располагаются, очевидно, в медуллярной паренхиме, так как на препаратах видна значительная часть слоя кортикальной паренхимы, не занятой ими. Постовариальная группа желточников большая, занимает I/5 длины тела. Яичник в форме буквы "H"; длина его крыльев 0,75–I,00 мм. Поперечный мостик длинный и делит крылья на одинаковые доли. Семяприемник находится на уровне поперечного мостика яичника. Небольшое число петель матки располагается позади мостика яичника, основная масса их лежит впереди него, заходя вперед за бурсу цирруса. Яйца многочисленные, их размеры 0,053–0,058x0,037–0,042 мм.

Биология не изучена.

Семейство Lytocestidae Wardle and McLeod, 1952

С и н о н и м ы: Lytocestinae Hunter, 1927; Bovieninae Fuhrmann, 1931; Lallidae Johri, 1959.

В I927 г. Хантер (Hunter) выделил подсемейство Lytocestinae для рода Lytocestus Cohn, I908 и основанного им нового рода Capingens, для которого он в последующем (I929) основал одноименное подсемейство в составе Caryophyllaeidae. Автор дал следующий диагноз подсемейства: "Caryophyllaeidae с половыми отверстиями и яичником, расположенными в последней четверти тела. Желточники лежат кольцеобразно снаружи от внутренней продольной мускулатуры в кортикальной паренхиме. Маточные железы имеются". В состав подсемейства Хантер включил и Monobothrioides Fuhrmann et Baer, I925. В дальнейшем Уордль, Маклеод (Wardle, McLeod, I952) повысили ранг подсемейства до статуса семейства, включив в него семь родов. Авторы, очевидно, не были знакомы с работой Фурманна (Fuhrmann, I93I), в которой он описал новый род Bovienia и одноименное подсемейство, поэтому данный таксон ими не учитывался. Ямагути (Yamaguti, I959) не признал систематических перестроек, сделанных названными выше авторами, и помещает Lytocestinae в составе Caryophyllaeidae. Ямагути

не признал основанного Фурманном подсемейства и относит род Bovienia Fuhrmann, I93I к Lytocestinae. Мацкевич (Mackiewicz, I963) не признал валидность Bovieninae и отнес его к синонимам Lytocestidae, так же как и основанное в I959 г. Джохри (Johri) семейство Lallidae. В I972 г. этот автор обнаружил новый вид цестод в одном из родов Lytocestidae – Balanotaenia, а изучив поперечные срезы типового вида рода – B. bancrofti Johnston, I924, отметил, что расположение внутренней продольной мускулатуры у представителей этого рода отличается от такового в любом другом семействе кариофиллид. На этом основании он вывел род из Lytocestidae и основал для него самостоятельное семейство Balanotaenidae.

Д и а г н о з: Caryophyllaeidea. Тело уплощено дорсовентрально, передний конец недифференцированный или головной конец имеет различную форму, без прикрепительных органов или со слабовыраженными продольными щелями, но не разделенными на локулярные углубления. Передний край сколекса гладкий или фестончатый. Шейка неотчетливая или отсутствует. Семенники медуллярные, располагаются сплошным слоем или латеральными лентами; начинаются на одном уровне с желточниками или позади них и тянутся до уровня бурсы цирруса или до переднего края крыльев яичника. Бурса цирруса впереди петель матки или позади их. Яичник H-образной формы, симметричный, или он в виде перевернутой буквы A, располагается в медуллярной паренхиме, или крылья его лежат в кортикальной паренхиме, а истмус – в медуллярной. Желточники располагаются в кортикальной паренхиме, единичные фолликулы интрамускулярно или даже медуллярно; они начинаются впереди или на одном уровне с семенниками и тянутся назад сплошным слоем или несколькими полями до уровня крыльев яичника, или они не прерываются в области расположения яичника и соединяются с постовариальной группой желточников. Постовариальная группа желточников имеется или отсутствует. Семяприемник имеется или отсутствует. Петли матки, начинаясь от скорлуповой железы, тянутся вперед до уровня бурсы цирруса или далеко заходят за нее. Дистальные петли матки (в области истмуса яичника) окружены слоем железистых клеток, выраженных в различной степени. Отверстие цирруса открывается в общем половом атриуме впереди утеро-вагинального отверстия. Развитие идет по кавиоидному (полному) типу. Паразиты мермурид, силурид и карповых рыб.

Т и п о в о й р о д: Lytocestus Cohn, 1908.

Кроме типового, в состав семейства входит I4 родов. У рыб фауны СССР паразитируют представители Caryophyllaeides Nybelin, I922, Khawia Hsü, 1935, Markevitschia Kulakovskaja, Achmerov, 1965.

О п р е д е л и т е л ь н а я т а б л и ц а р о д о в Lytocestidae

I (2). Головной конец прямой, не обособлен от остальной части тела. Яичник в виде перевернутой буквы А. Петли матки заходят вперед за бурсу цирруса .... Caryophyllaeides Nybelin, 1922.

2 (I). Головной конец расширенный, с ровным или складчатым передним краем. Яичник Н-образный. Петли матки не заходят вперед за бурсу цирруса ..... 3.

3 (4). Длина тела не превышает I5 мм. Головной конец округлой или стреловидный; шейный отдел хорошо выражен. Граница поля семенников от заднего конца тела на расстоянии менее 3 (в среднем I,I4 мм). Длина тела, занимаемая петлями матки, менее I (в среднем 0,88) мм. .... Markevitschia Kulakovskaja, Achmerov, 1965.

4 (3). Длина тела более 20 мм. Головной конец с ровным или складчатым передним краем; шейный отдел выражен неотчетливо. Граница поля семенников от заднего конца тела на расстоянии более 3 (в среднем 5,I) мм. Длина тела, занимаемая петлями матки, более I (в среднем 3,3) мм..... Khawia Hsü, 1935.

Род Caryophyllaeides Nybelin, 1922

Создан Нибелином (Nybelin, I922) для вида Caryophyllaeus fennicus, описанного Шнейдером (Schneider, I902) от Leuciscus rutilus (= Rutilus rurilus) в Финляндии.

Диагноз рода: Lytocestidae. Цестоды средних размеров. Головной конец неотчетливо дифференцирован, передний край его ровный или слегка выпуклый. Шейка отсутствует. Многочисленные семенники располагаются в медуллярной паренхиме, начинаются несколько позади или на одном уровне с желточниками и доходят до уровня маточных петель. Бурса цирруса удлиненно-овальная; семяизвергательный канал расширенный, извитой. Наружного семенного пузырька нет. Отверстие цирруса впереди утеро-вагинального отверстия в общем половом атриуме. Желточники сплошным полем располагаются в кортикальной паренхиме; не прерываются в области половых протоков и яичника и соединяются с постовариальной группой фолликулов. Вагина образует расширение, выполняющее роль семенников. Яичник имеет форму перевернутой буквы А, с широким истмусом. Матка сильноизвитая, петли ее заходят далеко вперед за бурсу цирруса. Матка и вагина открываются в общий утеро-вагинальный канал, отверстие которого лежит позади отверстия цирруса в общем половом атриуме. Экскреторный пузырь располагается в конце тела. Паразиты карповых рыб.

Типовой и единственный вид: C. fennica (Schneider, 1902).

Caryophyllaeides fennica (Schneider, 1902) Nybelin, 1922

Рис. I8, табл. XXII.

Синонимы: Caryophyllaeus fennicus Schneider, 1902; Caryophyllaeus skrjabini Popoff, 1924.

Дефинитивные хозяева: типовой – плотва (Rutilus rutilus = Leuciscus rutilus), а также 27 видов рыб (табл. I2).

Локализация: кишечник.

Промежуточные хозяева: предположительно Nais proboscideus, Stylaria lacustris.

Распространение: водоемы Восточной и Западной Европы, Азии (табл. I2).

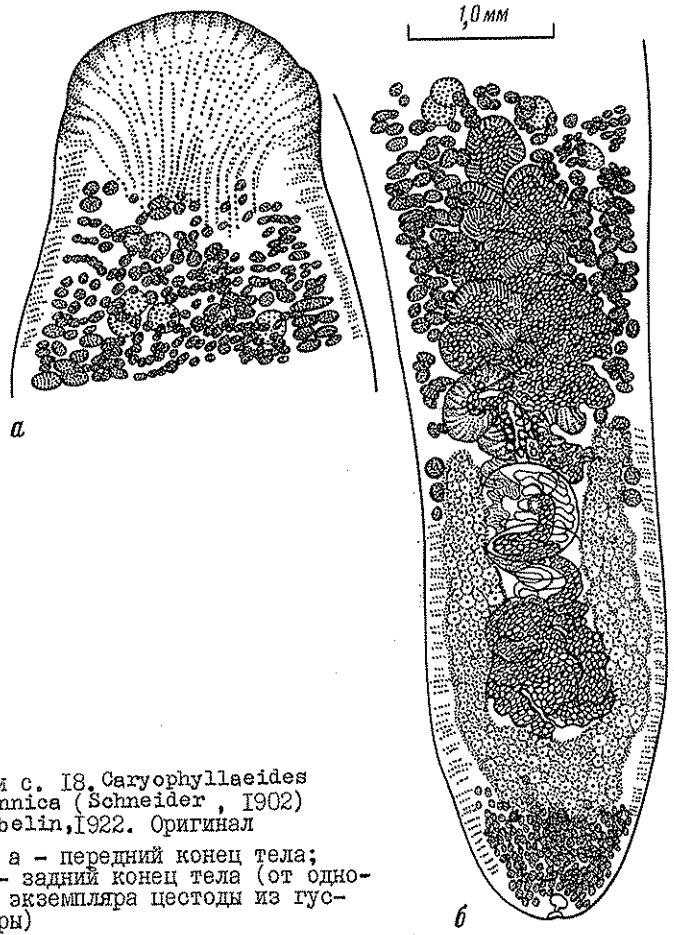


Рис. I8. Caryophyllaeides fennica (Schneider, I902) Nybelin, I922. Оригинал
а – передний конец тела;
б – задний конец тела (от одного экземпляра цестоды из густеры)

Таблица I2

Состав дефинитивных хозяев и распространение C. fennica

Вид рыб	Места обнаружения
Семейство Cyprinidae карповые Abramis brama	СССР: Горьковское, Куйбышевское, Любанское, Осиповичское водохранилища; БССР – озера Ант, Веровское, Дервинское, Дривяты, Зацково, Лукомльское; реки – Неман, Западная Двина, Днестр, дельта Днепра, Прут, бассейны Дона, Волги, бас. Каспийского моря
A. ballerus	СССР: дельта Днепра
A. sapa	СССР: Киевское, Куйбышевское водохранилища, дельта Днепра
Alburnus alburnus	СССР (УССР): дельта Дуная; Югославия: р. Уна; Болгария: р. Лева
Barbus barbus	СССР: реки Днестр, Прут, Тисса, Уж; Болгария: реки Боговина, Ботуня, Дунай
B. capito	СССР (Азербайджан): бас. Нижней Куры, оз. Аггель, Дивичинский лиман Каспийского моря
B. petenyi	СССР: реки Днестр, Прут; Болгария: реки Бербеш, Бързия, Бучинска, Водомерка, Връбнишка, Искрецка, Нишава, Огоста, Чупренска
B. tauricus cyclolepis	Болгария: р. Тополница
Blicca bjoerkna	СССР: Горьковское, Каховское, Киевское, Куйбышевское, Любанское, Осиповичское водохранилища; реки – Западная Двина, Неман, дельта Днепра, Дунай; БССР – озера Ант, Веровское, Дервинское, Дривяты, Зацково, Лукомльское
Carassius auratus gibelio	СССР (Казахстан): оз. Зайсан, р. Нура
C. carassius	СССР: дельта Дуная
Chondrostoma nasus	Болгария: р. Огоста
Ch.n.variabili	СССР (Азербайджан): бас. Нижней Куры, оз. Аггель, бас. Каспийского моря
Cobitis taenia	СССР: Горьковское водохранилище
Cyprinus carpio	СССР: бас. Северного, Среднего и Южного Каспия
Gobio gobio	СССР: верховье р. Прут, р. Теребля; Болгария: реки Ботуня, Бербеш, Огоста
Leuciscus cephalus	СССР: верховье р. Прут, реки Теребля, Днестр; Югославия: р. Уна; Чехословакия: рыбхозы ЧСФР; Болгария: реки Бебреш, Бързия, Боговина, Ботуня, Водомерка, Искреца, Искыр, Марица, Нишава, Огоста, Палакария, Чапинска, Чупренска

Вид рыб	Места обнаружения
L. idus	СССР: Горьковское водохранилище, Северный, Средний и Южный Каспий, оз. Байкал, водоемы Томской области (реки Томь, М. Чан, Сартлан), реки Енисей, Лена, Вилюй, Селега; Финляндия – первоописание
L. leuciscus	СССР: Горьковское, Джезказганское водохранилища; водоемы Томской области, оз. Байкал, реки Ангара (на участке Братской ГРЭС), Селенга, Енисей, Подкаменная Тунгуска, Лена
L. l. baicalensis	СССР: реки Томь, Чулым, Бия
Rutilus rutilus	СССР: Джезказганское, Каховское, Киевское, Любанское, Нуринское, Осиповичское водохранилища; озера Куйтосистемы (Карелия); БССР – озера Ант, Веровское, Дервинское, Дривяты, Зацково, Лукомльское, реки Неман, Западная Двина, Днепр, верховья Прута, Тисса, Уж, озера Зайсан, Кузган (Западная Сибирь), р. Ангара (на участке Братской ГРЭС); Югославия: р. Уна; Чехословакия: рыбхозы ЧСФР; Швеция: первоописания
R. r. heckeli	СССР: дельта Днепра
R. r. lacustris	СССР: оз. Зайсан, водоемы Томской области (реки Томь, Черный Иртыш, Сартлан), реки Енисей, Лена, оз. Байкал
Scardinius erythrophthalmis	СССР: водоемы ЛитССР, БССР, дельта Днепра, Дуная (УССР), бас. Нижней Куры, Среднего Каспия (Азербайджан); Югославия: р. Уна; Финляндия – первоописание
Vimba vimba	СССР: реки Днестр, Прут
V. v. melanops	Болгария: р. Марица
Phoxinus phoxinus	СССР: УССР – р. Теребля
Сем. Percidae – окуневые luciopercae	СССР: бас. рек Дона, Волги; Болгария: р. Дунай

Морфология: (по: Nybelin, I922, с. I30–I34; Кулаковская, I96I, с. 349). Длина тела II,25–35,00 мм, ширина I,35–4,00 мм. Обычно головной конец прямой, иногда более узкий по сравнению с остальным телом и неотчетливо дифференцирован от него. Шейка отсутствует. Се-

I0.Зак.I84

менники медуллярные, их более 150, размер их 0,150х0,199 мм; они начинаются на 1,50–1,70 мм от переднего конца тела и сплошным слоем тянутся до уровня петель матки. Бурса цирруса удлиненно-овальная, тонкостенная, 0,60–0,72х0,33–0,38 мм. Семяизвергательный канал расширенный, извитой. Отверстие цирруса лежит на 0,16 мм от утеро-вагинального отверстия в общем половом атриуме. Желточники кортикальные, 0,07–0,095х0,10–0,114 мм, начинаются на 1,2–1,7 мм от переднего конца тела и продолжаются сплошным полем до уровня петель матки. Далее они располагаются двумя боковыми лентами, достигают крыльев яичника, в области яичника они или отсутствуют, или немногочисленны. Постовариальная группа желточников хорошо развитая. Непарный желточный проток, отходящий от желточного резервуара, неширокий, впадает в яйцевод вблизи скорлуповой железы размером 0,25 мм. Яичник V-образный или в виде перевернутой буквы А с сетчатым, рыхлым строением. Передние доли крыльев длиннее задних; последние, огибая часть петель матки, смыкаются сзади. Однако из-за сетчатого строения яичника смыкание крыльев не всегда четко видно. Длина крыльев 1,6 мм. Истмус яичника широкий. Вагина извитая, с широким просветом, на уровне истмуса с дорсальной его стороны образует семяприемник. Дистальная часть вагины расширена, мускулистая. Вагина проходит вперед до уровня бурсы цирруса, где открывается ниже отверстия матки. Начинаясь от скорлуповой железы, маточный проток образует небольшое число петель, пересекающих истмус яичника с дорсальной стороны, и, постепенно расширяясь, тянется вперед за уровень бурсы цирруса до поля семенников. Стенки матки слабо извитой мускулатурой. Размеры яиц 0,048–0,053х0,033–0,035 мм – по Кулаковской; 0,060–0,066х0,037 мм – по Nybelin.

М о р ф о л о г и я (собственные данные; по экземплярам от густеры и плотвы озер ЛитССР и БССР. Все промеры органов сделаны на зрелых цестодах). Длина тела 8,0–22,0 (13,23) мм, ширина в области полового атриума 0,820–2,575 (1,509) мм, ширина переднего конца тела 0,725–2,750 (1,465) мм. Передний конец тела прямой или слегка выпуклый, не дифференцирован от остального тела. Шейки нет. Внутренняя продольная мускулатура развита сравнительно хорошо. Экскреторный пузырь отчетливо виден.

Семенники многочисленные, начинаются на 0,400–2,500 (1,193) мм от переднего края тела и заканчиваются на 1,500–5,250 (3,009) мм от заднего конца его. Они располагаются сплошным слоем в центральной части медуллы, передняя граница проходит позади таковой желточников, задняя – на уровне петель матки. Длина тела, занимаемая полем семенников, 4,00–15,00 (9,019) мм. Петли семяпровода проходят вентральнее петель матки и заканчиваются антериально примерно на одном уровне с ними. Бурса цирруса округлая, мускулистая, ее длина 0,380–0,800 (0,574) мм. Отверстие цирруса лежит в общем мускулистом половом атриуме впереди утеро-вагинального отверстия; половой атриум расположен

на 0,980–4,700 (2,796) мм от заднего конца тела. Многочисленные кортикальные желточники, начинаясь на 0,175–1,775 (0,731) мм от переднего края тела, сплошным слоем тянутся до уровня крыльев яичника, слегка смещаются к боковым сторонам тела в области расположения половых органов. Постовариальная группа желточников состоит из 20–100 (57) фолликулов; у одного экземпляра они не были обнаружены. Парные желточные протоки, отходящие от постовариальной группы желточников и от таковых, расположенных в остальной части тела, сливаются и образуют желточный резервуар ниже истмуса яичника; он особенно хорошо заметен у зрелых цестод. Непарный желточный проток, отходящий от желточного резервуара, открывается в яйцевод вблизи скорлуповой железы. Последняя хорошо развита и расположена в пространстве между истмусом яичника и соединением его крыльев. Яичник V-образной формы, с широким истмусом; ширина последнего больше ширины соединенной части крыльев. Длина правого крыла яичника 0,840–3,725 (1,987) мм, левого 0,900–3,225 (1,926) мм. Длина передних долей крыльев яичника до нижнего края истмуса намного больше задних долей. Длина передней правой доли крыла яичника до нижнего края истмуса 0,530–2,475 (1,192) мм, левой – 0,520–2,225 (1,168) мм. Длина задней доли правого крыла яичника от нижнего края истмуса до вершины соединения крыльев 0,310–1,500 (0,795) мм, левой – 0,380–1,250 (0,758) мм. Расстояние между передними долями крыльев яичника 0,425–1,400 (0,862) мм, между задними – 0,270–0,825 (0,541) мм. Ширина правого крыла яичника в области истмуса 0,210–0,625 (0,365) мм, левого – 0,160–0,625(0,365) мм. Семяприемник располагается с дорсальной стороны истмуса яичника и несколько выходит за него антериально. Проксимальная часть вагины сравнительно узкая, извитая. На некотором расстоянии от семяприемника вагина резко расширяется, стенки ее утолщаются, она слабо изгибается и не образует петель, проходит вперед до полового атриума, впадая в общий утеро-вагинальный проток ниже отверстия матки. Проксимальные петли матки лежат с дорсальной стороны истмуса яичника, а от его верхнего края петли матки расширяются и тянутся вперед дорсально от бурсы цирруса до уровня поля семенников; затем они вновь идут назад также дорсально от бурсы, открываясь в утеро-вагинальный проток выше отверстия вагины на одном уровне с ним. Длина тела, занимаемая петлями матки, 0,980–4,700 (2,796) мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки 0,045–0,065 (0,057)х0,030–0,045 (0,036) мм.

Б и о л о г и я не изучена. Нибелин (Nybelin, 1922) предполагал, что зарегистрированные Юдекемом (Udekem, 1854), а затем Мразеком (Mrázek, 1897) процеркоиды из Nais proboscideus, судя по строению тела, головного конца и экскреторной системы, являются личинками C.fennica , а не Archigetes. О.П.Кулаковская (1962а) относительно развития отмечает (с. 990), что "представители семейства

Lytocestidae (роды Khawia и Caryophyllaeides) находятся в олигохетах всего 2-3 мес", где развитие их не доходит до второй стадии, и рыбы заражаются процеркоидами ранних стадий развития, когда "имеются лишь скопления клеток на месте выводных половых протоков, а размеры личинок не превышают 2,0 мм". Автор отмечает, что в олигохетах ею никогда не встречались личинки более крупных размеров или на более высокой стадии развития.

Наши попытки заразить Stylaria lacustris из водоемов Литвы яйцами C. fennica от плотвы и красноперки (при содержании яиц, выделенных из матки цестод, при комнатной температуре в течение 2,5-3 мес полного развития в них онкосферы не отмечалось) были безуспешными. Олигохеты охотно поедают яйца, но через сутки они выделяются из их кишечника, при этом ни наружная, ни внутренняя структура яиц не претерпевает видимых изменений даже при многократных повторных пассажированиях яиц олигохетами.

Род Khawia Hsü, 1935

С и н о н и м: Bothrioscolex Szidat, 1937.

Род основан для вида Kh. sinensis, обнаруженного у Cyprinus carpio в Китае. Сцидат (Szidat, 1942) описал новый вид Kh. baltica от линя из р. Роситта. Уордль, Маклеод (Wardle, McLeod, 1952) признают в составе Khawia виды Kh.sinensis и Kh. japonensis.

Последний описан Ямагути в 1934 г. под названием Caryophyllaeus japonensis от Cyprinus carpio оз. Ква в Японии. Сцидат (Szidat, 1937a) поместил этот вид в основанный им род Bothrioscolex, который в монографии Уордля, Маклеода (Wardle, McLeod, 1952) вообще не упоминается. А.П.Маркевич (1951), Фотедар (Fotedar, 1958) сводят Bothrioscolex в синонимы Khawia на основании расположения желточников в кортикальной паренхиме, наличия общего полового атриума и др. Ямагути (Yamaguti, 1959) согласился с подобной синонимизацией и в составе Khawia признает пять валидных видов. О.П.Кулаковская (1961) также признала обоснованность синонимизации указанных родов, а также мнение О.Н.Бауера 1959) о принадлежности к Khawia вида Caryophyllaeus parvus, описанного Г.Я.Змеевым в 1936 г. от Carassius carassius auratusр. Амура. О.П.Кулаковская (1961), М.Н.Дубинина (1962) в составе Khawia числят шесть валидных видов, в то время как Мацкевич (Mackiewicz, 1972) - только четыре: Kh.armeniaca, Kh. iowensis, Kh. japonensis, Kh. sinensis. Виды Kh. dubius(Szidat, 1937), Kh.prussicus (Szidat,1937), описанные от Carassius carassius в бывшей Пруссии, и Kh. parvus этот автор относит к species incertae sedies из-за отсутствия в их описаниях данных о расположении желточников относительно внутренней продольной мускулатуры. Автор включает в состав рода Kh. iowensis Calentine and Ulmer,1961 от карпа, завезенного в водоемы Америки. При изучении биологии этого вида Калентайн (Calentine, 1962, 1964, 1984) обнаружил возможность его завершить цикл развития как в олигохетах, так и в рыбах, что присуще представителям Archigetes. С учетом морфологического сходства с архигетасами это дало основание Мацкевичу (Mackiewicz, 1972) перевести Kh.iowensis в Archigetes, где он получил название A. iowensis (Calentine and Ulmer, 1961). Таким образом, представители Khawiay рыб водоемов Неарктики отсутствуют.

Д и а г н о з р о д а: Lytocestidae. Цестоды средних размеров или довольно крупные. Головной конец расширенный, с многочисленными фестонами или без них (ровный). Шейка неотчетливо выражена. Многочисленные семенники располагаются в медуллярной паренхиме, начинаются позади или на одном уровне с желточниками и доходят до уровня бурсы цирруса. Бурса цирруса хорошо развитая, мускулистая или она слаборазвитая и плохо заметная. Циррус открывается в общий половой атриум впереди утеро-вагинального отверстия. Наружный семенной пузырек отсутствует. Желточники располагаются в кортикальной паренхиме сплошным слоем; в области половых органов они в виде латеральных лент, которые прерываются в области яичника или не прерываются, соединяясь с постовариальной группой желточников. Постовариальная группа желточников занимает медуллярную зону паренхимы. Яичник Н-образной формы, с хорошо развитыми крыльями и узким коротким истмусом. Петли матки не заходят вперед за бурсу цирруса; дистальная часть их (от яичника до уровня бурсы) имеет железистые клетки разной степени развития. Паразиты карповых и реже лососевых рыб.

Т и п о в о й в и д: Kh. sinensis Hsü, 1935. Кроме типового, в составе рода числится шесть видов; у рыб в СССР зарегистрировано шесть видов.

О п р е д е л и т е л ь н а я т а б л и ц а в и д о в Khawia

I (4). Расширенный головной конец с фестончатым передним краем. В области яичника желточники имеются, число их неодинаково с каждой стороны, реже они имеются только с одной стороны или отсутствуют. Паразиты сазана, карпа, их гибрида, белого амура.

2 (3). Головной конец неотчетливо отделен от остальной части тела; длина его не менее 0,6 (в среднем 1,4) мм. Передняя граница расположения семенников позади таковой желточников на расстоянии не менее 1,3 (в среднем соответственно 3,52 и 2,87) мм ..... Kh. sinensis Hsü, 1935.

3 (2). Головной конец резким сужением отграничен от остальной части тела; длина его до сужения не более 1,1 мм. Передняя граница расположения семенников на одном уровне с таковой желточников, реже незначительно впереди или позади них, на расстоянии менее 2,0 мм от переднего конца .... Kh.japonensis(Yamaguti, 1934).

4 (1). Расширенный головной конец с ровным или слабоскладчатым передним краем. В области яичника желточники имеются или от-

суtствуют. Передняя граница расположения семенников позади таковой желточников..... 5.

5 (6). В области яичника желточники двумя боковыми лентами проходят к заднему концу тела, соединяясь с постовариальной группой фолликулов. Головной конец с ровным или слегка волнистым передним краем. Передняя граница расположения семенников на расстоянии не менее 4,9 мм. Паразиты линя, усачей .... Kh. baltica Szidat, 1942.

6 (5). В области яичника желточники отсутствуют. Головной конец с ровным передним краем..... 7.

7 (8). Шейный отдел тела выражен отчетливо. Головной конец округлый с заостренной вершиной. Семенники начинаются на расстоянии не менее 2,2 (в среднем 3,2) мм от переднего и заканчиваются на расстоянии не менее 3,8 (в среднем 6,4) мм от заднего конца тела. Паразиты севанской форели и араксинской храмули ..... Kh. armeniaca (Cholodkovski, 1915).

8 (7). Шейный отдел тела не выражен. Головной конец слегка выпуклый или прямой. Желточники доходят до уровня дистальных петель матки или передних долей крыльев яичника. Паразиты карасей, реже плотвы и белоглазки ..... 9.

9 (I0). Задняя граница желточников на уровне дистальных петель матки или даже бурсы цирруса. Семенники начинаются на расстоянии не менее 0,75 (в среднем 2,62) мм от переднего конца тела. Бурса цирруса мускулистая, хорошо заметная. Паразит карасей бас. Амура..... Kh. parva (Zmeev, 1936).

I0 (9). Задняя граница желточников достигает передних долей крыльев яичника. Семенники начинаются на расстоянии не более I,2 (в среднем 0,70) мм. Бурса цирруса слабо мускулистая. Паразит карасей, реже плотвы и белоглазки ...Kh. rossittensis (Szidat, 1937).

Khawia sinensis Hsü, 1935

Рис. I9, 20

Дефинитивные хозяева: сазан, карп, гибрид сазана и карпа, белый амур.

Локализация: кишечник.

Промежуточные хозяева: Euilyodrilus hammoniensis (= Iliodrilus hammoniensis), Iliodrilus templetoni, Limnodrilus hoffmeisteri, L. udekemianus, Tubifex tubifex, Psammoryctes barbatus.

Локализация: полость тела.

Распространение: СССР – прудовые хозяйства и рыбопитомники, Ленинградской, Новгородской, Псковской, Калининской,

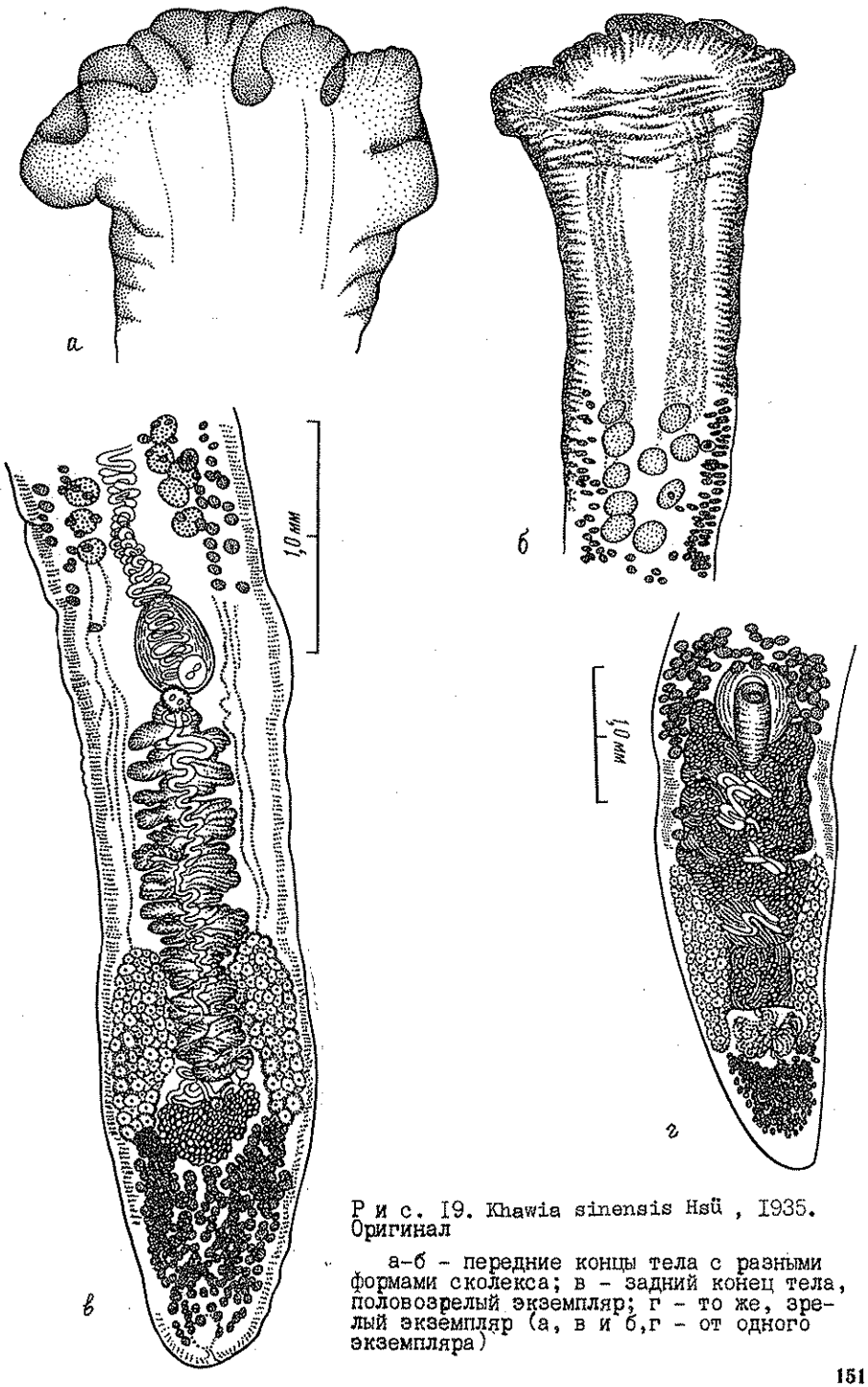
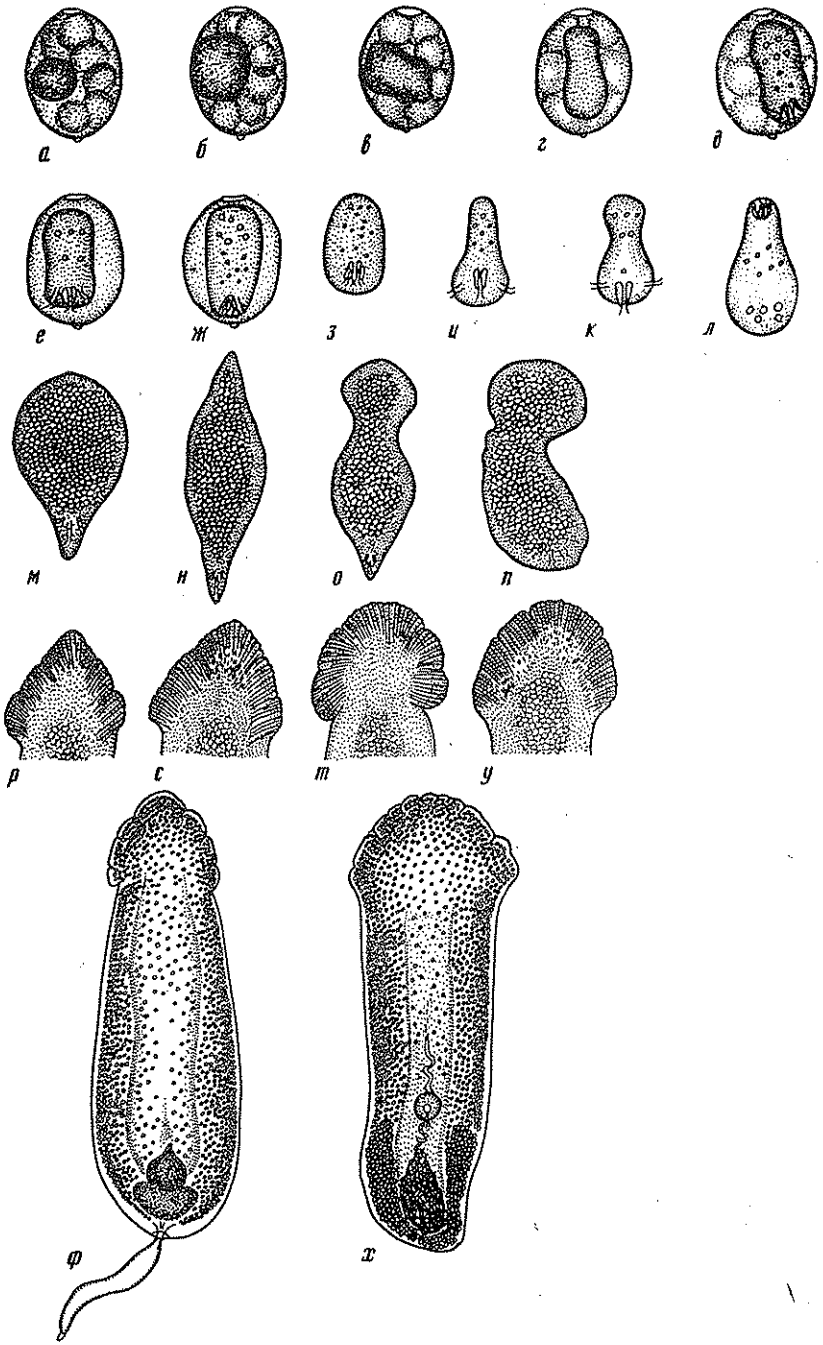


Рис. I9. Khawia sinensis Hsü , I935. Оригинал

а–б – передние концы тела с разными формами сколекса; в – задний конец тела, половозрелый экземпляр; г – то же, зрелый экземпляр (а, в и б,г – от одного экземпляра)



Московской, Владимирской областей, Белоруссии, Украины, Молдавии, Туркмении, Челябинской области, Обь-Иртышского бассейна, Урала; малые озера Карелии, подготовленные для рыборазведения, Киевское водохранилище (у сазана и карпа, переселенного из рыбхоза "Нивки" в первый год создания водохранилища), р. Сухона, водоемы Иргиз-Тургайского бассейна (Казахстан), бассейн р. Амура. (У белого амура зарегистрирован в Карасинском, Кызыл-Чилинском рыбхозах, Горнощитском, Верхне-Тагильском рыбопитомниках; белый амур завезен из рыбопитомников Краснодарской области и ТССР). Рыбопитомники большинства стран Западной Европы.

Вид был описан Хью от Cyprinus carpio в Китае (окрестности Пекина). В СССР завезен при акклиматизации амурских растительноядных рыб, в том числе и сазана (см. историческую справку к Caryophyllaeus fimbriceps).

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковская, Кротас, 1961, с. 1253-1255 с сокращениями; мы считаем целесообразным привести описание вида по этим авторам, так как это первое подробное описание вида от карпа прудовых хозяйств УССР и ЛитССР). Длина тела половозрелых особей 45,0-83,0 мм, ширина 2,5-3,0 мм. Головной конец расширенный, с большим числом фестонов. Шейка нечетко выражена. Семенники и желточники начинаются не сразу за сколексом, а несколько ниже. У головного конца они мелкие и малочисленные, по направлению к заднему концу тела становятся крупнее и многочисленнее. Семенники, 0,16-0,19х0,14-0,18 мм, начинаются немного ниже желточников и размещаются в центральном слое паренхимы. Сумка цирруса круглая, иногда чуть овальная, 0,76х0,80 мм, иногда заходит в зону желточников. Желточники доходят до уровня сумки цирруса, вдоль петель матки имеются лишь несколько фолликулов. В области яичника они отсутствуют и появляются лишь постовариально в виде густого скопления, закрывая концы задних долей крыльев яичника. Диаметр желточников 0,128-0,135 мм. Яичник Н-образной формы, с более массивными передними долями крыльев. Длина яичника 3,2-3,4 мм. Поперечный мостик относительно узкий и короткий. Строение его рыхлое (не компактное, как у C. fimbriceps). Матка состоит из многочисленных петель, основная масса которых располагается впереди яичника и простирается на 6,0-6,7 мм над мостиком яичника. Концевая часть матки соединяется с влагалищем, образуя утеро-вагинальный канал длиной 0,123 мм. На уровне мостика яичника

Р и с. 20. Развитие Khawia sinensis Hsü, 1935

а - свежевыделенное яйцо; б - то же через 3 дня развития; в - то же на 6-й день; г - то же через 10 дней; д - то же на 14-15-й день; е, ж - инвазионная онкосфера в яйце; з-к - схема движения крючьев в момент прикрепления онкосферы к кишечнику олигохет; л-п - изменения формы тела процеркоида во время движения в олигохете; р-у - изменения формы головного конца процеркоида; ф - инвазионный процеркоид; х - молодая цестода из кишечника амурского сазана через 5 дней после заражения (по: Демшин, Дворядкин, 1980)

вагина образует семяприемник удлиненной формы, размером 0,39х 0,19 мм. Стенка матки снабжена многочисленными железками, отчего у молодых экземпляров она выглядит очень толстой. Размеры яиц в матке 0,042-0,048х0,025-0,027 мм.

М о р ф о л о г и я (собственные данные; по 150 экз. цестод от карпов различного возраста из прудовых хозяйств БССР, ЛитССР; метрические данные приводятся для выборки зрелых особей - 50 экз. цестод от карпов из Новолукомльского рыбхоза). Длина тела 19,5-60,0 (34,4) мм, ширина в области полового атриума 0,95-2,425 (1,586) мм. Головной конец расширенный, складчатый. У исследованных особей головной конец обычно имеет 6-10 фестонов. Максимальная ширина его 0,35-2,95 (2,00) мм, длина до сужения 0,625-2,500 (1,362) мм. Мускулатура развита хорошо, особенно по краям фестонов. Многочисленные медуллярно расположенные семенники начинаются на 1,375-7,450 (3,512) мм от переднего края тела и сплошным слоем простираются к концу тела, оканчиваясь на 2,875-8,700 (5,359) мм от его заднего края. Длина участка тела, занимаемая полем семенников, 12,675-46,100 (25,169) мм. Семяпровод извитой; наружного семенного пузырька нет. Бурса цирруса мускулистая, крупная, диаметром 0,375-1,500 (0,708) мм. Размеры цирруса из-за его неполной эвагинации у исследованных особей не приводятся. Половое отверстие располагается на 2,750-8,300 (4,911) мм от заднего конца тела. Отверстие цирруса впереди утеро-вагинального отверстия.

Желточники многочисленные, лежат в кортикальной паренхиме. Передняя граница их проходит на 1,300-4,000 (2,870) мм от переднего конца тела; они сплошным слоем тянутся к заднему концу тела, в области семя провода и бурсы цирруса располагаясь в боковых полях и достигая переднего края крыльев яичника. В области яичника желточников в боковых полях немного; число их различно, как правило, на каждой стороне, реже они вообще отсутствуют или имеются только с одной стороны. Иногда они накладываются на задние доли крыльев яичника.Число желточников в области яичника 0,004-1,00 (9,60). Постовариальная группа желточников сравнительно многочисленная. Яичник Н-образной формы, с длинными крыльями, задние доли которых закругляются внутрь и сильно сближены друг с другом. Длина правого крыла яичника 1,250-3,525 (2,158) мм; длина его передней доли до нижнего края истмуса 0,540-2,050 (1,221) мм, длина задней доли - 0,500-1,875 (0,937) мм. Длина левого крыла яичника 1,169-3,825 (2,156) мм; длина его передней доли до нижнего края истмуса 0,350-2,175 (1,224) мм, длина задней доли - 0,440-1,700 (0,932) мм. Ширина правого крыла яичника в области истмуса 0,250-0,750 (0,460) мм, левого - 0,250-0,800 (0,458) мм. Расстояние между передними долями крыльев яичника у их верхнего края 0,350-1,450 (0,791) мм, между задними - 0,100-0,725 (0,400) мм. Вагина сильноизвитая, проходит истмус яичника с дорсальной стороны и вблизи его верхнего края образует семяприемник, размеры которого зависят от степени наполнения спермой (0,130-0,575х0,150-0,325) мм и у зрелых особей он часто маскируется петлями матки, заполненными яйцами. Половой атриум располагается на вентральной поверхности тела на 2,750-8,300 (4,910) мм от его заднего конца; отверстие цирруса впереди утеро-вагинального. Петли матки занимают пространство позади истмуса яичника между задними долями его крыльев и тянутся далее до бурсы цирруса, плотно сближенной массой петель. Стенки петель матки, начиная от уровня истмуса яичника и до полового атриума, содержат большое число железистых маточных клеток, которые у зрелых особей при заполнении петель яйцами постепенно исчезают. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 0,450-6,375 (3,488) мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки 0,030-0,054 (0,047)х0,020-0,030 (0,024) мм.

Р а з в и т и е. О.П.Кулаковская (1962а,1963а, б) - первая, кто изучил жизненный цикл и развитие Kh. sinensis. По ее данным, при температуре 18-20° кавии достигают инвазионности через 38-40 дней развития. Через 57-60 дней в экспериментальных условиях и через 2,5-3,0мес в природных условиях личинки достигают полного развития и становятся инвазионными для рыб. В кишечнике окончательных хозяев - рыб - цестоды достигают зрелости через 4-7 мес. По данным Г.И.Сапожникова (1970), продолжительность жизни Kh. sinensis в окончательном хозяине составляет 25 дней при температуре воды 16,8-25,2°. В естественных условиях (прудах) заражаются главным образом сеголетки, рыбы старших возрастных групп практически не заражаются. О.П.Кулаковской экспериментально установлено, что промежуточными хозяевами Kh. sinensis являются олигохеты Limnodrilus udekemianus, L. hoffmeisteri, Tubifex tubifex, Iliodrilus hammoniensis. Помимо этих видов олигохет, в качестве промежуточных хозяев Kh. sinensis зарегистрированы также Iliodrilus templetoni (Сапожников, 1972а, б).

Н.И.Демшин и В.А.Дворядкин (1980) изучили биологию Kh. sinensis в условиях их естественного места обитания - у амурского сазана в Приморском крае (Астраханский рыбопитомник). Приводим особенности развития Kh. sinensis по данным этих авторов.

Зрелые экземпляры Kh. sinensisот амурского сазана при помещении их в воду выделяют большое число яиц размерами 0,041-0,048х0,028-0,034 мм, с крышечкой на одном полюсе и небольшим штифтиком на другом. Внутри яиц видна темная круглая зародышевая клетка, окруженная шестью более светлыми, четко обособленными желточными клетками. При 20-24° зародыш в яйце быстро развивается и через 10 дней его размеры 0,028х 0,0224 мм, а на 14-15-е сутки в яйце видна онкосфера длиной 0,034 мм и максимальной шириной 0,016 мм с шестью эмбриональными крючьями. Длина больших крючьев 0,0112 мм, малых - 0,0084 мм. У рукояток медианной пары крючьев видны железы проникновения в виде гранулированных клеток каплевидной формы. В экспериментальных условиях при той же температуре яйца развиваются дольше и становятся инвазионными лишь на 30-31-й день, сохраняя это свойство в течение 35 сут. Тубифициды рода Limnodrilus успешно заражались яйцами, пролежавшими под слоем воды толщиной

0,50-I,00 см в течение 30-65 дней, но они не заражались яйцами, находившимися под слоем воды 70 дней. В передней половине кишечника олигохет из яйца через открывшуюся крышечку выходит онкосфера и с помощью непрерывно повторяемых движений прикрепляется к стенке кишечника эмбриональными крючьями, затем проникает через нее в полость тела между его 6-60-м сегментами, чаще - I5-30-м от заднего конца олигохет. Личинка с помощью крючьев и секрета желез проникновения делает отверстие в стенке кишечника, через которое в течение 3-5 мин мигрирует в полость тела. С момента заражения олигохет до проникновения онкосферы в их полость тела проходит не более 30 мин (от I0 до 30). В экспериментах успешно заражались Limnodrilus udekemianus, L. hoffmeisteri и Tubifex sp. Проникшие в полость тела олигохет личинки меняют полярность, т.е. подвижным становится конец без эмбриональных крючьев, и мигрируют по направлению к переднему концу тела олигохет. По мере продвижения они растут и развиваются. Молодые личинки мигрируют в отверстия диссепиментов, а более старые - за счет разрушения участков межсегментных перегородок. Инвазионные процеркоиды располагаются обычно в передних сегментах, занимая при этом около 3-5 сомитов.

Н.И.Демшин и В.А.Дворядкин приводят следующие данные о сроках перемещения и размерах процеркоидов в различных участках тела олигохет:

Время пребывания в олигохетах	Размеры процеркоида, мм	Сегменты тела, занимаемые процеркоидом
20-30 мин	0,0364x0,0I4	6-50-й от хвоста
I8-I9 ч	0,0400x0,020	I0-60-й от хвоста
30 ч	0,0480x0,028	I0-60-й от хвоста
8-9 дней	0,067-0,070x0,033-0,056	55-70-й от хвоста
I5-I6 дней	0,252x0,I39	8I-I00-й от хвоста
25-26 дней	0,806-0,560x0,I68-0,I90	I00-I20-й от хвоста
35 дней	I,340x0,2I0	II-26-й от переднего конца
54 дня	2,542x0,638	8-20-й от переднего конца

При содержании олигохет при температуре 20-24° на I4-I5-й день после их заражения на каудальном конце процеркоида появляется небольшой выступ, из которого в дальнейшем формируется церкомер.

Процеркоиды становятся инвазионными через 54 дня развития в олигохетах. Выделенные из хозяина личинки в воде очень подвижны, особенно их головной конец, форма которого очень сильно меняется (рис. 20). Длина тела фиксированных в 70°-ном спирте и окрашенных гематоксилином процеркоидов 2,072 мм, максимальная ширина 0,638 мм; длина церкомера 0,470 мм, ширина 0,I00 мм. Длина головки 0,403 мм, ширина 0,482 мм,

от тела она отделена заметным сужением, которое у живых экземпляров не всегда различимо. Тегумент хорошо развит.

В экспериментах отмечается высокая смертность олигохет при заражении их более десятью личинками (Кулаковская, I962а); при заражении одним-двумя, реже тремя процеркоидами олигохеты сохраняют свою жизнеспособность (Демшин, Дворядкин, I980).

Через 5 дней после скармливания сеголеткам амурского сазана инвазированных олигохет в их кишечнике обнаружены молодые цестоды без церкомера, не отличающиеся по своему строению от процеркоидов. Длина тела этих цестод 1,736 мм, ширина 0,6I6 мм, зачаточный комплекс с сумкой цирруса диаметром 0,I23 мм, расположенной на границе средней и задней трети длины тела. Впереди бурсы виден зачаток петель семяпровода, позади - зачаток матки, латерально от последней заметны крылья яичника. Длина головного конца 0,387 мм, ширина 0,482 мм.

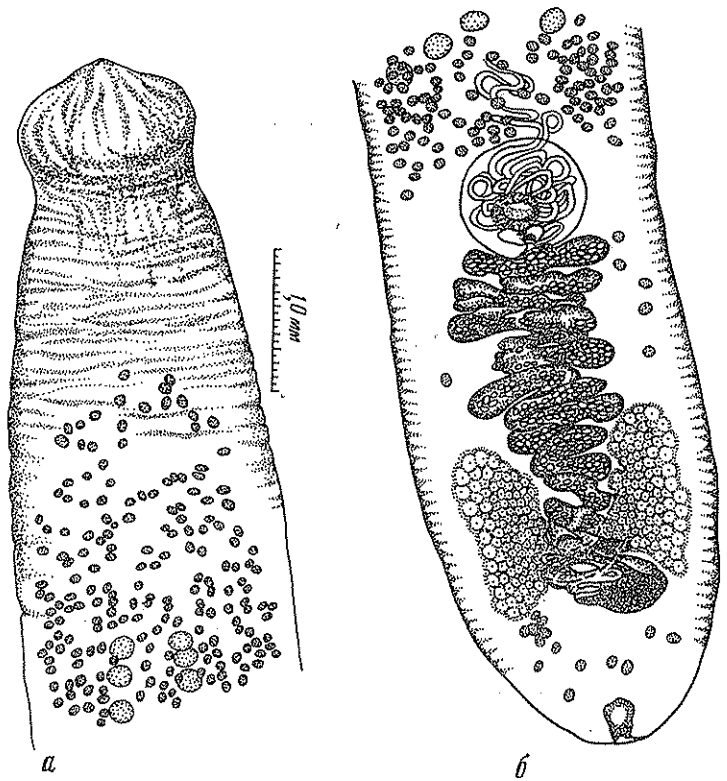
По данным О.П.Кулаковской (I962), в условиях карповых хозяйств западных областей Украины заражение карпов происходит в июле-августе. Молодые паразиты развиваются весной и в первую половину лета. Развитие паразитов в кишечнике рыб продолжается 4-5 мес. При высокой инвазии карпов заражение олигохет личинками Kh. sinensis составляет около 6%.

Как отмечает Г.И.Сапожников (I972а, б), изучавший зараженность тубифицид личинками Kh. sinensis в прудах Московской области, с мая по октябрь I968-I969 гг. зараженность олигохет молодыми личинками составляла 54,37%, инвазионными - 45,63% при интенсивности инвазии I-9 экз. При этом 58,65% зараженных олигохет содержали один и 26,70% - два процеркоида. Процент зараженных олигохет с большим числом процеркоидов снижался по мере возрастания интенсивности заражения, и только 0,52% их содержали девять личинок. Интенсивность инвазии тубифицид инвазионными процеркоидами не превышала 4, а незрелыми - 7 экз. Зараженность олигохет в выростных и нагульных прудах была значительно выше, чем в зимовальных и летних маточных. Зараженность сеголетков карпа составляла 90,79%, двулетков - I00%. Автор отмечает, что продолжительность жизни личинок зависит от видовой принадлежности тубифицид и их возраста, а также от интенсивности инвазии и места локализации личинок в теле хозяина. При высокой зараженности олигохеты сильно истощаются и гибнут в результате этого или от разрыва тела в области пояска. Как отмечали О.П.Кулаковская (I962, I964), О.С.Купчинская (I968), процеркоиды вызывают даже кастрацию олигохет вследствие дегенерации половых органов. Продолжительность жизни Kh. sinensis в кишечнике дефинитивного хозяина при температуре воды I6,8-25,2° не превышает 25 дней (Сапожников, I972а).

Khawia armeniaca (Cholodkovski, 1915)

Рис. 2I, табл. XXIII

Синоним: Caryophyllaeus armeniacus Cholodkovski, 1915.



Р и с. 2I. Khawia armeniaca (Cholodkovski, 1915) Оригинал
а – передний конец тела; б – задний конец тела

Д е ф и н и т и в н ы е х о з я е в а: араксинская храмуля (Varicorhinus capoeta sewangi), севанская форель (Salmo ischchan).

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Р а с п р о с т р а н е н и е: СССР (оз. Севан), а также Израиль, Иран.

Этот вид кавий обнаружен у храмули – V. capoeta sewangios. Севан (=оз. Гокча) – и описан под названием Caryophyllaeus armeniacus. Нибелин (Nybelin, 1922), хотя и не имел материалов по этому виду, высказал сомнение о принадлежности его к Caryophyllaeus. Этот вид регистрировался у гокчинской форели (севанской форели) в оз. Севан Н.Н.Костылевым (1926), Н.П.Поповым (1926). На наличие Kh. armeniaca в гельминтофауне пресноводных рыб Грузии указывает Е.А.Чиаберашвили (1957) в числе форм гельминтов понто-арало-каспийского происхождения. Однако конкретных сведений о виде хозяина и в каком водоеме на указанной территории Kh. armeniaca зарегистрирована автором не приводится.

Вероятно, вследствие этого Kh. armeniaca указывается в ряде работ как паразит араксинской храмули и севанской форели водоемов Грузии и Азербайджана.

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковская, 1961, с. 352). Это самые крупные гвоздичники, длина тела их достигает 65,0 мм, ширина 5,0 мм. Голова слегка расширена, шейка отсутствует. Семенники и желточники начинаются на одном уровне на 3,4–3,5 мм от переднего конца тела. Семенники, 0,30х0,11 мм, располагаются в медуллярной паренхиме двумя продольными полями. Семяпровод сравнительно короткий, образует клубок поперечно расположенных петель. Сумка цирруса крупная, достигает 1,0 мм длины. Половая клоака у экземпляров 60,0 мм длиной располагается на 11,0 мм от заднего конца тела. Желточники тянутся до сумки цирруса; отдельные фолликулы достигают передней части яичника; небольшие скопления их находятся в задней части тела. Размеры желточников 0,10х0,05 мм. Яичник имеет форму банта. Строение его сетчатое. Передние лопасти его значительно больше задних. Матка начинается позади мостика яичника. Главная масса петель матки располагается между яичником и сумкой цирруса. Яйца крупные, 0,070–0,074х0,045–0,048 мм. Комплекс женских половых органов (яичник, влагалище, петли матки) занимает около 1/5 длины тела паразита.

М о р ф о л о г и я (собственные данные изучения 25 экз. зрелых цестод от храмули оз. Севан, сборы 1984 г.; все метрические данные приводятся по зрелым особям). Длина цестод 30,50–59,50 (42,88) мм, ширина тела в области полового атриума 1,325–2,550 (1,926) мм. Головной конец округлый, без фестонов, со слегка заостренной вершиной. Мускулатура хорошо развитая. Ширина головного конца (максимальная) 1,150–2,050 (1,473) мм, длина его до сужения 0,700–1,000 (0,844) мм. Переход головного конца в тело почти всегда отчетливо выражен небольшим сужением. Форма головного конца у расправленных в воде и затем фиксированных в 70-ном спирте цестод изменяется незначительно.

Семенники многочисленные, начинаются позади желточников на 2,200–5,125 (3,251) мм от переднего края тела и тянутся двумя боковыми лентами в медуллярной паренхиме до уровня петель семяпровода, оканчиваясь на 3,875–8,875 (6,405) мм от заднего конца тела. Длина участка тела, занимаемая полем семенников, 22,075–47,125 (33,231) мм. Размеры семенников варьируют; по направлению к заднему концу тела они увеличиваются. Бурса цирруса довольно крупная, округлая, диаметр ее 0,625–1,000 (0,858) мм. Семяпровод сравнительно короткий, извитой; петли его занимают небольшой участок впереди бурсы. Внутри бурсы семяпровод образует локальные расширения, выполняющие роль внутренних семенных пузырьков. Стенки семяпровода становятся более мускулистыми по мере перехода его в семяизвергательный канал и собственно циррус и содержат железистые клетки (? простатические). Циррус короткий, мускулистый. Отверстие цирруса располагается в общем половом атриуме

впереди отверстия матки и вагины и снабжено заметно развитой мускулатурой. Яичник Н-образный, с широкими крыльями и сравнительно узким истмусом. Длина передних долей крыльев яичника всегда больше задних. Длина правого крыла яичника I,I50-2,I50 (I,558) мм, длина его передней доли до нижнего края истмуса 0,750-I,300 (I,0I0) мм, задней - 0,225-0,900 (0,548) мм. Длина левого крыла яичника I,I00-2,I25 (I,502) мм, длине его передней доли до нижнего края истмуса 0,800-I,I25 (I,200) мм, задней - 0,250-0,875 (0,482) мм. Ширина правого крыла яичника в области истмуса 0,400-0,775 (0,592) мм, левого - 0,375-0,775 (0,582) мм. Расстояние между передними долями крыльев яичника у верхнего их края 0,325-I,I25 (0,736) мм, между задними - 0,400-I,050 (0,798) мм. Многочисленные желточные фолликулы начинаются на I,I25-2,250 (I,558) мм от переднего конца тела. Они располагаются в кортикальной паренхиме одинарным кольцевым слоем; в боковых полях они более многочисленные (2-5 фолликулов на поперечном срезе). В области расположения бурсы цирруса они проходят только латеральными полями и число их значительно уменьшается; в области петель матки имеется немного (2-20) фолликулов, расположенных также в боковых полях, иногда только с одной стороны тела. В области расположения яичника желточники отсутствуют, но позади яичника имеется их значительное скопление - 9-200 (I08); они располагаются по всей толщине тела как в кортикальной, так и в медуллярной паренхиме. Вагина извитая, с мускулистыми толстыми стенками и узким просветом в проксимальной части; в дистальной части просвет вагины расширяется, диаметр ее увеличивается. Вагина открывается в утеро-вагинальный проток примерно на одном уровне с отверстием матки. Отверстие утеро-вагинального протока ниже отверстия цирруса в половом атриуме. Половой атриум расположен на 3,625-7,625 (5,499) мм от заднего конца тела. Матка сильно извитая; петли ее начинаются позади истмуса яичника вблизи зоны постовариальной группы желточников. Основная масса петель расположена между истмусом яичника и бурсой цирруса. У находящихся в этом пространстве петель матки стенки утолщенные (у половозрелых особей) и содержат многочисленные железистые клетки. По мере заполнения петель яйцами стенки их утончаются и растягиваются. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 2,775-5,325 (3,885) мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки 0,060-0,075 (0,066)x0,040-0,050 (0,046) мм. Терминальный экскреторный пузырь хорошо заметен даже у зрелых цестод. Развитие не изучено.

Khawia baltica Szidat, 1942

Рис. 22

Дефинитивные хозяева: линь (Tinca tinca), усач (Barbus barbus).

Локализация: кишечник.

Распространение: СССР (УССР - бас. рек Днепра, Днестра, дельта Дуная; ЛитССР - бас. р. Жеймены; ГССР - оз. Джапана; р. Рос-

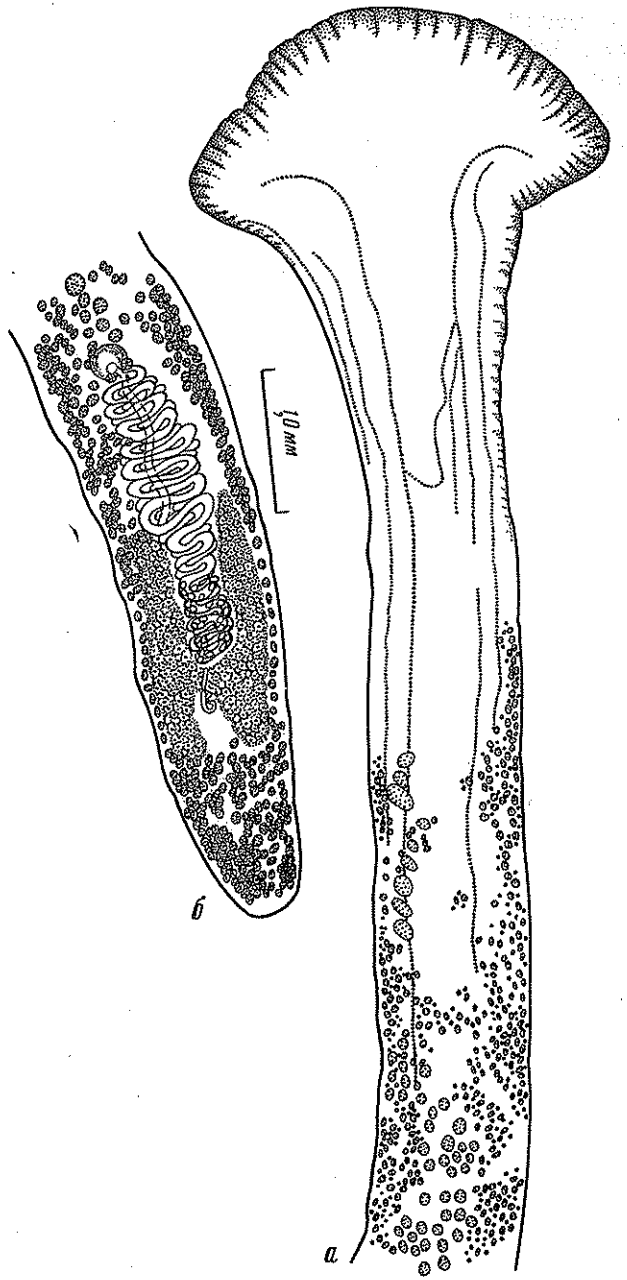


Рис. 22. Khawia baltica Szidat, I942. Оригинал:
а - передний конец тела; б - задний конец тела

сита – ? Калининградская область, бывшая Пруссия); ПНР (бас. рек Вислы, Одера, прудовые хозяйства), ЧССР (бас. р. Лабы).

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковская, 1961, с. 349). Длина тела свыше 30,0 мм, ширина около 2,0 мм. Сколекс расширен и напоминает таковой C.laticeps. Шейного отдела нет. Желточники начинаются на 3,0 мм от переднего конца тела и образуют сплошной слой вокруг семенников. Семенники начинаются немного сзади желточников. Размеры их 0,19x0,21 мм. В области яичника желточники представлены отдельными фолликулами, которые в задней части тела сливаются с постовариальной группой желточников. Диаметр желточников 0,14–0,18 мм. Яичник в виде буквы H, с длинными и узкими крыльями. Концы задних лопастей закрыты желточниками. Петли матки образуют два скопления: большее – перед мостиком яичника и меньшее – позади него. В месте расположения матки тело червя утолщенное. Вагина узкая, образует небольшой семяприемник. Сумка цирруса маленькая, похожа на таковую у видов рода Monobothrium. Размеры яиц 0,062–0,067x0,042–0,046 мм.

М о р ф о л о г и я (оригинальные данные; по половозрелым и зрелым цестодам из кишечника линя). Длина тела зрелых цестод 22,0–26,0 мм, ширина в области полового атриума 1,150–1,500 мм. Головной конец веерообразно расширен, передний край его гладкий или слегка волнистый. Ширина головного конца 1,875–2,750 мм, длина до сужения – 1,500–2,000 мм. Шейка различной длины; у сильно сокращенных экземпляров она может быть плохо выражена.

Семенники и желточники начинаются на некотором расстоянии от переднего края тела; передняя граница семенников всегда позади таковой желточников. Семенники начинаются на 4,925–5,750 мм от переднего конца тела. Они располагаются в медуллярной паренхиме двумя боковыми полями, которые вблизи половых органов соединяются, образуя сплошное поле. Задняя граница расположения семенников проходит на 4,500–6,250 мм от заднего конца тела. Семяпровод извитой, наружного семенного пузырька нет. Бурса цирруса округлая, небольшая, слабомускулистая; у зрелых особей она плохо заметная. Диаметр бурсы 0,500–0,625мм. Половой атриум располагается на 3,625–6,375 мм от заднего конца тела. Желточники многочисленные, начинаются на 2,325–4,625 мм от переднего конца тела, тянутся сплошным слоем в кортикальной паренхиме к заднему концу тела, отступая в боковые поля в области расположения половых органов. Они непрерываются в области яичника и соединяются с многочисленной группой постовариальных желточных фолликулов. Последние занимают всю толщину медуллярной и кортикальной паренхимы. Яичник H-образной формы с длинными крыльями и коротким, узким истмусом. Передние доли крыльев яичника практически всегда длиннее задних долей. Длина правого крыла яичника 1,800–2,375 мм, его передней доли до нижнего края истмуса – 1,175–1,250 мм, задней – 0,625–1,125 мм. Длина левого крыла яичника 1,875–2,250 мм, его передней доли до нижнего края истмуса – 1,250–1,500 мм, задней – 0,625–0,750 мм. Ширина правого крыла яичника в области истмуса 0,250–0,325 мм, левого крыла – 0,275–0,300 мм. Расстояние между передними долями крыльев яичника 0,450–0,750 мм, между задними – 0,150–0,550 мм. Вагина узкая, извитая; семяприемник слабо выражен. Позади истмуса яичника матка образует сравнительно небольшое число петель, впереди него – сильноизвитая. Основная масса петель матки занимает пространство между передним краем истмуса яичника, половым отверстием и боковыми полями желточников. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 2,625–5,000 мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки 0,060–0,070x0,038–0,040 мм.

Khawia japonensis (Yamaguti, 1934) Yamaguti, 1959
Рис. 23. 24

С и н о н и м ы: Caryophyllaeus japonensis Yamaguti, 1934; Bothrioscolex japonensis (Yamaguti, 1934) Szidat, 1937.

Д е ф и н и т и в н ы е х о з я е в а: сазан (Cyprinus carpio), амурский сазан (Cyprinus carpio haematopterus).

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

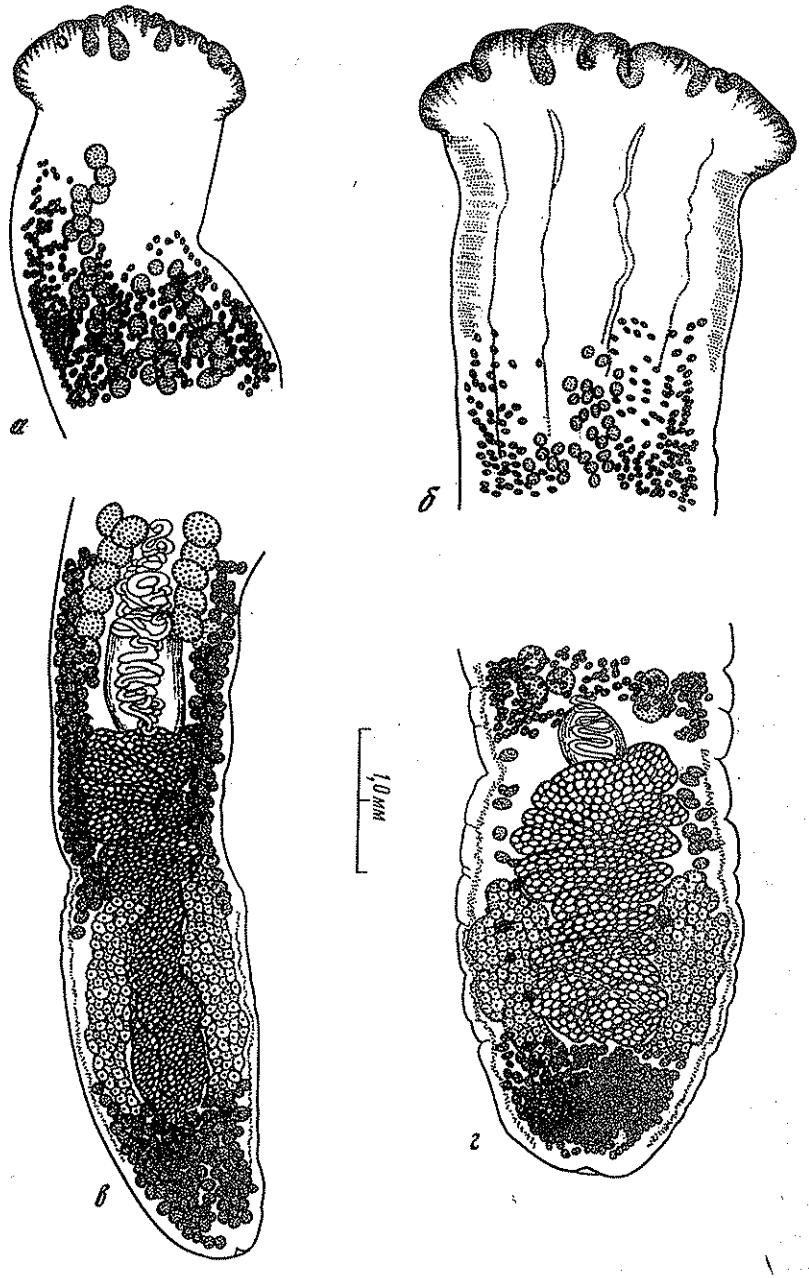
П р о м е ж у т о ч н ы й х о з я и н: Limnodrilus udekemianus.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела.

Р а с п р о с т р а н е н и е: СССР (бас. Амура – озера Орель, Чля, Ханка и др.), Япония (оз. Бива).

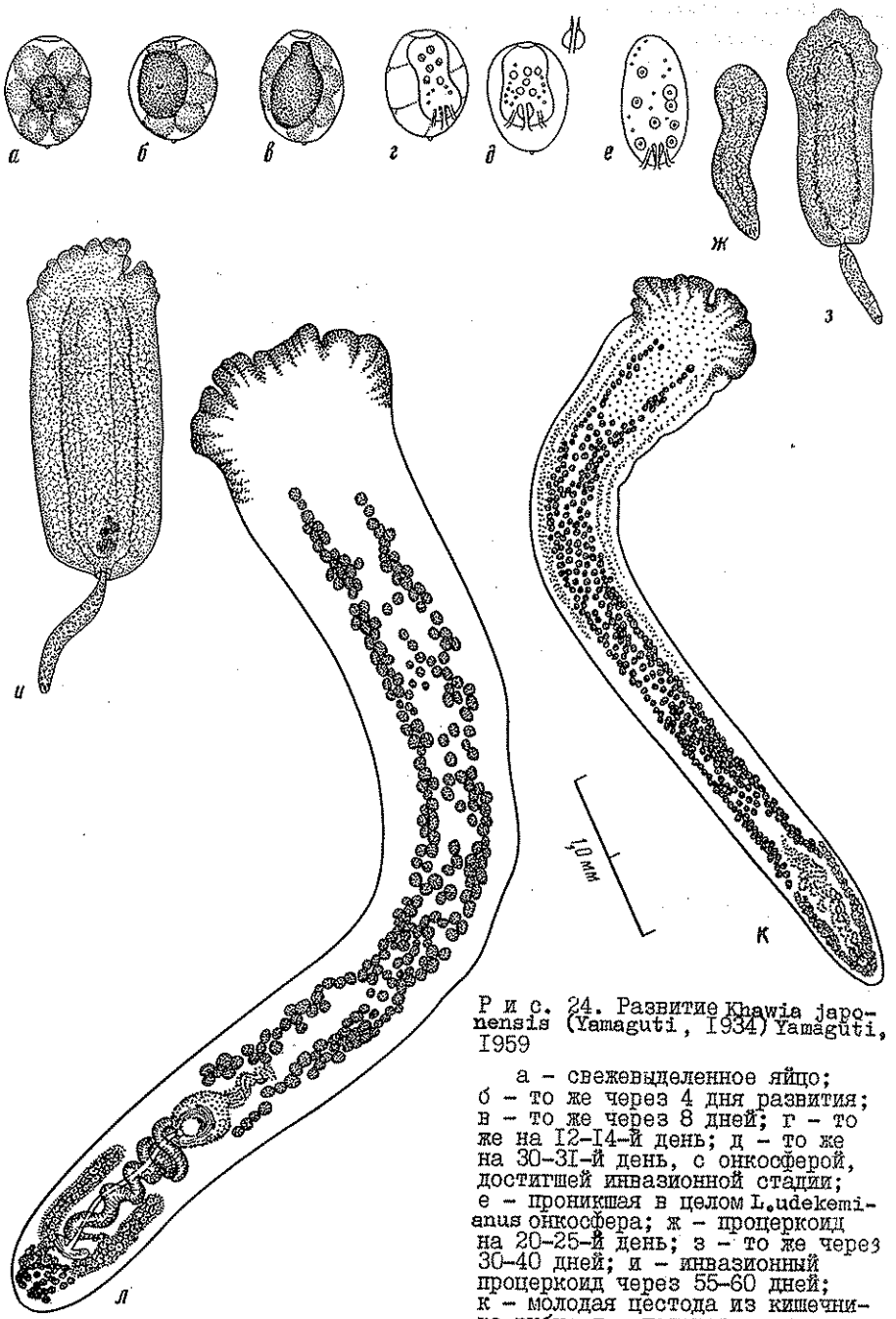
Новый вид Cyprinus carpio оз. Бива (Япония) Ямагути (1934) поместил в Caryophyllaeus. Сидат (Szidat, 1937) считал, что они принадлежат к обоснованному им роду Bothrioscolex. Впоследствии Bothrioscolex Szidat, 1937 был сведен в синонимы Khawia Hsü, 1935 (Yamaguti, 1959) а Bothrioscolex japonensis (Yamaguti, 1934) Szidat, 1937 вошел в его состав под названием Khawia japonensis (Yamaguti, 1934) Yamaguti, 1959.

М о р ф о л о г и я (по: Yamaguti, 1934, с. 5–8). Тело цилиндрическое, слабо уплощено дорсовентрально, с закругленным задним концом. Передний конец тела с зазубренным верхним краем, со срезанной вершиной или конусообразный в зависимости от степени сокращения. Его ширина 1,0 мм, он резко отделен от остальной части тела, длина которой 13,0 мм, ширина 0,87 мм. Длина цестод 10,0–20,0 мм и более. Тегумент на всем протяжении тела толщиной 0,01 мм. Субтегументальная мускулатура представлена одинарным слоем продольных мышечных фибрилл в области головы и шейки и двумя слоями – в остальной части тела; наружный слой в последнем случае лежит непосредственно под базальной мембраной тегумента. Субтегументальные клетки развиты хорошо, за исключением области головы и шейки, где они отделены от субтегументального мышечного слоя очень тонкими волокнами, отходящими от внутренних продольных мышц и прикрепляющимися к базальной мембране тегумента. На внутренней границе кортикальной паренхимы имеется сильно развитый экскреторный плексус. Эпимедуллярно внутренний продольный



Р и с. 23. Khawia japonensis (Yamaguti, 1934)Yamaguti , 1959. Оригинал.

а,б – передние концы тела с разной формой сколекса и расположением семенников и желточников; в,г – задние концы тела (а,в и б,г – от одних экземпляров)



Р и с. 24. Развитие Khawia japonensis (Yamaguti, 1934) Yamaguti, 1959

а – свежевыделенное яйцо; б – то же через 4 дня развития; в – то же через 8 дней; г – то же на 12–14-й день; д – то же на 30–31-й день, с онкосферой, достигшей инвазионной стадии; е – проникшая в целом L.udekemianus онкосфера; ж – процеркоид на 20–25-й день; з – то же через 30–40 дней; и – инвазионный процеркоид через 55–60 дней; к – молодая цестода из кишечника рыбы; л – половозрелая цестода из кишечника рыбы (а–и – по: Демшину, 1978; к,л – оригинал)

мышечный слой разделяется в переднем конце тела на узлы, идущие вперед и расщепляются из фибиллы, отмеченные выше. Имеются волокна продольных мышц в медулле. Поперечные мышечные волокна медуллярной паренхимы не образуют отчетливого стлоя. Кортикальная и медуллярная паренхимы головы и шейки содержит множественную тонкую субстанцию.

Округлые семенники проходят в периферической зоне медуллы, начинаясь на небольшом расстоянии от головного конца, до бурсы цирруса. Семяпровод сильноизвитой, проходит впереди бурсы цирруса и в ее основании образует сравнительно небольшой внутренний семенной пузырек. Выдвигающийся циррус покрыт толстым тегументом, почти целиком заполняет пространство бурсы.Последняя,0,50х0,44 мм,сильно мускулистая, содержит большое количество мышечных волокон, идущих в различных направлениях вокруг извитого цирруса. Отверстие цирруса лежит впереди утеро-вагинального в половом атриуме, располагающемся в середине передней половины задней трети тела. Яичник Н-образный, состоит из неравных дольчатых крыльев и широкой вентральной связки (истмус), лежит ниже середины задней трети тела. Яйцевод принимает в себя вагину позади средней части яичника, затем он соединяется с желточным протоком. Скорлуповая железа хорошо развитая. Матка разделена на три отчетливые части, наподобие Caryophyllaeus mutabilis(Will, 1893). Извитая проксимальная часть матки, стенки которой содержат тонкие волокна кольцевых мышц, находится частично справа и дорсально от скорлуповой железы, выстлана эпителием, часть которого, содержащая ядра, заметно выступает в просвет матки. Наиболее длинная средняя часть матки сильноизвитая. Петли ее пересекают яичник с дорсальной стороны и тянутся вверх дорсальнее от вагины; грушевидные или клюшкообразные, сильно базафильные клетки маточной железы образуют плотную оболочку вокруг матки; секреторные гранулы клеток видны как на наружной, так и на внутренней поверхности матки. Дистальная часть матки также извитая и открывается в короткий толстостенный утеро-вагинальный проток. Он имеет ресничатоподобную выстилку, окружен небольшими, сильно окрашивающимися клетками. Стенки протока состоят в основном из сильноизвитых кольцевых мышечных фибрилл. У живых экземпляров, искусственно уплощенных, утеро-вагинальное отверстие отчетливо отделено от мужского полового отверстия, а на тотальных препаратах, при незначительном сдавливании отверстие утеро-вагинального протока располагается в генитальном атриуме вместе с отверстием цирруса. Вагина проходит по средней линии тела вентрально от матки и дорсально от средней части яичника. Она состоит из трех функционально отличающихся частей: длинного дистального вагинального канала, наиболее сходного по строению с утеро-вагинальным протоком; бутылкообразной сравнительно тонкостенной средней части со слабозаметной реснитчатоподобной выстилкой, функционирующей как семяприемник; и узкой проксимальной части ("ductus seminalis" - по Нибелину) с кольцевыми мышечными фибриллами и небольшим числом со-

путствующих клеток. Размеры заключенных в бальзам овальных с тонкой скорлупой яиц 0,048-0,057х0,036-0,042 мм. Желточные фолликулы тянутся от уровня переднего края поля семенников до переднего края экскреторного пузыря, прерываясь на небольшом участке снаружи крыльев яичника. Их положение ограничено кортикальной паренхимой снаружи от слоя внутренней продольной мускулатуры, но в постовариальной зоне они располагаются и в медуллярной паренхиме. Близкий к воронкообразной форме экскреторный пузырь размером 0,15х0,10 мм, открывается на заднем конце тела. От его антеролатеральных частей отходят парные собирательные сосуды. Имеются от восьми до десяти продольных экскреторных сосудов, соединяющихся друг с другом под слоем субтегументальных клеток. Зазубренный край головного конца снабжен чрезвычайно тонкими, извитыми продольными экскреторными сосудами, соединяющимися друг с другом поперечными комиссурами.

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковской, 1961, с. 351; по экземплярам цестод от амурского сазана - Cyprinus carpio haematopterus бас. р. Амура). Длина тела 23,0-38,0 мм, ширина - 1,5-2,0 мм. Передний край головы незакругленный, с многочисленными фестонами, за счет которых головной конец несколько расширяется. Шейки нет. Желточники и семенники начинаются на одном уровне непосредственно в головном конце. Желточники многочисленные, не прерываются в области яичника, сливаясь с постовариальными желточниками узкой полоской фолликулов. Последние округлые, 0,12 мм в диаметре. Семенники 0,19х0,24 мм. Яичник Н-образный, с длинными крыльями и коротким поперечным мостиком. Матка имеет широкий просвет. Стенки ее утолщенные, железистые. Петли матки не заходят вперед за сумку цирруса. Сумка цирруса крупная, 0,5 мм в диаметре. Многочисленные петли семяпровода образуют клубок. Яйца размерами 0,051-0,058х0,038-0,042 мм.

М о р ф о л о г и я (собственные данные; по зрелым экземплярам цестод из кишечника сазана озер Орель, Чля, Маги, бас. р. Амур). Длина тела 13,0-23,5 мм,ширина в области полового атриума 0,925-1,650 мм. Головной конец расширенный, слегка выпуклый, фестончатый. Головное сужение отчетливо выражено. Ширина сколекса 1,325-2,300 мм, длина его до сужения 0,475-1,025 мм. Мускулатура хорошо развитая, особенно у переднего края головного конца.

Семенники многочисленные, располагаются в медуллярной паренхиме в средней части тела. В области семяпровода и бурсы цирруса они образуют две боковые ленты. Начинаются семенники на одном уровне с желточниками или несколько позади или впереди них. Передняя граница их расположения проходит на 0,500-2,000 мм от переднего конца тела, задняя - на 2,550-4,550 мм, размеры семенников варьируют, увеличиваясь по направлению к заднему концу тела. Бурса цирруса овальная, ее диаметр 0,525-0,700 мм. Семяпровод извитой, его петли располагаются впереди бурсы; внутрибурсальная часть его также сильно-

извитая. Отверстие цирруса располагается впереди отверстия утеровагинального протока в общем половом атриуме. Яичник Н-образный, с загнутыми внутрь задними долями крыльев и узким истмусом. Длина правого крыла яичника 1,100–1,900 мм, длина его передней доли до нижнего края истмуса 0,600–1,050 мм, задней – 0,500–0,850 мм. Длина левого крыла яичника 0,950–1,925 мм, длина его передней доли до нижнего края истмуса 0,500–1,125 мм, задней – 0,450–0,800 мм. Ширина правого крыла яичника в области истмуса 0,225–0,500 мм, левого – 0,250–0,500 мм. Расстояние между передними долями крыльев у верхнего края яичника 0,350–0,925 мм, между задними долями – 0,175–0,500 мм. Многочисленные кортикальные желточные фолликулы начинаются на 0,725–1,750 мм от переднего конца тела и сплошным полем тянутся к заднему концу тела, отступая в боковые поля в области расположения половых органов, прерываются или не прерываются в области яичника. Иногда желточники могут налегать на задние доли крыльев яичника. Вагина извитая, пересекает истмус яичника с дорсальной стороны и открывается в общий утеро-вагинальный толстостенный проток, отверстие которого в половом атриуме лежит ниже отверстия цирруса. Половой атриум лежит на 2,575–4,175 мм от заднего конца тела. Матка извитая, петли ее начинаются вблизи постовариальной группы желточников между задними долями крыльев яичника и тянутся вперед, проходя дорсально от яичника в области его истмуса. Стенки матки содержат многочисленные железистые клетки, которые при заполнении матки яйцами практически исчезают. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 1,77–3,000 мм. Основная масса петель располагается между истмусом яичника и бурсой цирруса. Размер яиц в дистальных петлях матки 0,040–0,052х 0,025–0,035 мм. Терминальный экскреторный пузырь хорошо заметен. По данным Н.И.Демшина (1978), размеры яиц, выделенных из матки в воду, 0,056–0,062х0,042–0,050 мм.

Р а з в и т и е (по: Демшин, 1978). Выделенные из кишечника амурского сазана цестоды в воде выделяли яйца размерами 0,056–0,062х0,042–0,050 мм, с крышечкой на одном полюсе и небольшим штифтиком на другом. Коричнево-желтая зародышевая клетка в яйце имеет диаметр 0,014–0,017 мм, окружена шестью более светлыми желточными клетками. По мере созревания яиц – развития онкосферы – желточные клетки становятся менее заметными и затем исчезают совсем у созревших онкосфер. При содержании яиц в воде при температуре 18–26° через 4 дня диаметр эмбриона в яйце 0,025–0,030 мм, на 8-й день длина его 0,037 мм, ширина – 0,30 мм. Через 10–11 дней у онкосферы видны лопасти медианной пары эмбриональных крючьев в виде светопреломляющих палочек длиной 0,003–0,004 мм. Они быстро увеличиваются в длину, и, как только они достигают 0,006–0,007 мм, по обеим сторонам от них появляются зачатки латеральных эмбриональных крючьев также в виде светопреломляющих палочек длиной 0,002–0,003 мм, из которых развиваются лопасти боковых пар крючьев. Крючья быстро растут, и через день можно видеть изогнутую лопасть, прямую плюсну и соединяющий их воротничек. На 12–14-е сутки онкосфера в яйце морфологически сформирована; длина ее 0,045–0,050 мм, ширина – 0,023–0,025 мм. Инвазионными яйцами становятся на 30–31-й день развития. Длина медианных крючьев онкосферы 0,011–0,012 мм, латеральных – 0,0085–0,009 мм. У плюсны медианной пары эмбриональных крючьев имеются гранулированные клетки, конусообразно расширенные к дистальному концу и суженные к воротничку крючьев, которые появляются на 14–16-й день развития и наибольшей отчетливости достигают у инвазионных онкосфер, проникающих в полость тела промежуточного хозяина. В это время хорошо виден проток, которым резервуар связан с острием изогнутой лопасти крючка. По мнению Н.И.Демшина, "... эти ценогенезы не что иное, как железы проникновения, которые способствуют миграции личинки в целом. Они возникают вслед за эмбриональными крючьями и развиваются в так называемый скрытый период дозревания онкосферы".

Экспериментально зараженных тубифицид, Limnodrilus udekemianus, содержали при 18–24°. После заглатывания инвазионных яиц онкосферы выходят из них в кишечнике олигохет и в области 5–15-го сегментов проникают в полость тела. Здесь полярность онкосфер меняется – активным становится лишенный эмбриональных крючьев конец тела. Личинки не прикрепляются, и по мере роста они передвигаются к переднему концу тела олигохет. Молодые процеркоиды мигрируют через отверстия диссепиментов, зрелые и созревающие, вероятно, разрушают межсегментные перегородки. Обычно процеркоиды занимают три-шесть сегментов олигохет. У фиксированных 14–16-дневных процеркоидов размером 0,240–0,308 мм церкомер 0,033 мм длиной и 0,015–0,017 мм шириной; у живых личинок этого возраста он плохо распознается. Длина 20–25-дневных процеркоидов 0,560 мм, ширина – 0,112 мм, находятся они в это время в средних сегментах тела олигохет. На 35–40-й день процеркоиды располагаются в 15–25-м передних сегментах, их длина 0,950 мм (без церкомера), ширина – 0,360 мм. Длина церкомера 0,280 мм, ширина – 0,056 мм. Эмбриональные крючья длиной 0,011 мм (медианные) и 0,009 мм (латеральные). Заметны экскреторные протоки и тонкий слой тегумента. На 42–45-й день развития на заднем конце тела процеркоида появляются зачатки половых гонад. Через 55–60 дней развития процеркоиды располагаются в 9–15-м передних сегментах олигохет; они подвижные, особенно головной конец, который у морфологически сформировавшегося инвазионного процеркоида идентичен по форме взрослой особи. Его фестончатая часть, однако, может принимать вид полусферы или конуса, передний край которых всегда разделен на более или менее глубокие лопасти. Головной конец не образует веерообразного расширения, и ширина его в пределах ширины тела или незначительно превышает ее. Этим инвазионные процеркоиды Kh. japonensis отличаются от таковых близкого вида Kh.

sinensis, подвижная фестончатая часть головного конца которых лучше развита, обычно веерообразно расширена и значительно превышает по своей ширине ширину шеечной части тела. Длина инвазионного процеркоида, фиксированного в спирте, 1,680 мм (без церкомера), ширина – 0,560 мм, высота головки 0,336 мм, ширина – 0,510 мм. Тегумент хорошо развитый, кортикальный слой паренхимы плотнее медуллярного и окрашивается интенсивнее. Экскреторные сосуды берут начало в паренхиме головы и, делая большое число изгибов, спускаются к заднему концу тела, где соединяются и образуют полость (экскреторный пузырь) с терминальным отверстием. Длина церкомера 0,450 мм, ширина – 0,090 мм, его проксимальный конец проходит в экскреторное отверстие (? Авторы), а на дистальном находятся три пары эмбриональных крючьев 0,011 и 0,009 мм длины. Вблизи экскреторного пузыря заметен половой зачаток в виде обособившейся группы клеток, интенсивно окрашивающихся.

Khawia parva (Zmeev, 1936) Kulakowskaja, 1961

Рис. 25

С и н о н и м: Caryophyllaeus parvus Zmeev, 1936

Д е ф и н и т и в н ы й х о з я и н: караси (Carassius carassius, C. auratus gibelio).

Л о к а л и з а ц и я: кишечник, желудок.

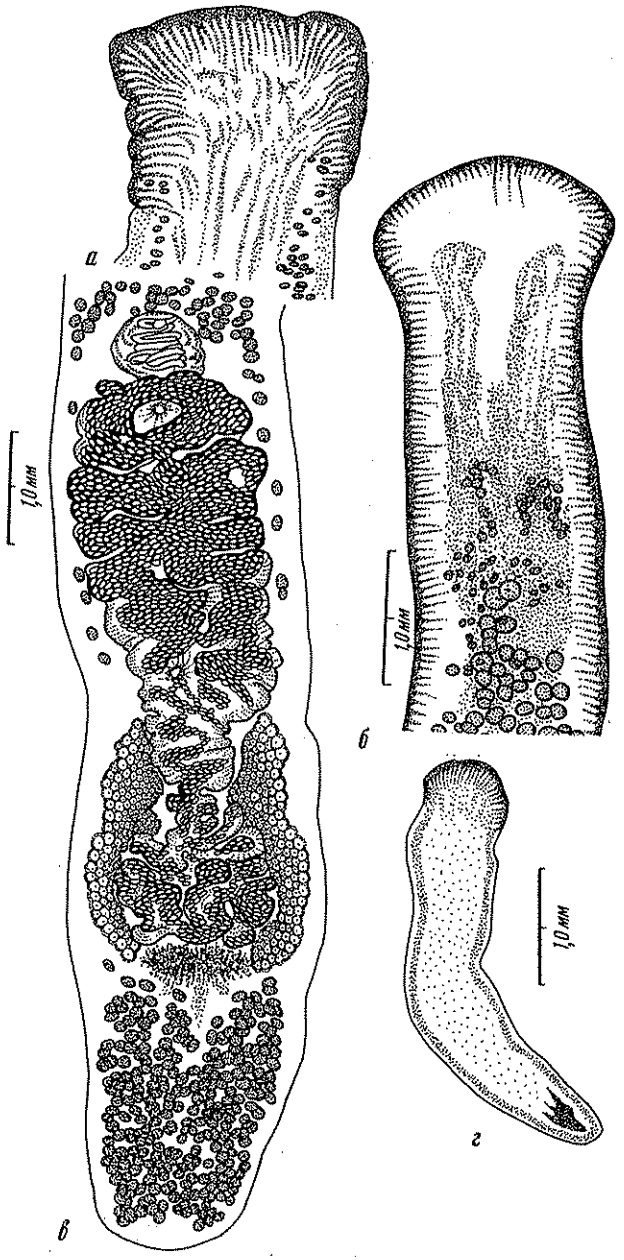
П р о м е ж у т о ч н ы е х о з я е в а: Limnodrilus udekemianus, Limnodrilus sp.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела (10-14-й сегменты от переднего конца тела).

Р а с п р о с т р а н е н и е: СССР (бассейн р. Амура – озера Болонь, Кальма, Орель, Резниковское, Шарга, Удыль и др., реки Елабуга, Удыль, Томь и др., озера Приханкайской низменности).

Вид описан Г.Я.Змеевым под названием Caryophyllaeus parvus из кишечника карася – Carassius carassius р. Амур (район Биробиджана). Описание Г.Я.Змеева (1936) основано на 2 экз. цестод длиной 12,0 мм и шириной 0,80 мм, которые, вероятно, были молодыми формами паразита. Однако О.Н.Бауер (1955) высказал сомнение в принадлежности этого вида к Caryophyllaeus, а О.М.Кулаковская (1961), исследовав материал по этому виду из карасей р. Амур, приводит доказательство сходства данной цестоды с представителями Khawia и принадлежности C. parvus к этому роду. С выводами О.М.Кулаковской в дальнейшем согласились М.Н.Дубинина (1962, 1971), Н.И.Демшин (1984) и многие другие.

М о р ф о л о г и я (по: Демшин, 1984, с. 69-70). Длина зрелых цестод 12,0-60,0 мм, ширина – 0,9-3,5 мм. Тело уплощено дорсовентрально, почти одинаковой ширины на всем протяжении, лишь у хвостового конца оно конусообразно сужается. У живых цестод головной конец подвижный, может принимать вид шляпки гвоздя, иметь терминальное впячивание или выпячивание и тогда напоминает полусферу, приобретать форму веера или конуса. Передний край головного конца всегда гладкий.



Р и с. 25. Khawia parva (Zmeev, 1936) Kulakowskaja, 1961. Оригинал

а,б – передний конец тела с разной формой сколекса; в – задний конец тела; г – процеркоид из кишечника карпа в первые дни после его заражения

Передняя граница желточников у крупных экземпляров проходит на 4,0 мм от переднего края головного конца. Желточные фолликулы овальные или поперечно вытянутые, размер их 0,13-0,17х0,10-0,28 мм, плотным слоем располагаются в корковом слое паренхимы и доходят до сумки цирруса. Не прерываясь, они располагаются отдельными фолликулами по бокам петель матки и полностью исчезают в области яичника. За яичником образуют большое скопление. Приблизительно на 1,0 мм сзади желточников расположены многочисленные семенники. Они округлые, 0,25-0,35 мм в диаметре. Сумка цирруса небольшая, слабо мускулистая, 0,67мм в диаметре. Вагина образует удлиненный семяприемник. Яичник Н-образный, фолликулярной структуры, с широкими передними и более узкими, загнутыми к середине задними концами его лопастей. У крупных экземпляров длина лопастей яичника 3,12 мм. Петли матки занимают 6,0 мм в длину. Яйца 0,042-0,48х0,028-0,033 мм.

М о р ф о л о г и я (по собственным данным; по экземплярам от Carassius auratus gibelio рек и озер бассейна р. Амура; все измерения сделаны на зрелых особях цестод). Длина тела 7,0-47,5 (26,49) мм, ширина в области полового атриума 0,750-1,975 (1,465) мм. Головной конец расширен, незначительно выпуклый, с ровным передним краем (напоминает сколекс C. laticeps), или он почти прямой с ровным или слегка волнистым передним краем (подобно головному концу C. fennica). Форма головного конца значительно зависит от степени сокращения цестод в момент фиксации. Головное сужение, указывающее на переход головного конца в тело (шейный отдел), имеется, но выражено отчетливо у расслабленных перед фиксацией цестод. Ширина головного конца 0,850-3,125 (1,919) мм, длина до сужения - 0,35-2,00 (1,081) мм. Мускулатура сколекса и тела развита хорошо.

Многочисленные семенники располагаются в медуллярной паренхиме; начинаются они позади желточников на 0,750-3,925 (2,618) мм от переднего конца тела и сплошным слоем проходят по направлению к заднему концу, заканчиваясь на 1,450-7,375 (4,960) мм от его заднего края. Длина участка тела, занимаемая полем семенников, 4,80-37,00 (18,913) мм. Семяпровод извитой, компактные петли его располагаются впереди бурсы цирруса на коротком расстоянии. Бурса цирруса округлая, мускулистая, ее диаметр 0,300-0,775 (0,607) мм. Отверстие цирруса располагается впереди утеро-вагинального отверстия в общем половом атриуме, который лежит на 0,950-5,100 (3,461) мм от заднего конца тела. Желточники располагаются в кортикальной паренхиме и более многочисленны в боковых участках тела. Передняя граница желточников проходит на 0,675-3,675 (1,980) мм от переднего края тела. Они сплошным кольцевым слоем тянутся до уровня бурсы цирруса и дистальных петель матки. В области петель матки в боковых полях тела имеется много желточных фолликулов (1-48), при этом число их неодинаково на каждой из сторон, или они могут иметься только на одной из сторон. В области яичника желточники отсутствуют. Постовариальная группа желточников многочисленная, фолликулы располагаются по всей толщине тела, занимая как кортикальную, так и медуллярную паренхиму. Яичник Н-образной формы, с более широкими передними долями и узкими загнутыми вовнутрь задними долями. Истмус яичника широкий. Длина правого крыла яичника 0,725-2,375 (1,606) мм, длина его передней доли до нижнего края истмуса 0,40-1,55 (0,969) мм, задней - 0,325-0,950 (0,636) мм. Длина левого крыла яичника 0,800-2,225 (1,586) мм, длина его передней доли до нижнего края истмуса яичника 0,425-1,325 (0,941) мм, задней - 0,375-1,050 (0,645) мм. Ширина правого крыла яичника в области истмуса 0,175-0,725 (0,459) мм, левого - 0,200-0,700 (0,448) мм. Расстояние между передними долями крыльев яичника 0,200-1,275 (0,725) мм, между задними - 0,075-1,000 (0,437) мм. Вагина извитая, пересекает яичник в области истмуса с дорсальной стороны, образуя у его верхнего края семяприемник, размер которого зависит от степени заполнения его спермой. Открывается вагина в общей утеро-вагинальный проток. Скорлуповая железа (тельце Мелиса) крупная, хорошо развитая. Петли матки занимают пространство между задними долями крыльев яичника, пересекая истмус яичника с дорсальной стороны, несколько вентральнее вагины. Далее основная масса петель матки располагается между верхним краем передних долей крыльев яичника и бурсой цирруса. Стенки петель матки утолщенные, с хорошо развитыми железистыми клетками. По мере заполнения яйцами стенки матки утончаются, диаметр петель сильно увеличивается, железистые клетки становятся малочисленнее и постепенно исчезают. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 0,950-5,100 (3,461) мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки 0,038-0,050 (0,041)х0,020-0,030 (0,026) мм. Экскреторный пузырь, лежащий вблизи заднего края тела, открывается наружу через короткий экскреторный проток.

Р а з в и т и е. Изучено Н.И.Демшиным (1984). Выделенные в воду яйца 0,042-0,048х0,028-0,033 мм, с крышечкой на одном конце и штифтиком на другом. Свежевыделенные яйца содержат хорошо заметную зародышевую клетку, 0,008 мм в диаметре, окруженную более светлыми шестью желточными клетками. Размер эмбриона через 3 дня с начала развития 0,014х0,016 мм, на 8-й день - 0,020х0,014 мм, на 12-й - 0,026х0,016 мм. Через 14 сут появляются лопасти медианной пары эмбриональных крючьев, а затем лопасти латеральных пар крючьев. Они развиваются в онкобластах аналогично другим кариофиллидам. На 17-18-е сут онкосфера в яйце морфологически сформирована. Длина ее 0,033 мм, ширина - 0,016 мм, длина медианной пары крючьев 0,0084 мм, латеральных - 0,0056 мм. Железы проникновения у медианной пары эмбриональных крючьев появляются на 25-27-й день и полностью сформированы на 34-36-й день. Яйца с такими онкосферами инвазионные для промежуточного хозяина - Limnodrilus udekemianus, Limnodrilus sp. Выход личинок из яиц происходит в передней трети кишечника олигохет

через открывшуюся крышечку яйца. Проникновение личинки в полость тела олигохет, как и других видов кариофиллид, происходит с помощью крючьев и желез проникновения, расположенных у медианной пары эмбриональных крючьев. В полости тела промежуточного хозяина личинка меняет полярность, т.е. исчезает активность полюса с эмбриональными крючьями и нарастает активность противоположного. Процеркоиды довольно подвижные, форма тела их благодаря этому постоянно меняется. Они растут довольно быстро, достигая 0,310 мм в длину и 0,09 мм в ширину через 12-14 дней развития в хозяине. Передний конец тела его расширен, задний - сужен. Длина тела процеркоида на 20-й день развития 0,90 мм, максимальная ширина - 0,19 мм, форма его переднего конца меняется от сферической до конусовидной, на заднем конце появляется небольшой вырост длиной 0,14 мм и шириной 0,08 мм, из него развивается церкомер. Длина 35-37-дневного процеркоида 1,34-1,58 мм (без церкомера), максимальная ширина - 0,39-0,45 мм, длина церкомера 0,47 мм, ширина - 0,12 мм. Головной конец 0,22-0,28 мм шириной и 0,33-0,50 мм высотой. Половой зачаток 0,224x0,134 мм, он расположен медианно в заднем конце тела. Экскреторная система хорошо заметная. На 57-60-й день развития процеркоид становится инвазионным и располагается в 10-14-м сегментах олигохет от их переднего конца тела. Длина процеркоидов 2,25 мм, максимальная ширина - 0,82 мм. Длина церкомера 0,392 мм, ширина - 0,18 мм. Форма головного конца у живых личинок постоянно меняется. Она может иметь вид конуса, полуовала, шляпки гвоздя, или ее вершина втягивается, и тогда терминальный конец головки оказывается вогнутым. Ширина головного конца иногда превышает ширину тела процеркоида. Кортикальный и медуллярный слои паренхимы четко отграничены. Как указывает Н.И.Демшин, кортикальный слой паренхимы личинки покрыт тонкой мембраной, отслаивающейся от поверхности тела при сокращении процеркоида. Вероятно, говоря о мембране, Н.И.Демшин имел в виду тегумент (? Авторы), поскольку наружным слоем у взрослых и личинок всех цестод является тегумент, он представлен целым рядом структур (микротрихии, микровилли, базальная мембрана и др., которые на препаратах могут выглядеть как мембрана) и отделен от кортикальной паренхимы развитыми в различной степени слоями субтегументальных мышц. Нет оснований сомневаться, что процеркоид Kh. parva и других кариофиллид снаружи имеет тегумент. Или же Н.И.Демшин считает, что тегумент процеркоидов снаружи покрыт мембраной? Далее он отмечает, что эта мембрана свободно спускается до уровня середины длины церкомера и загибается вовнутрь, проходя до экскреторного пузыря, т.е. образуется воронковидное впячивание мембраны, внутри его находится церкомер, дистальный конец которого соединяется с медуллярной паренхимой тела личинки, а проксимальный через воронку свободно выходит во внешнюю среду. Как предполагает Н.И.Демшин, в таких условиях церкомер выполняет трофическую функцию,

так как через него питательные вещества поступают в мозговую паренхиму, а продукты распада удаляются из организма через воронковидное впячивание, в вершине которого располагается экскреторная пора. Экскреторная система процеркоида сетчатого строения. Она представлена мелкими и крупными капиллярами, пронизывающими кортикальную и медуллярную паренхиму, по которым продукты распада собираются в экскреторный пузырь, отверстие которого располагается на хвостовом конце терминально. Половой зачаток - это уплотненная паренхима, лежащая впереди экскреторного пузыря, длиной 0,43 мм и шириной 0,20 мм.

Khawia rossittensis (Szidat, 1937)

Рис. 26, табл. XXIV

Синоним: Bothrioscolex rossittensis Szidat, 1937.

Дефинитивные хозяева: караси (Carassius carassius, C. auratus gibelio), белоглазка (Abramis sapa), плотва (Rutilus rutilus).

Локализация: кишечник.

Распространение: СССР (УССР - бас. рек Днепра, Днестра, Дуная; БССР - оз. Лукомльское и др.; водоемы Сибири - озера Воронье, Кашара, Кудрино, Кусган, Салтаим-Тенис, Сингуль, Карась - отчлененный залив оз. Арахлей, реки Енисей, Сухона); Румыния (бас. Дуная - в пределах Турну-Северина), ЧСФР (бас. Дуная).

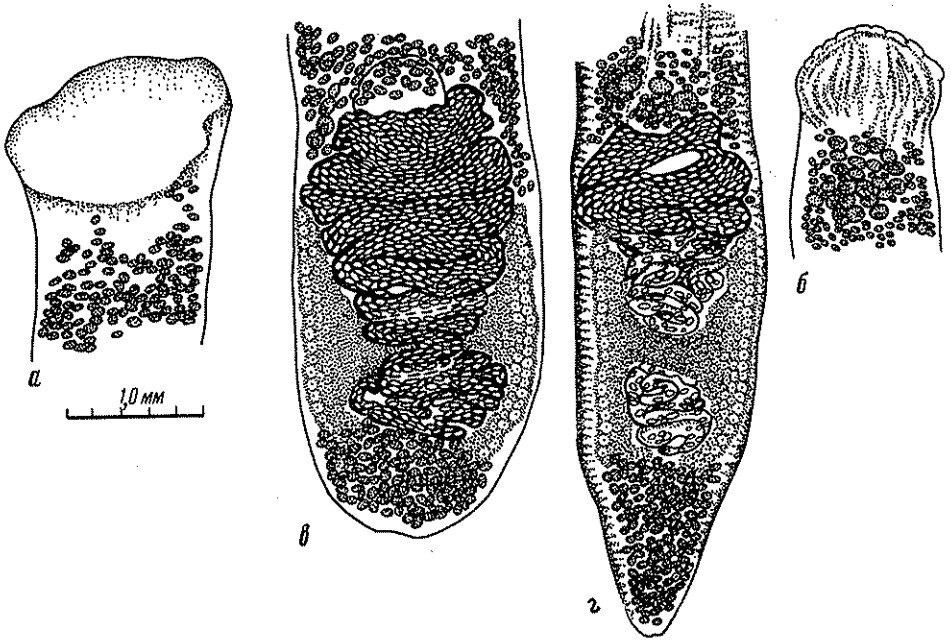


Рис. 26. Khawia rossittensis (Szidat, 1937). Оригинал
а,б - передний конец тела с разной формой сколекса; в,г - задний конец тела (а,в и б,г - от одного экземпляра)

Кариофиллидных цестод, обнаруженных у карасей одной из рек бывшей Восточной Пруссии, Сидат отнес к новому виду и новому роду Bothrioscolex. А.П.Маркевич (1951) свел Bothrioscolex в синонимы Khawia и перевел в последний вид, описанный Сидатом.

Морфология (по: Кулаковская, 1961, с.351). Относительно крупные черви, напоминающие Caryophyllaeides fennica. Длина тела 25,0–35,0 мм, ширина – до 2,0 мм. Сколекс немного шире тела, без фестонов, треугольной формы, апикальная часть головного конца паразита может втягиваться и образовывать воронку.

Желточники и семенники начинаются сразу за головой. Желточники поперечно вытянутые, 0,066х0,19 мм. Имеется большое постовариальное скопление желточников. Семенники располагаются в медуллярной паренхиме четырьмя продольными рядами. Их диаметр 0,115–0,20 мм. Яичник рыхло-фолликулярный, в виде буквы Н, с длинными задними лопастями, сближенными, но не сомкнутыми друг с другом. Концы их плотно окружены желточниками. Вагина на уровне мостика яичника образует семяприемник. Матка имеет много петель, которые не заходят вперед от сумки цирруса. Последняя очень маленькая, иногда бывает трудно заметная. Размеры яиц 0,053–0,058х0,032–0,037 мм.

Морфология (собственные данные; по изучению экземпляров цестод от карасей из бассейна рек Енисея и Днепра; все метрические данные приведены по зрелым особям). Длина тела 6,5–23,3 мм, ширина в области полового атриума 0,950–1,600 мм. Головной конец выпуклый, передний край его без складок или фестонов. Головное сужение и шеечная область выражена неотчетливо. Ширина головного конца 1,0–2,5 мм, длина до сужения 0,6–1,0 мм. Мускулатура хорошо развитая, особенности в области головного конца и на заднем конце тела в области яичника, где собрана в отчетливые пучки мышц.

Семенники медуллярные, начинаются на 0,475–1,225 мм от переднего конца тела, чуть позади желточников, и сплошным полем или четырьмя продольными рядами тянутся до уровня бурсы цирруса, оканчиваясь на 1,475–5,500 мм от заднего конца тела. Бурса цирруса округлая, сравнительно слабо мускулистая, не всегда отчетливо видна у зрелых экземпляров, как и семяпровод, который плотно маскируется семенниками и желточниками. Диаметр бурсы цирруса 0,300–0,525 мм. Ни наружный, ни внутренний семенные пузырьки не обнаружены. Внутрибурсальная часть семяпровода может образовывать локальные расширения, выполняющие роль семенного пузырька. Отверстие цирруса располагается впереди утеро-вагинального отверстия. Половой атриум на 1,425–5,575 мм от заднего конца тела. Многочисленные желточники располагаются в кортикальной паренхиме. Они начинаются на 0,425–1,100 мм от переднего конца тела и сплошным слоем проходят к заднему концу тела, отступая в области петель матки в боковые поля, доходят до переднего края крыльев яичника или области петель матки, где их очень немного. Постовариальная группа желточников очень многочисленная, фолликулы расположены в медуллярной паренхиме, занимают всю ее толщину и заходят вперед за уровень задних долей крыльев яичника, так что на тотальных препаратах последние часто не видны. Яичник Н-образной формы, с сильно загнутыми вовнутрь и почти соприкасающимися задними долями крыльев и широким истмусом. Длина передних долей крыльев всегда больше таковой задних долей. Длина правого крыла яичника 0,770–3,075 мм, его передней доли до нижнего края истмуса – 0,50–1,95 мм, задней – 0,270–1,125 мм. Длина левого крыла яичника 0,74–3,50 мм, его передней доли до нижнего края истмуса – 0,46–2,25 мм, задней – 0,28–1,25мм Ширина правого крыла яичника в области истмуса 0,30–0,60 мм, левого – 0,350–0,525 мм. Расстояние между передними долями крыльев яичника 0,520–1,275 мм, между задними – 0,03–0,40 мм. Вагина извитая, слабомускулистая, с тонкими стенками и широким просветом. Она проходит яичник в области истмуса с дорсальной стороны его. Петли матки начинаются в пространстве между истмусом и задними долями крыльев яичника и пересекают яичник с дорсальной стороны, чуть вентральнее вагины. Основная масса петель матки лежит между истмусом яичника и бурсой цирруса, достигая уровня ее середины. Стенки петель матки окружены хорошо развитыми многочисленными железистыми клетками. По мере поступления и развития яиц количество их уменьшается. В дистальных петлях матки, где находятся полностью сформированные яйца, или же у старых экземпляров на протяжении всей длины матки эти клетки практически отсутствуют. Дистальные петли матки зрелых цестод сильно растягиваются и занимают весь объем тела, значительно отодвигая передние доли крыльев яичника к бокам тела. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 1,075–4,500 мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки 0,048–0,055х0,028–0,038 мм.

Экскреторная система представлена многочисленными, соединяющимися друг с другом продольными сосудами различного диаметра, поэтому на поперечных срезах разных участков тела число сосудов разное. В заднем конце тела экскреторный пузырь открывается коротким протоком.

Развитие не изучено.

Род Markevitschia Kulakowskaja, Achmerov, 1965

Кариофиллидных цестод от амурского сазана р. Амур – Cyprinus carpio haematopterus – О.П.Кулаковская и А.Х.Ахмеров выделили в самостоятельный вид, обосновав для последнего и новый род. По расположению желточников в кортикальной паренхиме, по наличию постовариальной группы желточных фолликулов эти цестоды близки к представителям родов Lytocestoides Baylis, 1928, Atractolytocestus Anthony, 1958, Khawia Hsü, 1935, Lucknowia Gupta, 1961 семейства Lytocestidae, но отличаются от них формой головного конца, расположением желточников и семенников, числом семенников, формой и положением яичника и др. Кроме того, отдельные морфологические признаки цестод этого

12.Зак.184

рода сходны с таковыми некоторых представителей Capingentidae (в частности, с Breviscolex orientalis - паразитом пестрого коня и пескаря р. Амур и Capingentoides batrachii - паразитом сомовых рыб Индии).

Диагноз рода: (по: Кулаковская, Ахмеров, 1965, с. 269) Lytocestidae. Сколекс не специализирован, уже остального тела. Отверстия сумки цирруса и утеро-вагинального канала открываются самостоятельно и расположены в последней трети длины тела. Яичник полностью в медуллярной паренхиме. Петли матки не заходят вперед сумки цирруса. Семяприемник отсутствует. Желточники в кортикальной паренхиме, не прерываясь, тянутся к заднему концу тела, где образуют большую постовариальную группу, занимающую медуллярную часть паренхимы.

Изучение большого числа цестод этого рода от амурского сазана из бассейна Амура позволило дополнить диагноз рода.

Диагноз рода. Lytocestidae . Цестоды небольших размеров. Головной конец с ровным передним краем. Форма его различна в зависимости от степени сокращения цестод; он может иметь стрелообразный вид или овальную, шарообразную, конусообразную форму, или он удлиненный с небольшим расширением на вершине. Чаще всего головной конец расширен примерно в середине своей длины, а затем сужается. Область шейки четко выражена. Семенники медуллярные, располагаются одинарным слоем и начинаются на одном уровне с желточниками или несколько позади них и доходят до уровня передних долей крыльев яичника. Бурса цирруса с хорошо развитой мускулатурой, овальная. Наружный и внутренний семенные пузырьки отсутствуют. Отверстие цирруса впереди утеро-вагинального отверстия в половом атриуме. Желточники кортикальные, сплошным кольцевым слоем тянутся по всей длине тела, отступают в боковые поля в области яичника и соединяются с многочисленной группой постовариальных фолликулов, расположенных в медуллярной и кортикальной паренхиме. Иногда может быть незначительное свободное от желточников пространство между задними долями крыльев яичника и постовариальной группой фолликулов. Яичник Н-образный, с не широким истмусом. Петли матки более многочисленные позади яичника не заходят вперед за бурсу цирруса. Паразиты кишечника амурского сазана.

Типовой и единственный вид: M. sagittata Kulakowskaja, Achmerov, 1965.

Markevitschia sagittata Kulakowskaja, Achmerov, 1965

Рис. 27-29

Дефинитивный хозяин: амурский сазан (Cyprinus\ carpio haematopterus).

Локализация: кишечник.

Промежуточные хозяева: Limnodrilus udekemianus, L. hoffmeisteri.

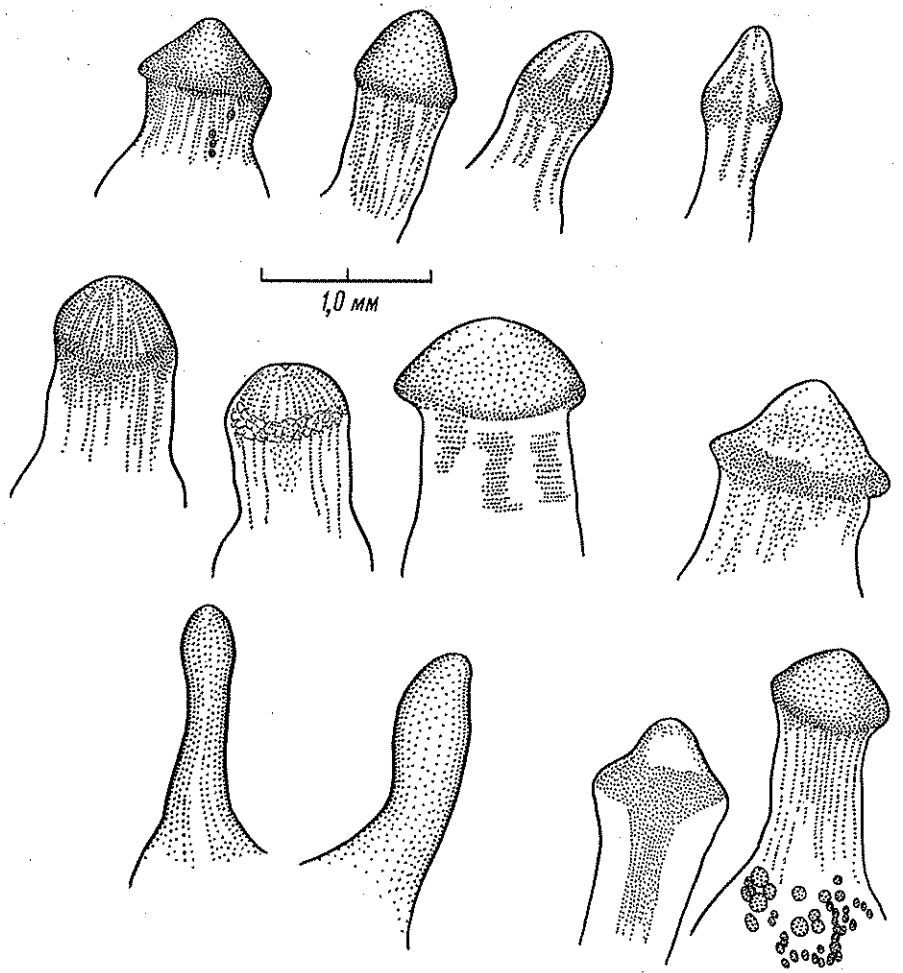
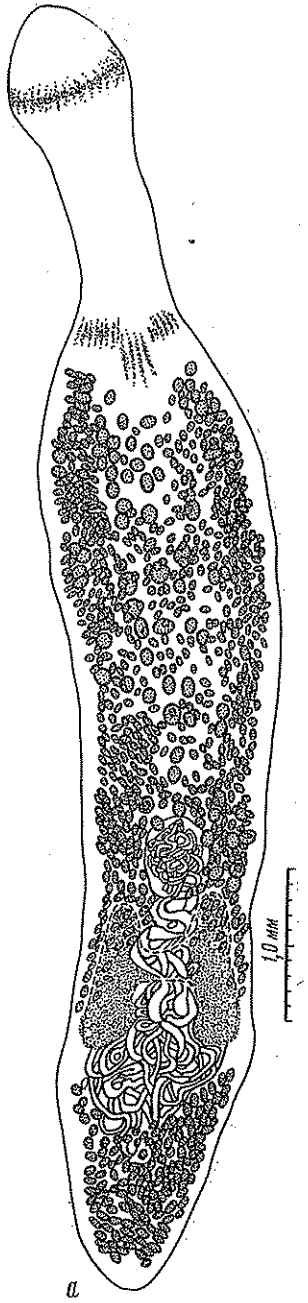


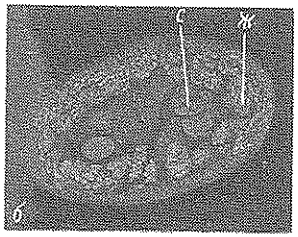
Рис. 27. Markevitschia sagittata Kulakowskaja et Achmerov, 1965: формы сколекса. Оригинал

Локализация: полость тела.

Распространение: СССР (русло р. Амур, Елабуга и водоемы бас. р. Амур - озера Чля, Удыль, Орель и др.).

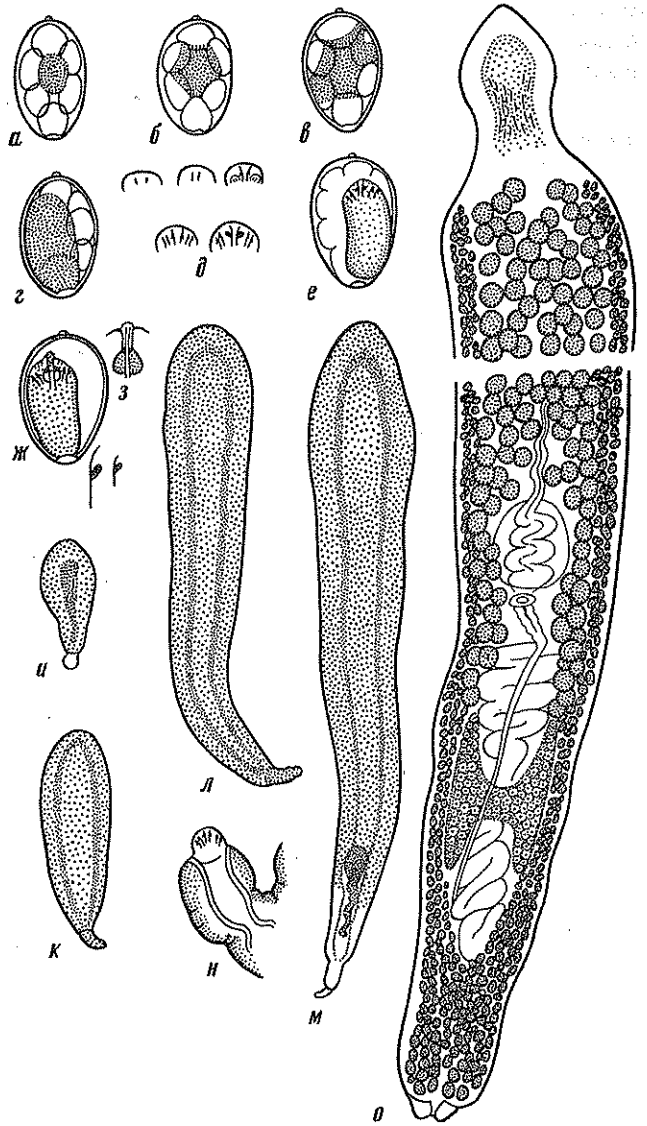
Морфология (по: Кулаковская, Ахмеров, 1965, с.265-267; Демшин, Дворядкин, 1981, с. 113-115). Длина тела 3,0-13,5 мм, ширина - 1,00-1,58 мм. Тело уплощено дорсовентрально, с зауженной шеей и задним концом. Головной конец ромбовидный или стреловидный или конусообразно сужен к вершине и расширен в средней части. Передний край гладкий, без фестонов, иногда имеется терминальное впячивание. От расширеной части головного конца ширина резко уменьшается,





Р и с. 28. Markevitschia sagittata Kulakowskaja et Achmerov, 1965

а – общий вид паразита; б – поперечный срез тела на уровне семяпровода (обозначения те же, что и на рис. 2). Оригинал



Р и с. 29. Развитие Markevitschia sagittata Kulakovskaja et Achmerov, 1965

а – свежевыделенное яйцо; б – яйцо через 4 дня пребывания в воде; в – то же через 8 дней; г – то же на I2-й день; д – развитие эмбриональных крючьев; е – то же на I5–I6-е сутки со сформированной онкосферой; ж – то же на 32–35-й день, с инвазионной онкосферой; з – расположение пенетральных желез; и – процеркоид на I5–I7-й день в промежуточном хозяине; к – то же через 22–24 дня; л – то же на 38–40-й день; м – то же через 58–60 дней; н – хвостовой участок процеркоида; о – зрелая цестода (по: Демшин, Дворядкин, I98I)

он переходит в шейку, ширина которой постепенно увеличивается по направлению к телу цестоды. Длина головы с шейкой составляет I/4 часть всей длины паразита. Толщина тегумента и субтегумента 0,022-0,033 мм, кортикального слоя паренхимы - 0,067-0,II2 мм. Мускулатура тела хорошо развитая. Пучки внутренних продольных мышц четко выделяются на поперечных срезах и размещены на границе медуллярной и кортикальной паренхим.

Семенники и желточники начинаются на одном уровне непосредственно за шейкой в месте перехода ее в тело. Семенники расположены в медуллярной паренхиме; число их 80-226. Они округлой (0,08-0,I0 мм в диаметре) или овальной формы (0,09-0,I2x0,200-0,224 мм), плотно соприкасаются друг с другом и сплошным центральным полем тянутся до передних долей яичника. Тонкостенные семявыносящие канальцы, сливаясь между собой, впадают в общий семяпровод, довольно короткий и лежащий впереди сумки цирруса. Семяизвергательный канал без наружного и внутреннего семенных пузырьков (? Авторы. Очевидно, имеется в виду вне - внутрибурсуальная часть семяпровода.) Бурса цирруса мускулистая, крупная, округлая (0,30-0,40 мм в диаметре - по: Кулаковская, Ахмеров, I965) или овальная, несколько удлиненная при эвагинированном циррусе (0,780-0,425 мм - по: Демшин, Дворядкин, I98I). Отверстие цирруса впереди утеро-вагинального отверстия и отстоит от него на 0,II2-0,I60 мм. Желточники овальные или поперечновытянутые, лежат в кортикальной паренхиме плотным слоем, тянутся от переднего конца тела, не прерываясь в области матки и яичника, и соединяются с постовариальной группой желточных фолликулов. Последние занимают 0,42-0,70 мм длины заднего конца тела, располагаясь по всей толщине в медуллярной и кортикальной паренхиме. Размеры желточников 0,08x0,06 мм. Яичник Н-образный, плотный, фолликулярный, состоит из двух прямых расширенных лопастей, соединенных узким истмусом. Передняя часть лопастей яичника длиннее задней. Длина их 0,45-0,55 мм (по: Кулаковская, Ахмеров, I965), они 0,95-I,I2 мм длины и 0,23-0,39 мм ширины (по: Демшин, Дворядкин, I98I). Истмус яичника 0,28-0,48 мм длиной и 0,I34-0,I80 мм шириной. Матка сильноизвитая, или число петель ограниченное. Окружена сильно окрашивающимися маточными железами. Петли матки не заходят вперед за сумку цирруса. Вагина начинается на уровне задних петель матки, поворачивает дорсально; проходя истмус яичника вблизи полового атриума, поворачивает вентрально, расширяется и соединяется с маткой, образуя общий утеро-вагинальный канал. Размеры яиц 0,042-0,053x0,03I-0,037 мм. Терминальный экскреторный пузырь длиной 0,05-0,II мм и шириной 0,028-0,0336 мм.

М о р ф о л о г и я (собственные данные; 35 экз. зрелых, более 50 экз. половозрелых цестод из кишечника амурского сазана, вскрытого в I958-I959 гг. из р. Елабуга, озер Орель, Удыль, Чля - бас.

Амура; поперечные срезы цестод. Все мерные признаки указываются для зрелых цестод). Длина тела 3,375-8,500 (5,073) мм, ширина в области полового атриума 0,80-I,37 (I,066) мм. Головной конец стреловидный или конусообразный, или удленно-овальный в зависимости от степени его расслабления. Передний край его гладкий, на вершине иногда имеется небольшое терминальное углубление. Наибольшая ширина головного конца приблизительно в середине его длины, затем она уменьшается и сколекс переходит в шейку. Ширина последней практически не изменяется до места перехода в собственное тело цестоды. Отсюда ширина тела резко увеличивается, образуя своего рода плечи. Ширина головного конца в наиболее широкой средней части его 0,325-I,00 (0,643) мм. Длина головного конца вместе с шейкой до перехода в собственное тело цестоды 0,70-2,00 (I,08) мм. Мускулатура сколекса и тела развита хорошо.

Семенников 75-200, располагаются они сплошным полем в медуллярной паренхиме, начинаясь на 0,875-2,375 (I,286) мм от переднего конца тела (чуть позади желточников), и оканчиваются на 0,670-2,I25 (I,I44) мм от заднего конца тела, т.е. доходят до уровня передних долей крыльев яичника. Длина участка тела, занимаемая полем семенников, I,345-5,I95 (2,642) мм. Внебурсальная часть петель семяпровода очень короткая и не всегда отчетливо заметна на тотальных препаратах. Внутри бурсы цирруса семяпровод образует большое число петель. Бурса цирруса округлая или овальная, с мускулистыми стенками. Размеры ее 0,320-0,650 (0,433)x0,300-0,590 (0,380) мм. Длина выдвинутого цирруса 0,40 мм, ширина - 0,22 мм. Ни наружного, ни внутреннего семенных пузырьков нет. Половой атриум лежит на 0,600-2,675 (I,409) мм от заднего конца тела; отверстие цирруса в нем впереди отверстия утеро-вагинального протока.

Многочисленные желточники располагаются сплошным полем в кортикальной паренхиме; они начинаются на 0,825-2,225 (I,233) мм от переднего конца тела и тянутся назад, отступая в боковые поля в области расположения половых органов, налегая на яичник, и, непрерываясь, соединяются с группой постовариальных желточных фолликулов. Иногда может быть небольшое пространство между задними долями крыльев яичника и постовариальной группой, свободное от фолликулов. Постовариальная группа желточников очень многочисленная, занимает всю толщину кортикальной и медуллярной паренхимы. Яичник Н-образный, с прямыми крыльями и узким истмусом. Длина правого крыла яичника 0,28-0,80 (0,47) мм, длина его передней доли до нижнего края истмуса 0,I8-0,55 (0,32) мм, задней - 0,05-0,40 (0,I6) мм. Длина левого крыла яичника 0,I5-0,90 (0,46) мм, длина его передней доли до нижнего края истмуса яичника 0,07-0,65 (0,32) мм, задней-0,04-0,27 (0,I4) мм. Ширина правого крыла яичника в области истмуса 0,I7-0,35 (0,23) мм, левого - 0,I5-0,33 (0,22) мм. Расстояние между передними долями крыльев яич-

ника 0,06–0,72 (0,38) мм, между задними – 0,I5–0,58 (0,30) мм. Вагина сравнительно слабоизвитая, проходит яичник в области его истмуса с дорсальной стороны. Семяприемника нет. Матка сильноизвитая; петли ее более многочисленные позади истмуса яичника и занимают значительное поле между задними долями крыльев яичника и постовариальной группой желточников, иногда располагаясь между ними. Вблизи истмуса яичника петли матки расширяются, стенки их имеют сравнительно небольшое количество маточных желез. Истмус яичника петли матки пересекают с дорсальной стороны несколько вентральнее, чем вагина, и образуют небольшое число петель между его передним краем и бурсой цирруса. Отверстия вагины и матки в общем утеро-вагинальном протоке открываются почти на одном уровне. Длина участка тела, занимаемая петлями матки, 0,43–I,63 (0,88) мм. Размеры яиц в дистальных петлях матки 0,040–0,058(0,048)х0,022–0,030 (0,028) мм.

Р а з в и т е (по: Демшин, Дворядкин, I98I). Цестоды выделяют в воду яйца размерами 0,050–0,053х0,034–0,036 мм, с крышечкой на одном и штифтиком на противоположном полюсах. Они содержат зародышевую клетку 0,0I4 мм в диаметре, которая окружена шестью более светлыми желточными клетками. При комнатной температуре (I8–26°) в воде через 4 дня развития эмбрион в яйце увеличивается до 0,0I6х 0,020 мм, на 8-е сутки его длина 0,032 мм, ширина – 0,025 мм. На I2-й день у онкосферы появляются лопасти медианной пары эмбриональных крючьев в виде двух светопреломляющих палочек длиной 0,002–0,003 мм, спустя 8–I2 ч они увеличиваются до 0,005–0,006 мм и по обеим сторонам от них появляются лопасти латеральных пар крючьев длиной 0,002–0,003 мм. Крючья развиваются в онкобластах. На I5–I6-й день развития онкосферы в яйцах морфологически сформированы, с полностью развитыми медианными и латеральными парами эмбриональных крючьев. Длина таких онкосфер 0,039–0,042 мм, ширина – 0,0I7–0,020мм, длина медианных крючьев 0,0II мм, латеральных – 0,008 мм. Через 22–24 дня развития у медианной пары крючьев видны железы проникновения в виде каплевидных клеток, расширенных у терминальных концов плюсны и суженных к воротничку. Наибольшей четкости эти образования достигают через 32–35 дней после выделения яиц в воду, т.е. когда онкосфера становится инвазионной. В это время виден и проток желез проникновения, который тянется от резервуара к острию лопасти с латеральной стороны.

Яйцами, содержащими инвазионную онкосферу, экспериментально заражали олигохет Limnodrilus udekemianus и L. hoffmeisteri . В их кишечнике онкосфера покидает яйцевую оболочку и на уровне хвостовых сегментов проникает в полость тела, где вместе с целомической жидкостью пассивно перемещается. По мере роста и развития личинки передвигаются к переднему концу олигохет. Молодые личинки мигрируют через отверстия диссепиментов, созревающие и зрелые личинки, вероятно, разрушают межсегментные перегородки. Инвазионные процеркоиды располагаются в нескольких сегментах олигохет. Тело личинок расширено к переднему концу и сужено к заднему; хвостовой отросток появляется рано. На I5–I7-й день развития личинки, фиксированные в спирте, имеют длину 0,224 мм, ширину – 0,078 мм, шарообразный хвостовой отросток диаметром 0,028 мм. Через 22–24 дня развития процеркоид достигает длины 0,560 мм, ширина его 0,224 мм; длина хвостового отростка 0,I0 мм, ширина – 0,056 мм с небольшим церкомером , в котором видны эмбриональные крючья. Через 38–40 дней развития в олигохетах длина процеркоида I,33–I,40 мм, ширина – 0,33–0,34 мм. Передний конец расширен и плавно закруглен. Видны экскреторные каналы и тегументальный слой. Длина церкомера 0,064 мм, ширина – 0,033 мм. На его терминальном конце видны эмбриональные крючья, длина которых такая же, как и у инвазионных онкосфер (0,008 и 0,0II мм соответственно). Хорошо видны основные экскреторные сосуды, берущие начало в головном конце тела и идущие в церкомер. На 58–60-й день развития процеркоиды становятся инвазионными. Головной конец личинок гладкий, без фестонов, конусообразно сужен и закруглен на вершине. Тело максимально расширено на границе головного конца и туловища, откуда плавно сужается к хвостовому концу. Длина фиксированных процеркоидов I,63–I,90 мм, максимальная ширина – 0,29 мм, ширина в середине длины тела 0,23 мм, у хвостового конца – 0,078 мм. Длина церкомера 0,044 мм, ширина – 0,042 мм. От него отходит обособленный участок с эмбриональными крючьями, длина которого 0,028 мм, ширина – 0,022 мм, длина крючьев – 0,008 и 0,0II мм. Тегумент хорошо развит, кортикальный слой паренхимы плотнее медуллярного слоя и интенсивнее окрашивается. Половой зачаток 0,44 мм длина и 0,09 мм ширины, в виде скопления интенсивно окрашивающихся группы клеток. Экскреторные сосуды, начинаясь в паренхиме переднего конца, тянутся к заднему концу и открываются в конце церкомера.

Семейство Capingentidae Wardle and McLeod, 1952
(=Pseudolytocestinae Hunter, I929; Capingentinae Hunter, I930)

В I927 г. Хантер (Hunter) обосновал подсемейство Lytocestinae для родов Lytocestus Cohn, I908, Monobothrioides Fuhrmann and Baer, I925 и нового рода Capingens. Основной отличительной характеристикой представителей этого подсемейства является, как указывает Хантер в диагнозе, наличие внутренней продольной мускулатуры снаружи от желточников, которые кольцеобразно располагаются около мышц в кортикальной паренхиме. В описании Capingens singularis автор отмечает, что "желточники имеют свое происхождение в медуллярной паренхиме, но тянутся через внутреннюю продольную мускулатуру в кортикальную паренхиму". Спустя два года Хантер (Hunter, I929) основывает два новых монотиповых рода – Pseudolytocestus и Spartoides, для которых харак-

терно такое же расположение желточников, как и у Capingens. На этом основании автор основывает новое подсемейство Pseudolytocestinae, в которое, кроме двух названных выше родов, переводит и ранее основанный род Capingens. В 1930 г. Хантер заменяет название подсемейства Pseudolytocestinae на Capingentinae. Фотедар (Fotedar, 1958) обосновывает еще один монотиповой род - Adenoscolex с видом A. oreini - и помещает его в подсемейство Capingentinae. Уордль, Маклеод (Wardle, McLeod, 1952), возведя семейство Caryophyllaeidae в ранг одноименного отряда, числят в нем семейство Capingentidae (= Capingentinae Hunter, 1930). Ямагути (Yamaguti, 1959) в своей монографической сводке оставляет его в ранге подсемейства Capingentinae Hunter, 1930 (= Pseudolytostinae Hunter , 1929) в отряде Caryophyllaeidea. Уордль и Маклеод приводят следующий диагноз семейства: "Напоминают в основном представителей Lytocestidae. Желточники, однако, кортикальные только в 1/3-1/2 их длины, остальная часть их лежит в медулле". Они числят в семействе, кроме типового рода Capingens , еще два рода: Pseudolytocestus Hunter, 1927 и Spartoides Hunter, 1927. Ямагути в составе подсемейства Capingentinae числит также три эти рода. В последующие годы в составе семейства описано еще несколько монотиповых родов от рыб Северной Америки, Индии и СССР.

Диагноз семейства: Caryophyllaeidea. Тело уплощено дорсовентрально, с недифференцированным передним концом или головной конец имеет различную форму - от овальной или округлой до конусообразной или треугольной, без прикрепительных органов или с тремя парами слабо выраженных прикрепительных ямок или двумя ботриями. Передний край головы гладкий. Семенники медуллярные, начинаются на одном уровне с желточниками, или они чуть впереди или позади них. Наружный семенной пузырек имеется или отсутствует. Бурса цирруса располагается впереди петель матки или позади них. Яичник H-образный, U-образный, Y-образный, бабочковидный или в виде поперечновытянутой ленты. Он лежит в медуллярной паренхиме, иногда его крылья могут достигать кортикального слоя паренхимы. Желточные фолликулы располагаются в наружной части медуллярного слоя паренхимы, далее проходят по слою внутренней продольной мускулатуры и оканчиваются в кортикальной паренхиме. Они занимают боковые и медианное поле тела и тянутся до уровня крыльев яичника, или они непрерываются в области расположения яичника и соединяются с постовариальной группой желточников. Постовариальная группа желточников имеется или отсутствует. Семяприемник имеется или отсутствует. Петли матки заходят или не заходят вперед за бурсу цирруса. Циррус и утеро-вагинальный проток открываются самостоятельными отверстиями. Биология не изучена. Паразиты рыб семейств Catostomidae, Cyprinidae, Clariidae.

Типовой род: Capingens Hunter, 1927. Кроме типового, в составе семейства числятся семь родов. У рыб фауны СССР паразитируют представители одного рода - Breviscolex Kulakowskaja, 1962.

Род Breviscolex Kulakowskaja, 1962

Цестод из кишечника пестрого коня и пескаря Черского бассейна р. Амур О.Н.Кулаковская (1962 б) выделила в самостоятельный род со следующим диагнозом: "Сколекс узкий, гладкий, тупоусеченный. Желточники, непрерываясь в области яичника, простираются назад и образуют массивную постовариальную группу фолликулов. Яичник короткий, имеет форму мотылька. Петли матки не заходят вперед сумки цирруса. Семяприемник имеется".

М.Н.Дубинина (1962) несколько расширяет диагноз этого рода: "Головной конец короткий, простой, с гладким передним краем. Передняя граница расположения семенников, находящихся в центральной паренхиме, проходит сразу за головным концом. Желточники густым слоем окружают семенники. На уровне полового комплекса они непрерывными лентами проходят по бокам тела и позади яичника соединяются, образуя большую постовариальную группу, заполняющую задний конец тела. Сумка цирруса небольшая. Яичник двухлопастной, бантовидный. Семяприемник имеется. Петли матки не заходят вперед сумки цирруса".

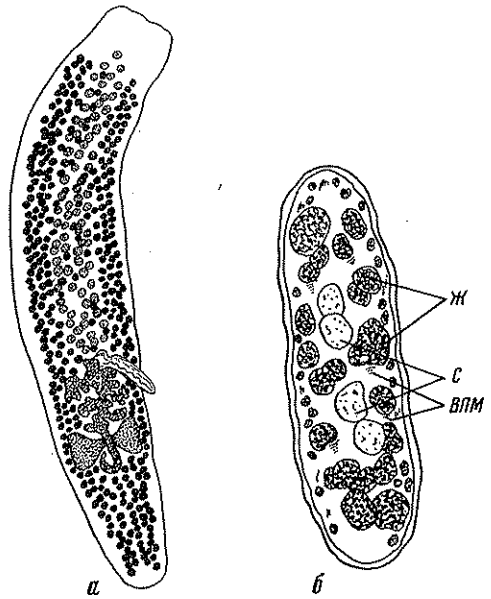
На основании приведенных выше диагнозов рода, а также первоописания типового вида рода и его рисунков мы приводим следующий диагноз рода: Capingentidae. Цестоды небольших размеров. Головной конец недифференцированный, короткий с гладким передни краем, напоминает таковой Caryophyllaeides fennica. Шейка отсутствует. Мускулатура тела слаборазвитая; внутренняя продольная мускулатура состоит из пучков мышечных волокон. Семенники медуллярные, располагаются одинарным сплошным слоем в серединной части тела, начинаясь несколько впереди уровня желточников и доходя до бурсы цирруса. Бурса цирруса небольшая, со слабомускулистыми стенками. Наружный семенной пузырек отсутствует. Желточники начинаются несколько сзади семенников, располагаются в медуллярной паренхиме вплотную к семенникам, интрамускулярно и в кортикальной паренхиме; они сплошным кольцевым слоем тянутся к концу тела, не прерываются в области яичника и соединяются с многочисленной постовариальной группой желточников, занимающих медуллярную и кортикальную паренхиму. Яичник бантовидный, с широкими короткими крыльями и узким истмусом. Семяприемник небольшой. Петли матки не заходят вперед за бурсу цирруса и более многочисленные впереди яичника. Паразиты кишечника карповых рыб (пестрого коня и пескаря Черского) бассейна р. Амура.

Типовой и единственный вид: B. orientalis Kulakowskaja, 1962.

Breviscolex orientalis Kulakowskaja, 1962

Рис. 30

Дефинитивные хозяева: пестрый конь (Hemibarbus maculatus), пескарь Черского (Chilogobio czerskii).



Р и с. 30. Breviscolex orientalis Kulakowskaja, I962

а – общий вид зрелой цестоды; б – поперечный срез тела (обозначения те же, что и на рис. 2) (по: Кулаковская, I962)

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Р а с п р о с т р а н е н и е: бас. р. Амура (оз. Болонь, р. Зея).

М о р ф о л о г и я (по: Кулаковская, I962 б, с. I00I–I004). Длина тела цестод 7,0–8,0 мм, ширина – I,33–I,40 мм. Оно суживается к переднему и заднему концам, дорсовентрально уплощено, овальное на поперечном срезе. Головной конец не отделен от остальной части тела; передний конец его гладкий, тупоусеченный. Длина головки 0,7–0,9 мм, ширина – I,I мм. Шейка отсутствует. Наибольшая ширина тела в области яичника. Экскреторные сосуды проходят в кортикальной паренхиме. Мускулатура тела очень слаборазвитая. Наружные продольные мышцы расположены вблизи субтегументального слоя; внутренние продольные мышцы находятся на границе кортикальной и медуллярной паренхимы и состоят из очень узких пучков мышечных волокон. Половые органы лежат в задней 3/4 длины тела. Семенники начинаются очень близко от переднего края тела, на 0,65–0,80 мм, чуть выше передней границы расположения желточников. Размеры семенников 0,I2x0,I4 мм, они располагаются в медуллярной паренхиме и достигают уровня расположения бурсы цирруса. Семяпровод очень короткий, слабоизвитой. Наружный семенной пузырек отсутствует. Бурса цирруса небольшая, 0,28–0,33 мм. со слабомускулистыми стенками. Желточники начинаются на 0,95–I,00 мм от переднего края тела; в передней части тела до яичника они лежат в кортикальной и частично медуллярной части паренхимы, плотным слоем покрывают семенники, тесно прилегая к ним. В области яичника желточники не прерываются и двумя латеральными лентами тянутся назад, соединяясь с постовариальной группой фолликулов. Размер желточников 0,I4–0,I7 мм. Постовариальная группа желточников очень многочисленная, занимает I,48 мм заднего конца тела, заполняя медуллярную и кортикальную паренхиму. Яичник бабочковидный или бантовидный, с широкими и короткими крыльями, длина которых 0,68–0,76 мм, и узким коротким истмусом. Вагина образует небольшой семяприемник, 0,078x0,050 мм, расположенный на уровне истмуса яичника. Матка занимает небольшое пространство; основная масса петель ее лежит впереди от яичника. Петли матки доходят до уровня бурсы цирруса, но не заходят за нее антериально. Яиц в матке немного, их размеры 0,060–0,064x0,04I–0,045 мм.

Развитие не изучено.

БОЛЕЗНИ РЫБ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ КАРИОФИЛЛИДАМИ

Кариофиллиды – паразиты водных беспозвоночных и рыб. Из гвоздичниковых фауны СССР, только три вида известны как возбудители болезней рыб. Это Khawia sinensis, Caryophyllaeus fimbriceps и C. laticeps.

Морфология, распространение и жизненные циклы этих цестод подробно описаны в предыдущих главах. В настоящем разделе работы освещаются данные только по эпизоотологии, этиологии, патогенезу и диагностике заболеваний, вызываемых кариофиллидами у рыб и некоторых беспозвоночных, и мерами борьбы с ними.

КАВИОЗ

Регистрируется во всех зонах карповодства страны, известен также и в рыбоводных хозяйствах Польши (Adamszyk, 1981; Jara, Szerow, 1981; Niemczuk, 1984; и др.), Болгарии (Какачева-Аврамова и др., 1980; Какачева-Аврамова, Менкова, 1982), Венгрии (Molnar, Buza, 1975), ГДР (Weirowski, 1979). Широкое распространение кавиоз имеет в странах Юго-Восточной Азии, отмечен в рыбхозах Приморского края СССР (Дворядкин и др., 1984). Появление возбудителя кавиоза в европейской части СССР связано с акклиматизацией сазана, в меньшей степени белого и черного амуров из бассейна Амура. Бесконтрольные перевозки этих рыб способствовали быстрому распространению кавий в хозяйствах. В естественных водоемах Kh.sinensis у рыб встречается редко. В природные биоценозы эта цестода попадает при зарыблении водоемов карпом из неблагополучных по кавиозу прудовых хозяйств. Например, Kh.sinensis была обнаружена в оз. Балтис (ЛитССР) у карпов, завезенных в него из Игналинского рыбхоза, в прудах которого молодь этой рыбы была заражена на 23-60% (Протасова, 1982).

Эпизоотология. Кавиозом поражаются сеголетки, годовики, двухлетки и более старшие возрастные группы сазана, сазано-карповых гибридов, а также белого и черного амуров.

Заражение происходит при поедании рыбами инвазированных личинками кавий олигохет. В кишечнике рыб личинки превращаются во

взрослых червей, причем сроки созревания до половой зрелости в зависимости от температуры воды и календарных сроков заражения достигают 15-20, 30-40 дней или 5-6 мес.

Экстенсивность и интенсивность инвазии кавиями рыб колеблется в значительных пределах по отдельным хозяйствам и в прудах одного хозяйства. В прудах одной рыбоводной фермы ГДР экстенсивность инвазии сеголетков карпа колебалась от 50 до 100%, а интенсивность – от 50 до 300 экз. (Weirowski, 1979). По данным Яра, Щерова (Jara, Szerov, 1981), экстенсивность заражения двухлеток карпа достигала 73,3%, а у трехлеток – 50% при интенсивности инвазии 1-101 экз. Патогенное воздействие на организм рыб прямо связано с числом особей возбудителя и возростом хозяина. Менее десяти особей кавий вызывают у сеголеток слабое клиническое проявление болезни. Гибель 2-3-леток карпа наступает при интенсивности 60 экз. и более кавий (Сапожников, 1970). Сведения об отходе сеголеток и более старших групп рыб от кавиоза приводит также Вирровски (Weirowski, 1979). Эпизоотии кавиоза наблюдаются, как правило, в июне-августе в зависимости от географического положения хозяйства.

Заражение молоди карпа происходит в возрасте 20-40 дней, когда она начинает питаться бентосом (май-июнь). Мальки карпа с интенсивным темпом роста раньше и сильнее заражаются кавиями, поскольку активнее питаются олигохетами – промежуточными хозяевами возбудителя (Кацустина, 1975). Уже в июне-июле можно встретить сеголеток с клиническими признаками кавиоза. Рыбы старших возростных групп болеют редко и, как правило, являются паразитоносителями.

Эпизоотическая ситуация по кавиозу зависит от сезона года. Пик зараженности и интенсивности клинических проявлений болезни у сеголеток приходится на май-июнь, но может возникать и в более поздние сроки (Пирус, Маковецкая, 1979). К осени пораженность рыб снижается за счет гибели части особей. Поступление неполовозрелых рыб новой генерации приводит к увеличению показателей зараженности без симптомов заболевания. Кавии новой генерации сохраняют жизнеспособность в рыбах на протяжении зимы, весной эти особи становятся половозрелыми и откладывают яйца.

На течение кавиоза влияют грунты и водный режим прудов, от которых во многом зависит структура и численность популяций тубифицид. Как уже указывалось, Tubifex tubifex, Limnodrilus hoffmeisteri, L.udekemianus, Iliodrilus hammoniensis зарегистрированы в качестве промежуточных хозяев Kh. sinensis. В прудах с большими площадями илистых грунтов и слабой проточностью (выростные, нагульные пруды) численность олигохет достигает высоких значений. На песчаных, каменистых, глинистых грунтах и течении популяции олигохет в прудах сильно разрежены. Как показала Т.Л.Ильюшина (1987), в прудах Новолукомльского рыбхоза (БССР) основным местом обитания тубифицид были "черные илы", где

численность олигохет составляла в среднем 977 экз./м^2, а в отдельных пробах доходила до 2000 экз./м^2. Участки "черных илов" располагались в основном в местах кормления, в русле и по откосам водоспускных и рыбосборных каналов. На глинистых и песчаных грунтах, занимающих в прудах указанного хозяйства 3/4–4/5 площадей их ложа, численность тубифицид составляла всего 2–7 экз, а во многих местах последние совсем отсутствовали.

Олигохеты неодинаково восприимчивы к заражению кавиями, причем в прудах роль первого промежуточного хозяина при совместном обитании нескольких видов тубифицид выполняет какой-нибудь один массовый вид (Купчинская, 1972б). Это подтверждено и исследованиями Т.Л.Илюшиной 1987). В условиях Новолукомльского хозяйства кавиями заражался только T. tubifex, другой массовый вид, L. hoffmeisteri, был свободен от инвазии.

Динамика зараженности олигохет в прудах разного биотехнического назначения неодинаковая. В выростных прудах у олигохет выражен только один пик инвазии, приходящийся на конец июля–начало августа. В это время сеголетки карпа не выедают олигохет, предпочитая искусственный корм. Вследствие массового развития и концентрации тубифицид на илистых участках ложа, где скапливаются и яйца кавий, происходит интенсивное заражение этих беспозвоночных личинками возбудителя. С конца августа до начала октября уменьшается численность зараженных олигохет вследствие выедания части их сеголетками, гибели в результате гиперинвазии личинками, отсутствия поступления в них личинок новой генерации.

В нагульных прудах отмечаются два пика инвазии олигохет. Первый из них по времени совпадает с таковым в выростных прудах, второй – приходится на конец сентября и вызван попаданием в уже зараженных тубифицид новой генерации личинок. В середине октября число зараженных процеркоидами кавий олигохет снижается за счет массовой их гибели в результате гиперинвазии (Илюшина, 1987).

Диагноз и симптомы. Обнаружение возбудителя в пищеварительном тракте рыбы при посмертном ее обследовании – основной прием постановки диагноза на кавиоз. При этом надо обязательно учитывать возраст обследованной рыбы, количественные показатели зараженности и характер клинического проявления заболевания. Как уже отмечалось, единичные паразиты не оказывают патогенного воздействия как в целом на организм рыб, так и на органы и ткани пищеварительного тракта. Специфичных симптомов при кавиозе не наблюдается, что не позволяет однозначно диагностировать эту болезнь у живой рыбы. Известно, что зараженные кавиями рыбы медленно плавают, не совершают больших перемещений. При значительном заражении у больших рыб брюшная часть тела вздута, иногда появляется анемия жабер, внутренних органов, потускнение наружных покровов. Однако эти симптомы характерны и при других инвазионных болезнях рыб.

Патогенез. Воздействие кавий на организм рыб сложное, оно затрагивает ряд жизненно важных органов и тканей, нарушая их физиологические функции. Тяжесть течения кавиоза у рыб разных возрастных групп зависит от интенсивности инвазии возбудителем. При сильном заражении кишечника (несколько десятков особей) кавии закупоривают его просвет, повреждают слизистую оболочку. Вследствие этого прекращается поступление пищи, тормозятся процессы ее переваривания и усвоения.

Средний отдел кишечника – наиболее благоприятное место обитания взрослых кавий, тогда как молодые особи возбудителя располагаются в его передней трети (Jara, Szerov, 1981). Выраженность гисто-патологических изменений стенки кишечника зависит от числа особей кавий. При числе возбудителя до 10 экз. фестоны сколекса как неполовозрелых, так и зрелых червей не проникают в глубь слизистого слоя стенки и не нарушают целостности эпителия и стромы слизистой. Инфильтрация стромы форменными элементами крови умеренная, иногда наблюдаются участки с незначительной миграцией последних в просвет кишечника. Половозрелые кавии в стенке кишечника вызывают разрушение цилиндрического эпителия ворсинок, значительный выход лейкоцитов в просвет кишечника (Капустина, 1975).

Число возбудителей, превышающее 10 экз. или достигающее нескольких десятков – 30–50 экз., вызывает более тяжелые поражения стенки кишечника, свойственные катаральному или катарально-геморрагическому энтеритам. Слизистая кишечника утолщается и покрыта экссудатом. Это связано, как показали Яра и Щеров (Jara, Szerow, 1981), с нарушением слизистого слоя в целом, а также многочисленных клеток эпителия кишечника. При этом образуются характерные повреждения слизистого слоя мукозной мембраны. Давление фестонов сколекса цестод на эпителий вызывает его повреждение вплоть до полной атрофии. Усиленное слизистое выделение эпителиальных клеток сопровождается появлением в слизистом слое мукозной мембраны больших характерных клеток, описанных в литературе под названием "Stäbchendrüsenzelleri". Функция этих клеток пока не установлена. Наблюдается определенное утолщение соединительнотканной структуры внутри мукозы, и прежде всего в субмукозе, что, по мнению названных авторов, указывает на нарушение соединительной ткани кишечника.

При кавиозе отмечаются существенные изменения липидного состава печени карпов, что оказывается на жизнеспособности рыб (Турьянова и др., 1983). В печени больных рыб происходит снижение общего количества липидов по сравнению с незараженными рыбами (с 32 до 10% массы ткани) в результате уменьшения концентрации триацилглицеринов. Их количество в печени незараженных рыб составляло 22,7 и у зараженных всего 4,6%. Количество фосфолипидов при этом уменьшалось с 9,8 до 8,1%. Резко увеличивалась относительная доля мезофосфатидилхолина (с 0,6 до 6,2%) при уменьшении фосфатидилхолина (с 56,5 до

13.Зак.184

51,5%). Количественные изменения фракций других фосфолипидов были не столь заметные. По данным тех же авторов, состав жирных кислот в печени зараженных и незараженных рыб был практически одинаковым. В то же время у зараженных рыб возрастает суммарное содержание насыщенных и падает количество ненасыщенных (в основном пента-и гексаеновых) жирных кислот.

Как полагают С.Д.Гурьянова и др. (1983), кавии обладают механизмом избирательной абсорбции незаменимых жирных кислот из тканей хозяина. Это предположение подтверждается превращением фосфатидилхолина в печени больных рыб в мезофосфатидилхолин. Поскольку полиненасыщенные жирные кислоты определяют устойчивость и нормальное функционирование структурных липидов клеточных мембран, изменения в соотношении индивидуальных фосфолипидов приводит к снижению устойчивости карпа в тяжелых условиях зимовки.

При кавиозе наблюдаются определенные сдвиги в составе крови карпа. Небольшое число возбудителей не вызывают заметных достоверных изменений в содержании гемоглобина, общего количества эритроцитов, лейкоцитов, моноцитов и лимфоцитов (Возный, Ивасик, 1974; Капустина, 1975). Различия проявляются, как установила Н.И.Капустина (1975), только в количественном и качественном составе гранулоцитов. У зараженных рыб в крови отсутствовали базофилы, у здоровых рыб они составляли 2,5% от общего числа лейкоцитов, но появлялись псевдобазофилы (1,89% от общего числа лейкоцитов), не обнаруживаемые у зараженных карпов. Заражение кавиями вызывает резкое (более чем вдвое) увеличение содержания в крови псевдоэозинофилов, что свойственно и теплокровным животным при гельминтозах.

Кавиоз, так же как и другие кариофиллезы рыб, сопровождается возникновением нейтрофилии. Содержание зрелых нейтрофилов в крови инвазированных рыб значительно превышало число незрелых форм этих гранулоцитов, и наоборот, последние доминировали у рыб, свободных от инвазии. Резко возрастало содержание палочковидных сегментоядерных нейтрофилов, что нехарактерно для здоровых рыб. Развитие нейтрофилии Н.И.Капустина (1975) связывает с защитной функцией гранулоцитов, нейтрализующих токсическое воздействие гельминтов.

Выраженный иммунный ответ на заражение кавиями у карпов не проявляется (Вихман, Капустина, 1975). По-видимому, при невысоких уровнях интенсивности инвазии ввиду отсутствия заметных нарушений целостности кишечника токсическое воздействие кавий на хозяина не столь велико и не вызывает отчетливой защитной реакции рыбы.

Заболевание сказывается на темпе роста рыб, их плодовитости, "оплате" кормов, товарных качествах карпов. Это приводит к снижению рентабельности хозяйств и необходимости проведения лечебно-профилактических мероприятий против кавиоза.

Профилактика и меры борьбы. Мероприятия по ликвидации очагов кавиоза карпов в прудах можно разделить на три группы. К первой из них следует отнести комплекс мер по оздоровлению среды обитания рыб: поддерживание нормального санитарного состояния прудов (своевременная мелиорация, летование, удаление растительности и пр.) и требуемого гидрологического режима. Вторая группа мероприятий требует строгого соблюдения биотехники разведения карпов (нормы посадки в пруды, раздельное выращивание карпов разного возраста своевременное залитие и зарыбление прудов, сроки и качество кормления и пр.). С помощью только этих мер можно в значительной степени уменьшить риск возникновения эпизоотии кавиоза в прудах. Так же как и специфические приемы (3-я группа), они направлены на разрыв биологического цикла возбудителя и препятствуют росту численности его популяций.

В условиях интенсификации рыбоводства возникновение кавиоза обусловливает необходимость проведения следующего комплекса лечебно-профилактических мероприятий.

1. Для избежания сохранения инвазионного начала (яиц, зараженных личинками олигохет) необходимо тщательное осушение ложа выростных прудов (на протяжении 1-2 лет). Рекомендуется и быстрое осушение прудов в течение 4-8 дней, при котором влажность грунта не должна превышать 13% на грубине 10-12 см. Но необходимо знать, что этот метод при неровном рельефе ложа пруда может оказаться малоэффективным, поскольку зараженные личинками кавий олигохеты при неблагоприятных условиях способны мигрировать в грунт на большую глубину (до 40 см), не теряя жизнеспособности.

2. Осушение прудов должно сопровождаться их очисткой от илов, особенно в местах кормления рыб и водосбросных каналах.

3. Дезинвазию прудов следует проводить негашенной известью из расчета 25 ц/га или хлорной известью - 5-6 ц/га. Яйца кавий погибают при обработке ложа 1%-ным раствором хлорной извести.

4. В нагульных прудах, спуск которых часто невозможен, для уменьшения численности олигохет рекомендуется вместе с карпом выращивать рыб бентофагов (карась, линь и др.) при постоянном паразитологическом контроле всех объектов выращивания во избежание вспышек других паразитов.

5. Следует не допускать завоз из других хозяйств мальков, сеголеток и карпов старших возрастов без их предварительного паразитологического обследования, а также сведений о видовом составе олигохет, их численности и распределении в прудах, в которые завозится партия рыб.

6. В отечественной практике для дегельминитизации карпов при кавиозе применяются циприноцистин, феносал, дивермин и камала. Для этой цели за рубежом используются зестокарп, савермин, глауберовую соль

(Niemczuk, I984). Препараты задаются с кормами в концентрации согласно разработанным прописям. По поводу сроков и кратности дегельминтизации существуют разные точки зрения. В одних случаях рекомендуют проводить дегельминтизацию сеголеток дважды: в период пика заражения (конец июля-август) и перед посадкой в зимовалы (сентябрь-октябрь). Двухлеток предлагается пролечивать в июне или июле в зависимости от уровня их зараженности кавиями. Если обработка оказывается слабоэффективной, ее повторяют. По другой схеме сеголеток рекомендуют дегельминтизировать осенью перед посадкой в зимовальные пруды, а годовиков - весной перед разгрузкой зимовальных прудов и посадкой рыбы на нагул. Лечению предшествует дача обычного корма, и после того как рыба начинает поедать его, вносят лечебный корм.

КАРИОФИЛЛЕЗ

В отечественных и зарубежных рубоводных хозяйствах данная болезнь у карпов почти не встречается. Ранее кариофиллез карпов был широко распространен в западных и южных районах СССР, Центральной Европе.

Проникшая при акклиматизации амурских рыб Kh.sinensis вытеснила возбудителя этого заболевания - Caryophylleus fimbriceps.

Сведения о морфологии и жизненном цикле данного вида кариофиллид приведены в систематической части работы.

Эпизоотология. Изучена не столь детально, как при кавиозе. Возбудитель встречается у сазана, карпа в прудовых хозяйствах, хотя известны случаи регистрации его в естественных водоемах. Иногда одновременно с C.fimbriceps в кишечнике карпов паразитирует другой вид кариофиллид - C.laticeps. Этот гвоздичник чаще встречается у леща, синца, густеры, белоглазки и других карповых рыб в естественных водоемах. Совместная инвазия указанными видами кариофиллид отягощает течение кариофиллеза.

Кариофиллезом болеют карпы разных возрастов, преимущественно сеголетки и годовики. Иногда при нехватке зоопланктона в прудах мальки карпа переходят на питание бентосом и заражаются кариофиллеусами.

Показатели зараженности рыб кариофиллеусами колеблются по разным хозяйствам и прудам разного биотехнического назначения. Заражение рыб, как и при кавиозе, происходит в результате поедания олигохет, инвазированных личинками возбудителей. Первыми промежуточными хозяевами для C.fimbriceps служат олигохеты Tubifex tubifex и Psammerictes albicola. Более широкий спектр первых промежуточных хозяев имеет C.laticeps - T.tubifex, T.barbatus, Limnodrilus claparedianus и др.

В кишечнике рыб личинки C.fimbriceps достигают половой зрелости через I,5-2 мес в зависимости от температуры воды. Развитие личинок в олигохетах занимает от 2,5 до 3 мес. При интенсивности инвазии сеголеток до I0 экз. отход их не отмечается, но при 20-40 экз. наступает их гибель. Смерть сеголеток при наличии в среднем 70 экз. на рыбу наблюдали А.А.Спасский, Н.М.Мариц (I969).

Заражение карпов кариофиллеусами может происходить практически на протяжении года и в прудах разного биотехнического назначения.

Мальки начинают инвазироваться возбудителем в мае-июне, и в зависимости от условий обитания вспышки эпизоотии кариофиллеза могут возникать в июне-июле или августе-сентябре. Годовики карпа в нагульных прудах заражаются кариофиллеусами уже в апреле-мае при подъеме температуры воды. Вспышки заболевания у рыб этого возраста наблюдаются в июле-августе. В начале осени показатели зараженности карпов разного возраста кариофиллеусами снижаются за счет естественной смертности червей, но уже в конце сентября инвазия начинает вновь нарастать. Возможно заражение карпов в зимовальных прудах при подъеме температуры воды до 4-5°.

Диагноз и симптомы. Возбудитель обнаруживается в кишечнике при вскрытии рыбы. Единичные экземпляры его в отсутствие клинических признаков болезни не дают оснований утверждать о возникновении эпизоотии кариофиллеза. Только наличие более 20 экз. паразитов у значительного процента обследованных рыб и обнаружение характерных симптомов повреждения кишечника позволяют судить об эпизоотии. Внешние клинические проявления при кариофиллезе во многом сходны с таковыми при кавиозе.

Патогенез. Изменения кишечника, вызываемые кариофиллеусами, характерны для дескамационного катарального энтерита. В деталях патогенетические процессы при этом заболевании не изучены, но, вероятно, они во многом схожи с таковыми при кавиозе. Кариофиллез оказывает глубокое воздействие на организм карпов. Имеются данные об уменьшении количества гемоглобина в крови, существенных сдвигах лейкоцитарной формулы. Так же как при кавиозе, карпы, зараженные C.fimbriceps, хуже растут и усваивают пищу.

Профилактика и меры борьбы. Такие же, как и при кавиозе.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова А.И. Паразиты рыб водоемов Западного Казахстана // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. Алма-Ата, 1956. Т. 5. С. 5-60.

Агапова А.И. К формированию современной фауны паразитов рыб Балхаш-Илийского бассейна // Там же. 1960. Т. 12. С. 183-191.

Агапова А.И. Паразиты рыб водоемов Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1966, 342 с.

Алигаджиев А.Д. Влияние длительного осушения водоема на паразитофауну его рыб // Паразитология. 1969. Т. 3, № 2. С. 144-148.

Алламуратов Б.А. Паразиты и болезни рыб Камашненского водохранилища // Гидробиология и ихтиология. Душанбе: Дониш, 1969. С. 259-268.

Алламуратов Б.А. Паразиты и болезни рыб бассейна реки Сурхандарьи. Ташкент: Фан, 1974. 204 с.

Аннекова-Хлопина Н.П. Два новых вида паразита рода Caryophyllaeus, найденных в кишечнике карповых рыб // Изв. Рос. Акад. наук. Сер. VI. 1919. Т. 13. № 1. С. 97-110.

Анцышкина Л.М. Паразитофауна рыб Запорожского водохранилища // Паразиты и паразитозы животных и человека. Киев: Наук. думка, 1975. С. 7-14.

Астахова Т.В. Паразиты и инвазионные болезни сазана (Cyprinus carpio) Нижней Волги // Тр. Касп. НИРХ. 1966. № 22. С. 74-80.

Астахова Т.В., Алигаджиев А.А., Степанова Г.А. Изучение болезней и паразитов рыб Каспийского моря // Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М.: Наука, 1972. С. 143-156.

Ахмеров А.Х. К изучению паразитофауны рыб озера Балхаш // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1941. Т. 74, вып. 18. С. 37-51.

Ахмеров А.Х. Паразиты толстолобика, амурского сазана и борьба с ними при акклиматизации рыб // Рыб. хоз-во. 1955. Т. 1. С. 38-41.

Ахмеров А.Х. Паразитофауна амурского сазана и ее эпизоотическое значение // Тр. ВНИИРХ. 1956. Т. 8. С. 206-218.

Ахмеров А.Х. Гельмитофауна рыб бассейна р. Амур в эколого-зоогеографическом освещении // Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. ВОГ, посвящ. 40-й годовщине Великой Октябрьской революции. М., 1957. Ч. 1. С. 13-17.

Ахмеров А.Х. Ленточные черви рыб реки Амур // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1960. Т. 10. С. 15-31.

Ахмеров А.Х. Значение гельминтологического фактора при акклиматизации некоторых амурских рыб в Латвийской ССР // Вопросы паразитологии в прибалтийских республиках. Рига, 1961. С. 175-183.

Ахмеров А.Х., Богданова Е.А. О паразитофауне молоди сазана, леща и воблы в пойменных рыбхозах дельты Волги // Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та. АН СССР. Л., 1954, вып. 4. С. 75-78.

Ахмеров А.Х., Богданова Е.А. Материалы по паразитофауне рыб водоемов зоны будущего водохранилища // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 146-159.

Ахмеров А.Х., Граппманэ Л.К. Паразитофауна карповых рыб в прудовых хозяйствах ЛатвССР // Тр. Латв. с.-х. акад. 1954. Вып. 3. С. 271-181.

Базитов А.А. Проблема происхождения цестод в свете данных эмбриологии // Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л.: ЗИН АН СССР, 1976а. С. 38-40.

Базитов А.А. Положение Caryophyllidea в системе плоских червей // Зоол. журн. 1976б. Т. 55, № 12. С. 1779-1787.

Базитов А.А. Сперматогенез у Caryophyllaeus fimbriceps и Khawia sinensis (Caryophyllaeidae) // Материалы науч. конф. Всесоюз. о-ва. гельминтологов. М., 1979. Вып. 31: Цестоды и цестодозы. С. 3-9.

Базитов А.А. Кариофиллиды, их происхождение и положение в типе плоских червей // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42. № 6. С. 920-927.

Базитов А.А., Поройкова Т.Н. К сравнительной характеристике паренхимы цестод // Паразитология. 1977. Т. 11, № 1. С. 9-17.

Барышева А.Ф., Бауер О.Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175-226.

Бауер О.Н. Паразиты рыб реки Енисея // Там же. 1948а. Т. 27. С. 97-156.

Бауер О.Н. Паразиты реки Лены // Там же. 1948б. Т. 27. С.157-174.

Бауер О.Н. Паразитарные заболевания рыб в прудовых, нерестовыростных хозяйствах и рыбопитомниках и меры борьбы с ними // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 267-300.

Бауер О.Н. Экология паразитов пресноводных рыб // Изв. Моск. н.-и ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1959. № 49. С. 5-206.

Бауер О.Н., Формирование паразитофауны и заболевания рыб в водохранилищах // Изв. Гос. н.-и. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1961. Т. 50. С. 445-451.

Бауер О.Н. Распространение заболеваний и паразитов рыб при акклиматизационных мероприятиях // Там же. 1975. Т. 103. С. 71-78.

Бауер О.Н. Состояние изученности паразитофауны пресноводных рыб СССР // Паразитология. 1982. Т. 16. № 1. С. 7-12.

Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А. Болезни, вызываемые гельминтами // Болезни прудовых рыб. М.: Колос, 1969. С. 137-215.

Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А. Ихтиопаразитология. М.: Пищ. пром-сть. 1977. 431 с.

Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А. Болезни прудовых рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 319 с.

Бауер О.Н., Столяров В.П. Формирование паразитофауны и паразитарные болезни рыб в водохранилищах // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 247-256.

Бачинский В.П. Паразиты Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. 1965. Вып. 2. С. 126-129.

Башкатова Ж.В. Особенности ультраструктуры паренхимы плероцеркоидов некоторых псевдофиллидных цестод // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 79. С. 35-38.

Белинисова Л.К. Гельминтофауна промысловых рыб Краснооскольского водохранилища на пятом году его существования // Материалы к науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., 1965. Ч. 2. С. 34-38.

Белинисова Л.К. О паразитофауне промысловых рыб Печенежского и Краснооскольского водохранилищ Харьковской области // Там же, 1966. Ч. 3. С. 26-31.

Белоус Е.В. Паразитические черви пресноводных позвоночных Приморского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1953.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 3-е изд. Л., 1933. Кн. 2. С. 543-903.

Богданова Е.А. Паразитофауна молоди леща и сазана нерестово-выростных хозяйств дельты Волги и их эпизоотическое состояние // Изв. Гос. н.-и. ин-та. озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1957. Т. 43. № 2. С. 3-72.

Богданова Е.А. Сезонные изменения паразитофауны щуки и леща р. Волги // Работы по гельминтологии к 80-летию К.И.Скрябина. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 72-79.

Богданова Е.А. Паразитофауна некоторых промысловых видов рыб Волги до образования Волгоградского водохранилища // Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР. Волгоград, 1961. № II. С. 169-177.

Богданова Е.А., Никольская Т.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Изв. Гос. н.-и. ин-та озер и реч. рыб. хоз-ва. 1965. Т. 60. 110 с.

Боровицкая М.П. Сравнение паразитофауны промысловых рыб из реки Дуная и Придунайских лиманов // Тр. Ленигр. о-ва естествоиспытателей. 1952. Т. 71. вып. 4. С. 10-25.

Боршош А.В. Паразиты рыб рыбоводных хозяйств Закарпатья // Вопросы охраны природы Карпат. Ужгород: Карпаты, 1969. С. 90-97.

Быховская-Павловская И.Е. Паразитологические исследования рыб. Л.: Наука, 1969. 108 с.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: (руководство по изуч.). Л.: Наука, 1985. 121 с.

Быховская-Павловская И.Е., Гусев А.В., Дубинина М.Н. и др. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 776 с.

Быховский Б.Е. Паразитологические исследования на Барабинских озерах. I. Паразитофауна рыб // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1936. Т. 6. С. 437-482.

Василевская Л.К. Динамика формирования паразитофауны леща и судака Печенежского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1975. Ч. I. С. 89-91.

Василевская Л.К. Паразитофауна леща и судака Краснооскольского водохранилища Харьковской области // Вестн. Харьк. ун-та, 1980. № 195. С. 78-80.

Василевская Л.К., Шевченко Н.Н., Кулиш А.С. О формировании цестодофауны рыб Печенежского водохранилища в первый период после его заполнения // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1972. Ч. I. С. 124-126.

Вербицкая И.Н., Гусева Н.В., Лаптев В.И., Муселиус В.А. Основные болезни прудовых рыб. М.: Колос, 1972. 71 с.

Ветлужская Т.А. Паразитофауна сеголетков и годовиков карпа в Горнощитском рыбопитомнике и ее роль в зимовке // Тр. Свердл. н.-и вет.станции. 1968. Вып.6. С. 103-109.

Вихман А.А., Капустина Н.И. К изучению реактивности карпа при кавиозе // Материалы VI Всесоюз. совещ. по болезням рыб. М., 1975. С. 18-25.

Возный Н.Е., Ивасик В.М. Некоторые морфологические и биохимические показатели крови карпов и сазано-карповых гибридов при инвазии паразитами // Вестн. зоологии. 1974. № 4. С. 40-45.

Возный Н.Е., Савич М.В., Ивасик В.М. Иммунофизиологическая реактивность карпов и сазано-карповых гибридов при инвазии паразитами // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1975. Ч. I. С. 93-94.

Воронов А.Г. Биогеография. М.: Изд-во. МГУ. 1963. 330 с.

Газимагомедов А.А., Алигаджиев А.Д., Атаев А.М. и др. Цестоды рыб Каспийского моря // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1975. Ч. I. С. 102-103.

Гинецинская Т.А. Явление неотении у Cestodes // Зоол. журн. 1944. Т. 23, вып. I. С. 35-42.

Гинецинская Т.А. Жизненные циклы и биология личиночных стадий паразитических червей рыб // Основные проблемы паразитологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 144-183.

Гинтовт Ф.В. Паразитофауна рыб среднего течения р. Неман // У Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб и водн. беспозвоночных. Л., 1968а. С. 28-29.

Гинтовт Ф.В. Паразитофауна рыб среднего течения р. Неман // III Зоол. конф., посвящ. 50-летию образования БССР: Тез. докл. Минск, 1968б. С. 243-244.

Григорян Д. Изменение паразитофауны рыб озера Севан в разные годы (до и после спуска озера) // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33, № 3. С. 300-305.

Григялис А.И. Встречаемость процеркоидов гвоздичников в олигохетах водоемов Литовской ССР // Тр. АН ЛитССР. Сер. биол. наук. 1972. № 2 (58). С. 71-74.

Губанов Н.М., Находкина О.С., Однокуров З.А. Паразитофауна рыб Колымо-Индигирской низменности // Рыбохозяйственное освоение озер бассейна Средней Колымы. Якутск, 1972. С. 140-148.

Губанов Н.М., Новиков А.С., Трофименко В.Я. к изучению гельминтофауны рыб бассейнов рек Колымы и Яны // Сборник работ по гельминтофауне рыб и птиц. М., 1967. С. 6-17. Деп. ВИНИТИ, № 162-67.

Гурьянова С.Д., Казаков Б.Е., Рипатти О.П., Сидоров В.С. Влияние инвазии цестодой Khawia sinensis на липидный состав печени карпа // Совершенствование мер борьбы с инвазионными болезнями рыб при интенсивном рыборазведении: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по инвазионным болезням рыб. М., 1983. С. 44-46.

Давыдов В.Г. Гистохимическое изучение псевдофиллидных цестод // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979. С. 189-200.

Давыдов В.Г. Сравнительная морфофункциональная характеристика некоторых систем органов цестод отряда Pseudophyllidea: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 15 с.

Давыдов В.Г., Куперман Б.И. Структура фронтальных желез у представителей трех отрядов цестод // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979. С. 177-188.

Давыдов В.Г., Поддубная Л.Г. Функциональная морфология фронтальных и маточных желез у представителей цестод отряда Caryophyllidea // Паразитология. 1988. Т. 22. № 6. С. 449-457.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс, 1966. 518 с.

Дворядкин В.А., Демшин Н.И., Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В. Паразитофауна сазана и карпа и пу-

ти ее формирования в рыбхозе "Ханкайский" // Паразиты животных и растений. Владивосток, 1984. С. 51-61.

Демшин Н.И. К филогенезу жизненных циклов цестод // Биологические и медицинские исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1971а. С. 280-296.

Демшин Н.И. Олигохеты и пиявки как промежуточные, дополнительные и резервуарные хозяева гельминтов сельскохозяйственных и диких животных // Паразиты животных и растений Дальнего Востока. Владивосток, 1971б. С. 34-69.

Демшин Н.И. Типы онтогенетических циклов нематод и цестод, развивающихся с участием олигохет // Там же. 1971в. С. 23-33.

Демшин Н.И. Олигохеты и пиявки как промежуточные хозяева гельминтов. Новосибирск: Наука, 1975. 190 с.

Демшин Н.И. К фауне личинок плоских паразитических червей, обнаруженных у олигохет и пиявок в приморском крае // Паразитические и свободноживущие черви фауны Дальнего Востока. Владивосток. 1977. С. 69-89.

Демшин Н.И. О биологии Khawia japonensis (Caryophyllaeidae, Cestoda) - паразита амурского сазана // Паразитология. 1978. Т. 12, №6. С. 493-496.

Демшин Н.И. К фауне личинок цестод, обнаруженных у олигохет в Приморском крае // Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 12-23.

Демшин Н.И. О биологии Caryophyllaeus fimbriceps Annenkova - Chlopina, 1919 и Khawia parva (Zmeev, 1936) (Caryophyllidea, Cestoda) - паразитов карповых рыб // Паразиты животных и растений Дальнего Востока. Владивосток. 1984. С. 63-70.

Демшин Н.И., Дворядкин В.А. Биология Khawia sinensis Hsü 1935 (Caryophyllidea, Cestoda) - паразита амурского сазана // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 2. С. 77-82.

Демшин Н.И., Дворядкин В.А. Развитие Markevitschia sagittata (Cestoidea: Caryophyllidae) - паразита амурского сазана - во внешней среде и в промежуточном хозяине // Паразитология. 1981. Т.15. № 2. С. 113-117.

Джалилов У.Д. Паразиты и болезни прудовых рыб Таджикистана // IX конф. Укр. паразитол. о-ва: Тез. докл. Киев, 1980. Ч. 2. С. 18-20.

Диарова Г.С. Паразитофауна молоди белого амура и карпа в прудовых хозяйствах Казахстана при заводском способе разведения // Тр. ВНИИРХ. 1971. Т. 18. С. 63-65.

Динник Ю.А. Паразитические черви рыб озера Севан // Тр. Севан. озер. станции. 1933. Т. 4, вып. 1-2. С. 108-138.

Доброхотова О.В. Паразиты рыб озера Зайсан в связи с реконструкцией его ихтиофауны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1953 а.

Доброхотова О.В. Паразитофауна сазана озера Зайсан-нор // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, Алма-Ата, 1953б. Т. 1. С. 170-175.

Доброхотова О.В. Паразиты рыб озера Зайсан // Там же. 1960. Т. 14. С. 109-127.

Догель В.А. Паразитологические работы лаборатории зоологии беспозвоночных Ленинградского государственного университета // Тр. Комис. по комплекс. изуч. Касп. моря. М., 1940. Т. 49, вып. 13, С. 3-9.

Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 9-55.

Догель В.А., Ахмеров А.Х. Паразитофауна рыб Амура и ее зоогеографическое значение // Тр. Юбил. науч. сес. ЛГУ, 1819-1944. Секция биолог. наук. Л., 1946. С. 171-178.

Догель В.А., Бауер О.Н. Паразитарные заболевания в прудовом хозяйстве и меры борьбы с ними. Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 85 с.

Догель В.А., Боголепова И.И. Паразитофауна рыб Байкала // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. 1957. Т. 15. С. 427-464.

Догель В.А., Быховский Б.Е. Паразиты рыб Каспийского моря // Тр. Комис. по комплекс. изуч. Касп. моря. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Вып. 7, С. 00-00.

Донцов Ю.С. Влияние зарегулирования стока Волги на гельминтофауну рыб // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький, 1979. С. 13-40.

Дубинина М.Н. Влияние на паразитофауну рыб их зимовки в зимовальных ямах дельты Волги // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 11. С. 104-125.

Дубинина М.Н. О возможности прогенеза у плероцеркоидов ремнецов (Cestoda, Ligulidae) // Зоол. журн. 1960. Т. 39. вып. 10. С. 1498-1517.

Дубинина М.Н. Ленточные черви // Определитель паразитов пресноводных рыб / Отв. ред. Быховский Б.Е. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 390-400.

Дубинина М.Н. Ремнецы (Cestoda, Ligulidae) фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 261 с.

Дубинина М.Н. Ленточные черви рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1971. Т. 25. С. 77-119.

Дубинина М.Н. Развитие Amphilina foliacea (Rud.) на всех фазах жизненного цикла и положение Amphilinidea в системе плоских червей // Там же. 1974а. Т. 26. С. 9-38.

Дубинина М.Н. Состояние и очередные задачи систематики ленточных червей (Cestoidea Rud., 1808) // Паразитология. 1974б. Т.8 № 4. С. 281-292.

Дубинина М.Н. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 29. С. 65-83.

Дубинина М.Н. Класс ленточные черви - Cestoda // Определитель паразитов пресноводных рыб. Л.: Наука, 1987. С. 11-23.

Екимова И.В. Материалы по паразитофауне рыб реки Печоры // Вопр. ихтиологии, 1962. Т. 2. вып. 3 (24). С. 542-546.

Жуков Е.В. Паразитофауна рыб Чукотки. Сообщ. II. Эндопаразитические черви морских и пресноводных рыб // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1963. Т. 21. С. 96-140.

Заварзин А.А. Очерки частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л.: Наука, 1976. 411 с.

Заика В.Е. Паразитофауна рыб озера Байкал. М.: Наука, 1965. 107 с.

Захваткин В.А. Паразитофауна рыб реки Камы // Учен. зап. Перм. ун-та. 1936. Т. 2, вып. 3. С. 175-199.

Захваткин В.А. Паразитофауна рыб озера Зайсан и реки Черный Иртыш // Там же. 1938. Т. 3, вып. 2. С. 193-249.

Захваткин В.А., Ажеганова Н.С. Паразиты рыб озер Ильменского заповедника на Урале // Там же. 1940. Т. 4, вып. 1. С. 3-31.

Змеев Г.Я. Сосальщики и ленточные черви реки Амура // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 6. С. 305-346.

Иванов А.С. К гельминтофауне карповых рыб дельты Волги // Гельминтологический сборник, посвященный акад. К.И.Скрябину. М.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 121-125.

Ивасик В.М. Некоторые данные о патогенности гвоздичника Caryophyllaeus fimbriceps Chlordля карпа // Тр. НИИ пруд. и озер.-реч. рыб. хоз-ва УССР. 1952. Т. 8. С. 127-130.

Ивасик В.М. Паразиты карпа в рыбхозах западных областей УССР и болезни, ими вызываемые // Там же. 1953. Т. 9. С. 85-122.

Ивасик В.М., Карпенко И.М. Паразитофауна амурского сазана при его акклиматизации в рыбоводных хозяйствах западных областей УССР // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1967. С. 461-462.

Ивасик В.М., Карпенко И.М., Кулаковская О.П. Влияние летования прудов на инвазию карпа гельминтами // Вестн. зоологии. 1969а. № 3. С. 86-88.

Ивасик В.М., Карпенко И.М., Кулаковская О.П. Смена гельминтофауны карпа под влиянием летования прудов //Helmintologia. 1969б. Т. 10, № 1-4. С. 171-175.

Ивасик В.М., Сутягин В.С., Воронова Н.И. Влияние летования прудов на паразитофауну карпов // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1967. С. 463-465.

Изюмова Н.А., Шигин А.А. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ // Тр. Биол. станции "Борок". 1958. № 3. С. 364-383.

Илюшина Т.Л. Сезонные изменения численности и зараженности олигохет процеркоидами каний в прудах различного биотехнического назначения // Морфология, таксономия и экология гельминтов животных и растений. М.: Наука, 1987. С. 38-41 (тр.ГЕЛАН; т. 35).

Исков М.П. Паразиты сазана Васильевского нерестово-выростного хозяйства Каховского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев: Изд-то АН УССР, 1963. С. 445-447.

Исков М.П. Изменение паразитофауны леща и сазана Васильевского нерестово-выростного хозяйства в зависимости от возраста хозяина // Работы по паразитофауне юго-запада СССР. Кишинев, 1964. С. 62-65.

Исков М.П. Паразиты леща и серебристого карася из прудов Васильевского нерестово-выростного хозяйства Каховского водохранилища // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка, 1965. С. 220-225.

Исков М.П. Материалы по паразитофауне рыб реки Днепра в зоне будущего Каневского водохранилища // Рыбное хозяйство. Киев, 1969. Вып. 7. С. 27-33.

Исков М.П. Особенности формирования фауны цестод, нематод и скребней промысловых рыб Каховского водохранилища // Паразиты и паразитозы животных и человека. Киев: Наук. думка, 1975. С. 134-138.

Исков М.П., Коваль В.П. Паразитофауна рыб Каховского водохранилища через 8 лет после наполнения // Там же. 1965. С. 192-207.

Какачева-Аврамова Д. Хелминтологично проучване на риби от някои водоеми на Тракия // Фауна на Тракия. София, 1965. Ч. 2. С. 83-120.

Какачева-Аврамова Д. Хельминти по риби от реки на Западна Стара Планина.II. Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Nematoda// Изв. Центр. хелминтол.лаб.- Bull. Centr. Helmintol. Lab. 1969. Кн. (У) 13. С. 61-74.

Какачева-Аврамова Д., Менкова И. Цестодът Khawia sinensis Hsü,1935. (Caryophyllaeidae) у шарана в България (Съобщение) // Хелминтология. 1982. Т. 13. С. 32-34.

Какачева-Аврамова Д., Менкова И., Карапиколов И. Причинителят на каниозата по шарана, установен у нас // Рибно стоп. 1980. Кн. 27, № 7. С. 17-18.

Калецкая С.Л. Паразитофауна рыб в оз Досвида // Весці. АН БССР. Сер. біял. навук. 1960а. 14. С. 118-124.

Калецкая С.Л. Паразитофауна промысловых рыб оз Езерище // Тр. Моск. вет.акад. 1960б. Т. 31. С. 171-172.

Калецкая С.Л. Гельминты рыб Зап.Двины // Материалы ВОГ.М., 1965. Ч. I. С. 106-109.

Калецкая С.Л. Паразитофауны рыб среднего течения Зап.Двины // // Симпоз. по паразитам и болезням рыб и вод. беспозвоночных: Тез докл. М.; Л., 1966. С. 14-15.

Калецкая С.Л. Цестоды, нематоды, скребни и паразитические ракообразные рыб Западной Двины // Вопросы теории и практики ветеринарии и зоотехники. Минск, 1970. С. 33-36.

Калецкая С.Л. Паразитофауна карпа Богушевского рыбопитомника // Актуальные вопросы ветеринарии и зоотехники. Витебск, 1971. С. 109-111.

Канаев А.И. Динамика зараженности карпов гвоздичником Caryophyllaeus laticeps в зависимости от возраста рыб// Тр. Моск. технол. ин-та рыб. пром-сти и хоз-ва. 1957. Вып. 8. С. 225-264.

Канаев А.И. Кариофиллез карпа и меры борьбы с ним // Тр.ВНИИРХ. 1961. Т. 10. С. 137-148.

Камбуров Г.Г. К динамике ленточных червей Киевского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1967. С. 468-471.

Капустина Н.И. О влиянии гвоздичника Khawia sinensis на сеголетков карпа // Материалы VI Всесоюз. совещ. по болезням рыб. М., 1975. С. 42-51.

Карманова Е.М. Водные олигохеты, как промежуточные хозяева гельминтов // Тр. Астрах. заповедника. 1958. Вып. II. С. 141-176.

Кассесалу Ю.В. Санитарно-эпизоотическое состояние карповых хозяйств Эстонии // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб.: Тез. докл. М., 1974. С. 106-108.

Кассесалу Ю.В. Возрастные и сезонные изменения паразитофауны карпа в Эстонии // Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975. С. 412-413.

Кашковский В.В. Паразитофауна молоди леща Abramis brama (L.) и окуня Perca fluviatilis L. Ириклинского водохранилища в первые месяцы после вылупления // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6. Вып. I (38). С. 150-159.

Кашковский В.В. Некоторые особенности формирования паразитофауны Ириклинского водохранилища // Тр. Урал. отд-ния Сиб. НИИРХ 1971а. Т. 8. С. 73-89.

Кашковский В.В. Материалы по паразитофауне рыб Верхней Камы // Там же. 1971б. Т. 8. С. 205-214.

Кашковский В.В. Паразиты и болезни растительноядных рыб в рыбоводных хозяйствах Урала // IV Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., 1974. С. 108-111.

Кашковский В.В., Размашкин Д.А., Скрипченко Э.Г.Болезни и паразиты рыб рыбоводных хозяйств Сибири и Урала. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1974. 160 с.

Кемежа В.П. О динамике паразитофауны карпа в прудовых хозяйствах Литовской ССР // Основы биопродуктивности водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975. С. 418-420.

Кириченко Л.М. Паразитофауны рыб Николаевского рыбопитомника // Вопросы морфологии, экологии и паразитологии животных. Волгоград, 1972. С. 113-122.

Кириченко Л.М. Возрастная динамика паразитофауны сазана и карпа в прудхозах Волгоградской области // Вопросы паразитологии животных юго-востока СССР. Волгоград, 1974. С. 18-25.

Коваль В.П. материалы к гельминтофауне рыб Каховского водохранилища // Материалы ВОГ. М., 1957. Ч. I. С. 144-145.

Коваль В.П. Материалы по паразитофауне рыб Каховского водохранилища // Вісн. Київ. ун-ту. I. Сер. биол. 1958. № 2. С. 127-136.

Коваль В.П. Паразитофауна рыб Каховского водохранилища (в районе низовья) в первые пять лет его существования // Проблемы паразитологии: Тр. III науч. конф. паразитологов УССР. Киев, 1960. С. 393-396.

Коваль В.П. Паразитофауна риб дельти Дніпра // Вісн. Київ. ун-ту. I. Сер. биол. 1962а. № 5. С. 98-104.

Коваль В.П. Паразити риб Дніпровського лиману // Там же. 1962б. Вип. 2. № 4. С. 84-86.

Коваль В.П. Паразитофауна рыб Каховского водохранилища (в районе низовья) спустя 7 лет после его залития // Проблемы паразитологии: Тр. IУ науч. конф. паразитологов УССР. Киев, 1963. С. 448-450.

Коваль В.П. Паразитофауна рыб в низовье Каховского водохранилища на девятом году его существования // Паразитологический сборник. Киев: Наук. думка, 1967. С. 473-474.

Когтева Е.П. Паразиты рыб Псковско-Чудского водоема // Изв. ВНИИОРХ. 1957. Т. 42. С. 243-269.

Колесникова М.Н. Паразиты рыб низовий реки Сыр-Дарьи // Паразиты диких животных Казахстана, Алма-Ата, 1963. С. 139-144. (Тр. Ин-та зоол. АН КазССР; Т. 19).

Колесова В.Е. К вопросу об эпизоотическом состоянии некоторых рыбхозов Челябинской области // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1975. Ч. I. С. 236-238.

Комарова Т.И. Сезонная динамика гельминтофауны некоторых видов рыб дельты Днепра // Там же. 1964а. № 3. С. 90-105.

Комарова Т.И. Гельминты промысловых рыб дельты Днепра // Там же. 1964б. № 3. С. 77-89.

Комарова Т.И. Паразитофауна молоди леща (Abramis brama L.) и синца (A.ballerus L.) в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. 1972. Т. 8, № I. С. 50-58.

Комарова Т.И. Паразиты молоди рыб Кременчугского водохранилища и их влияние на организм хозяев. Киев: Наук. думка, 1982. 223 с.

Косарева Н.А. К паразитофауне рыб водохранилищ Волго-Донского канала им. В.И.Ленина // Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР. 1961. Вып. 10. С. 178-181.

Костина Г.А., Андрейко О.Ф. Паразиты прудовых рыб в низовьях Дуная // IX конф. Укр. паразитол. о-ва: Тез. докл. Киев, 1980. Ч. 2. С. 165-167.

Костылев Н.Н. Гельминтофаунистические сборы, проведенные летом 1925 г. на Севанской биологической станции // Докл. АН СССР, 1926 Т. 00, № 00. С. 101-104.

Котикова Е.А. Особенности эволюции нервного аппарата цестод // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л.: Наука, 1979. С. 34-38.

Котикова Е.А., Куперман Б.И. Развитие нервного аппарата Triaenophorus nodulosus (Cestoidea, Pseudophyllidea) в онтогенезе // Паразитология. 1977. Т. II. № 3. С. 252-259.

Котикова Е.А., Куперман Б.И. Анатомия нервного аппарата цестод семейств Amphicotylidaeи Diphyllobothriidae (Pseudophyllidea) // Там же. 1978. Т. 12, № 3. С. 210-217.

Кошева А.Ф. Ленточные черви в рыбах Сусканского залива Куйбышевского водохранилища за 7 лет его существования // Симпоз. по паразитам и болезням рыб в водохранилищах: Тез. докл. Л.,1965.С.15-16.

Кошева А.Ф. Цестоды рыб нижнего участка Куйбышевского водохранилища за 9 лет его существования // Учен. зап. Казан. ун-та 1968. Т. 128. С. 19-48.

Коява Л.И. Гельминты рыб Тбилисского водохранилища // Паразитол. сб. Ин-та зоологии АН ГССР 1966. № I. С. 163-188.

Коява Л.И. Гельминтофауна рыб реки Куры // Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1972. Вып. 3. С. 133-152.

Кротас Р.А. Комплексное ихтиологическое исследование Каунасского водохранилища (паразитофауна рыб) // Тр. АН ЛитССР. Вильнюс. 1964. Вып. 2 (34). С. 87-95.

Кротас Р.А. Паразитофауна рыб озера Жувинтас // Заповедник Жувинтас. Вильнюс: Минтис, 1968а. С. 179-192.

Кротас Р.А. К вопросу о зависимости паразитофауны рыб от типа водоема // Тр. Карел. отд-ния ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1968б. Т. 5, № I. С. 554-559.

Куденцова Р.А. Экологический анализ паразитофауны сорных и выращиваемых рыб в прудовых хозяйствах разного типа // Сб. науч. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1979. № 140. С. 48-107.

Кудрявцева Е.С. Паразитофауна рыб реки Сухоны и Кубенского озера // Зоол. журн. 1957. Вып. 9. С. 1292-1304.

Кулаковская О.П. Особенности распространения паразитов рыб в реках УССР // Материалы совещ. по зоогеографии суши. Львов: У-т им. Ив. Франко, 1957. С. 95-102.

Кулаковская О.П. Материалы к фауне Caryophyllaeidae (Cestoda, Pseudophyllidea Советского Союза // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1961. Т. 20. С. 339-356.

Кулаковская О.П. Развитие гвоздичников (Caryophyllaeidae, Cestoda) в промежуточном хозяине // Зоол. журн. 1962а. Т. 41. вып. 7. С. 986-991.

Кулаковская О.П. Новый род и вид гвоздичника Breviscolex orientalis (Caryophyllaeidae, Cestoda) из рыб бассейна Амура // Докл. АН СССР. 1962б. Т. 143, № 3. С. 1001-1004.

Кулаковская О.П. Видовой состав и географическое распространение гвоздичников в СССР // Тез. науч. конф. ВОГ. М., 1962в. Ч. 2. С. 89-90.

Кулаковская О.П. Гвоздичник и борьба с ним // Рыбоводство и рыболовство 1962 г. № I. С. 26-27.

Кулаковская О.П. Вопросы экологии некоторых видов гвоздичников (Cestoda) в условиях карповых хозяйств западных областей Украины // Вопросы экологии. Киев, 1962д. Т. 8. С. 73-74.

Кулаковская О.П. Кавиоз карпов // IУ Всесоз. совещ. по болезням рыб: Тез. докл. М., 1963а. С. 58-59.

Кулаковская О.П. К биологии и распространению гвоздичника Khawia sinensis Hsu, 1963 // Проблемы паразитологии. Киев: Изд-во АН УССР, 1963б. С. 200-204.

Кулаковская О.П. Жизненный цикл гвоздичников (Caryophyllaeidae, Cestoda) в условиях западной части Украины // Ceskosl. parasitol. 1964а. № II. S. 177-184.

Кулаковская О.П. Влияние внешних условий на взаимоотношения некоторых кишечных паразитов рыб // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1964б. № 3. С. 9-15.

Кулаковская О.П. Зоогеографический анализ паразитов рыб бассейна Дуная // IУ межвуз. конф.: Тез. докл. Одесса, I966. С. I36–I37.

Кулаковская О.П. К распространению гвоздичниковых (Cestoda, Caryophyllaeidea) // Вестн. зоологии. I967. № 2. С. 36–40.

Кулаковская О.П. Особенности развития некоторых цестод рыб // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, I969а. С. 243–245.

Кулаковская О.П. Цестоды пресноводных рыб Украинской ССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, I969б. 45 с.

Кулаковская О.П. Распространение цестод рыб в водоемах Украины // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, I972. Ч. I. С. 442–444.

Кулаковская О.П. Гвоздичники (Caryophyllidea: Cestoda), их происхождение, современное распространение и эпизоотическое значение // Изв. Гос. НИИОРХ. I976. Т. I05. С. 76–83.

Кулаківська О.П. Нові для України види гвоздичників (Cestoda, Pseudophyllidea) // Проблемы паразитологии: Тр. Ш науч. конф. паразитологов УССР. Киев, I960. С. 400–40I.

Кулаківська О.П. Прогенетичні гвоздики (Caryophyllaeidae, Cestoda) в тілі олигохет // Доповіді АН УССР. I962. № 6. С. 825–828.

Кулаковская О.П., Ахмеров А.Х. Новый гвоздичник – Markevitschia sagittata n. gen. n. sp. (Cestoda, Lytocestidae) от сазанов реки Амур // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка, I965. С. 264–27I.

Кулаковская О.П., Демшин Н.И. Происхождение и филогенетические связи гвоздичниковых (Cestoda: Caryophyllaeidea) // Проблемы гидропаразитологии. Киев: Наук. думка, I978. С. 95–I04.

Кулаковская О.П., Захваткин В.О. Паразити риб верхівья Дністра // Наук. зап. Львів, наук. природознавч. музею АН УССР. I95I. Т. I. С. 00–00.

Кулаковская О.П., Коваль В.П. Сравнительная характеристика паразитофауны рыб бассейна Дуная // УП Всесоз. конф. по природной очаговости болезней и общим вопр. паразитологии животных Алма-Ата; Самарканд, I969. С. 38–39.

Кулаковская О.П., Коваль В.П. Паразитофауна рыб бассейна Дуная. Киев: Наук. думка, I973. 209 с.

Кулаковская О.П., Кротас Р.А. О Khaewia sinesis Hsü (Caryophyllaeidae, Cestoda) паразите, завезенном с Дальнего Востока в карповые хозяйства западных областей СССР // Докл. АН СССР. I96I. Т. I37. № 5. С. I253–I255.

Кулаковская О.П., Купчинская О.С., Ялынская Н.С. Факторы, определяющие зараженность рыб гвоздичниками в рыбных хозяйствах Львовской области // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка, I965. С. 256–263. (Пробл. паразитологии).

Куперман Б.И. Онтогенез и эволюция покровов цестод // Докл. АН СССР. I978. Т. 242. № I. С. 245–248.

Куперман Б.И. Ультраструктура покровов цестод и ее значение для систематики // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л., I980. Т. 29. С. 84–95.

Куперман Б.И. Функциональная морфология низших цестод: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., I982. 32 с.

Куперман Б.И. Функциональная морфология низших цестод (онтогенетический и эволюционный аспекты). Л.: Наука, I987.

Куперман Б.И., Тимошечкина Л.Г. Встречаемость паразитов у карповых рыб в прудовом хозяйстве "Варегово" Ярославской области // Экология гельминтов. Ярославль, I98I. С. 36–4I.

Купчинская О.С. К вопросу изучения паразитов олигохет сем. Tubificidae // Проблемы паразитологии: Тр. IУ Науч. конф. паразитологов УССР. Киев: Изд-во АН УССР, I963. С. 492–493.

Купчинская О.С. Олигохеты горных водоемов Карпат и их зараженность паразитами // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, I967. С. 49.

Купчинская О.С. Сезонная динамика зараженности Tubificidae (Oligochaeta) процеркоидами гвоздичников (Cestoda, Caryophyllaeidae) // Там же. I969. Ч. I. С. I37–I39.

Купчинская О.С. Зависимость зараженности олигохет процеркоидами гвоздичников (Cestoda, Caryophyllidae) от возраста хозяина // Там же. I972а. Ч. I. С. 448–450.

Купчинская О.С. Олигохеты западных областей Украины и их роль в развитии некоторых цестод рыб // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. I972б. Т. I7. С. I25–I33.

Курашвили Б.Е., Гогебашвили И.В., Петриашвили Л.И. Паразитофауна рыб прудовых хозяйств Восточной Грузии // IX конф. Укр. паразитол. о-ва: Тез. докл. Киев, I980. Ч. 2. С. 207.

Курашвили Б.Е., Микаилов Т.К., Гогебашвили И.В. Паразитофауна рыб бассейна реки Куры в пределах СССР. Тбилиси: Мецниереба, I980. 257 с.

Курашвили Б.Е., Родоная Т.Э., Коява Л.И. К изучению гельминтофауны рыб некоторых внутренних водоемов Грузии // Тр. Зоол. ин-та АН ГССР. I95I. Т. I0. С. 93–I20.

Курочкин Ю.В. Научные итоги 3I5-й союзной гельминтологической экспедиции // Тр. Астрах. заповедника: Сб. паразитол. работ. Астрахань, I964. Вып. 9. С. 8–3I.

Кямежа В.П., Жалюнене А.Д. Паразитофауна и заболевания молоди карпа, полученной заводским способом и при естественном нересте // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. Биол. науки. I973. Т. 3. С. 69–76.

Лебедева Т.В. Гельминтофауна рыб Можайского водохранилища // Комплексные исследования водохранилищ. М., I97I. С. 232–239.

Линдберг Г.У., Герд А.С. Словарь названий пресноводных рыб СССР. Л.: Наука, I972. 367 с.

Линник В.Я. Заболевания и паразиты рыб в Любанском и Осиповичском водохранилищах // Ветеринарная наука – производству. Минск, I975. С. I37–I42.

Линник В.Я., Зенькович Е.М. Гельминтозоонозы рыб в бассейне р. Неман // Науч. тр. н.-и. вет. ин-та. Минск, I970. Т.8. С. I09–II4.

Линник В.Я., Зенькович Е.М. Ветеринарно-санитарное состояние озер Кань и Белое Гродненского района // Там же. I97I. Т. 9. С. I44–I49.

Линник В.Я., Зенькович Е.М. О гельминтозоонозах рыб в озере Нарочь // Тез. докл. науч.-произ. конф. по пробл. "Паразитарные болезни с.-х. животных". Минск, I972а. С. I07–I08.

Линник В.Я., Зенькович Е.М. Гельминтозоонозы рыб в озерах Гродненского района // Ветеринарная наука – производству. Минск, I972б. С. I86–I9I.

Литература по паразитам рыб Казахстана и республик Средней Азии (за I966–I973 гг) // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата: Наука, I975. С. I93–209.

I4.Зак.I84

Логачев А.Д. Паренхима цестод как орган в индивидуальном и историческом развитии // Научные и прикладные проблемы гельминтологии. М.: Наука, 1978. С. 59-65.

Лукьянцева Е.Н. Паразитофауна рыб Верхне-Чулымских озер // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Красноярск, 1975. С. 86-106.

Лукьянцева Е.Н. Паразиты и болезни рыб в озерных рыбхозах // Зоопаразитология Забайкалья. Улан-Удэ: Бурят. фил. АН СССР, 1982. С. 32-39.

Лукьянчиков Ф.В., Черепанов В.В. Паразиты рыб бассейна р. Хатанги // Изв. Вост.-Сиб. отд-ния Геогр. о-ва СССР. 1962. № 60. С. 67-80.

Любарская О.Д. Сезонная динамика паразитофауны леща (Abramis brama) Волжского отрога Куйбышевского водохранилища // Вопросы эволюционной морфологии и биогеографии. Казань, 1970. С. 40-49.

Любина Т.В. Паразиты рыб из прудовых хозяйств Омской области // Сб. науч. работ Сиб.НИВИ. 1979. № 35. С. 116-117.

Мазурмович Б.Н. Стан вивченості стьожкових червів в родини гвоздичкових (Caryophyllaeidae) прісноводних риб Української РСР // Наук. зап. Біол. фак. Київ. ун-ту. 1957. Т. 16, вып. 20 (4). С. 227-236.

Мамаев Ю.Л. О гипотезах происхождения цестод от "архигетеобразных предков", паразитировавших у олигохет // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 9. С. 1277-1283.

Маргаритов Н.Н. Бележки върху хелминтофауната на сладководните ни риби // Изв. на Зоол. ин-т с музей при БАН. 1964. Т. 15. С. 199-201.

Маргаритов Н.Н. Кишечные гельминты рыб среднего течения реки Марицы и ее притоков // Год. Софийск. ун-т. Биол. фак. 1965. Т. 58, кн. 1: 1963/1964. С. 129-150.

Маргаритов Н.Н. Хелминти на храносмилателната система и телесната празнина на рибите от Българския участък на р. Дунав // Изв. Зоол. ин-т с музей. 1966. Кн. 20. С. 157-172.

Марин Н.М. Паразитофауна рыб плавней реки Прут // Учен. зап. Тираспол. пед. ин-та. 1957. Т. 5. С. 209-224.

Марин Н.М. Паразиты и болезни рыб Приднестровского рыбного хозяйства // Паразиты животных и растений. Кишинев: Картя молдовеняскэ, 1968. Вып. 3. С. 24-29.

Марин Н.М., Томнатик Е.Н. Паразитофауна леща Дубоссарского водохранилища // Там же. 1971. Вып. 6. С. 33-38.

Маркевич А.П. Гельминтофауна рыб р. Дніпра в район і м.Канева // Наук. зап. Київ. ун-ту. 1949. Т. 8, вып. 6. С. 1-12.

Маркевич А.П. Паразитофауна пресноводных рыб УССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. 376 с.

Масленникова Е.И. О многолетней динамике паразитофауны карпа в прудовых хозяйствах Белоруссии // У Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., 1968. С. 79-80.

Масленникова Е.И., Емельянов В.С., Польгцева И.Н. и др. Паразитофауна карпа в зимний период в рыбоводных хозяйствах Полесья // Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск, 1970. С. 111-118.

Масленникова Е.И., Ивасик В.М. Динамика инвазии гельминтами молоди карпа в зимовальных прудах // Там же. 1972. С. 150-155.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Изд-во иностр. лит., 1947.

Меркушева И.В., Бобкова А.Ф. Гельминты домашних и диких животных Белоруссии: Каталог. Минск: Наука и техника, 1981. С. 12, 63-70.

Микаилов Т.К. К паразитофауне некоторых карповых рыб реки Куры // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и с.-х. наук. 1959. № 6. С. 43-48.

Микаилов Т.К. Паразитофауна рыб Мингечаурского водохранилища // Тр. Ин-та зоологии АН АзССР. 1962. Т. 23. С. 122-126.

Микаилов Т.К. Материалы к паразитофауне рыб Мингечаурского водохранилища // Биология Мингечаурского водохранилища. Баку. 1963. С. 121-143.

Микаилов Т.К. К паразитофауне рыб Варваринского водохранилища // Вопросы паразитологии: Тр. Ин-та зоологии АН АзССР. 1965. Т. 24. С. 128-137.

Микаилов Т.К. Паразиты рыб водоемов Азербайджана. Баку: Элм, 1975.

Микаилов Т.К. Экология и зоогеография паразитов рыб водоемов Ленкоранской природной области. Баку: Элм, 1980. 115 с.

Микаилов Т.К., Алиханов Ш.Г., Агаева Н.Б. Материалы к фауне паразитических червей рыб Араксинского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1975. Ч. 2. С. 31-32.

Мосевич М.В. О паразитофауне рыб озер Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИИОРХ. 1948. Т. 27. С. 177-185.

Музыковский А.М., Сапожников Г.И., Назарова Н.С. Лечение карпов при кавиозе // Ветеринария. 1971. № 9. С. 75-76.

Мусселиус В.А., Иванова Н.С., Лаптев В.И., Апазиди Л.Х. Гвоздичник Khawia sinensis Hsü - в прудовых хозяйствах РСФСР // Тр. ВНИИПРХ. 1963а. Т. 12. С. 197-202.

Мусселиус В.А., Иванова Н.С., Лаптев В.И., Апазиди Л.Х. О гвоздичниках карпа // Рыбоводство и рыболовство. 1963б. № 3. С. 25-27.

Нагибина Л.Ф. Паразитофауна рыб "Нового Выгозера" // Изв. Гос. НИИОРХ. 1957. Т. 42. С. 132-145.

Низова Г.А. Паразиты и болезни рыб Качальницкого прудового хозяйства // IX конф. Укр. паразитол. о-ва: Тез. докл. 1980. Ч. 3. С. 104-105.

Никулина В.Н. Паразитофауны рыб водоемов бассейна реки Карасук // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. 1975. Вып. 17. С. 3-35.

Никулина В.Н., Кириллова Л.П. Цестоды - паразиты рыб естественных водоемов Алтайского края // Науч. тр. Омск. вет. ин-та. 1975. Т. 31, вып. 3. С. 81-83.

Османов С.О. Новые данные о гельминтах рыб Узбекистана // Вестн. Каракалп. фил. АН УзССР. 1964. Вып. 2 (16). С. 38-41.

Османов С.О. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент: Фан, 1971. 532 с.

Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных / Под ред. О.Н.Бауера. М.: Наука, 179 с.

Пашаев Г.А. Гельминты сазана и их эпизоотологическое значение в нерестово-выростных хозяйствах Азербайджана // Докл. АН АзССР. 1969а. Т. 25, № 2. С. 53-56.

Пашаев Г.А. К изучению гельминтов и гельминтозов рыб Мало-Кызыл-Агачского нерестово-выростного хозяйства // Тр. Азерб. н.-и. вет. ин-та. 1969б. Т. 24. С. 155-157.

Пашаев Г.А. К изучению гельминтов леща в рыбоводных хозяйствах Азербайджана // Исследования по гельминтологии в Азербайджане. Баку: Элм, 1979. С. 65-67.

Пашкевечуте А.С. О взаимоотношениях сочленов в паразитоценозе леща залива Куршю-Марес // IX конф. Укр. паразитол. о-ва: Тез. докл. 1980. Ч. 3. С. 145-146.

Петровская Л.К. К изучению паразитофауны озер группы Тиосто // Животный мир Белорусского Поозерья. Минск, 1970. С. 167-173.

Петрушевский Г.К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера // Учен. зап. Ленигр. пед. ин-та. 1940. Т. 30. С. 133-184.

Петрушевский Г.К., Бауер О.Н. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири // Тр. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 217-231.

Петрушевский Г.К., Бауер О.Н. Влияние акклиматизации рыб на их паразитофауну // Изв. ВНИОРХ. 1953. Т. 32. С. 00-00.

Петрушевский Г.К., Быховская И.Е. Материалы по паразитологии рыб Карелии. I. Паразиты рыб озер района Кончозера // Тр. Бродин. биол. станции в Карелии. 1935. Т. 8, № I. С. 3-77.

Петрушевский Г.К., Мосевич М.В., Шупаков И.Г. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 67-96.

Петрушевский Г.К., Позднякова М.Н., Шульман С.С. Паразиты рыб Браславских озер Белоруссии - Паразиты и болезни рыб // Там же. 1957. Т. 42. С. 337-338.

Пименова Л.П. К гельминтофауне рыб озера Линево Красноярского края // Материалы ВОГ. М., 1968. Ч. 2. С. 254-256.

Пименова Л.П. К изучению паразитофауны рыб в озерах Красноярского края // Сб. науч. работ. Сиб. н.-и. вет. ин-та. 1970а. Вып. 18. С. 217-219.

Пименова Л.П. Кариофиллез и лернеоз карпа и пеляди в Ужурском рыбхозе Красноярского края // Там же. 1970б. Вып. 18. С. 220-222.

Пименова Л.П. Гельминтологическая оценка прудов в отношении цестодозов карпа // Ветеринария. 1971. № 4. С. 67-68.

Пирус Р.И., Маковецкая М.П. Динамика паразитофауны молоди карпа в выростных прудах рыбцеха "Комарно" Львовского рыбокомбината // Рыб. хоз-во. 1979. № 29. С. 81-84.

Платонова Т.А. Паразитофауна некоторых рыб оз. Севан // Паразитол. сб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 21. С. 209-220.

Поддубная Л.Г. Особенности ультратонкого строения нейронов и рецепторных образований некоторых кариофиллидных цестод // Тез. докл. Всесоюз. конф. "Простые и нервные системы". Казань, 1985. Ч. 2. С. 62-64.

Поддубная Л.Г., Давыдов В.Г., Куперман Б.И. Морфофункциональное изучение Archigetes sieboldi Leuckart (1878) (Cestoda, Caryophyllidea) в связи с особенностями его жизненного цикла // Докл. АН СССР. 1984. Т. 276, № 14. С. 1010-1013.

Поддубная Л.Г., Давыдов В.Г., Куперман Б.И. Морфофункциональное изучение некоторых представителей цестод отряда Caryophyllidea (Cestoda) // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 208-217.

Познакомкин С.Д., Марич Н.М. Гвоздичники в прудовых хозяйствах Молдавской ССР / Материалы У конф. молодых ученых Молдавии. Кишинев, 1967. С. 25-26.

Попов Н.П. Caryophyllaeus skrjabini n. sp., a new cestoda from Abramis brama // Рус. гидробиол. журн. 1924. Т. 3 (II-12). С. 253-260.

Попов Н.П. Анатомическое строение Caryophyllaeus armeniacus Chol. и его положение в системе // Тр. Троп. ин-та Армении. 1926. Т. I. С. 67-73.

Пронин Н.М. Биология леща в первый период акклиматизации в оз. Иван // Зап. Забайк. фил. ГО СССР. Чита, 1973. Вып. 80. С. 00-00.

Пронин Н.М. Паразитофауна окуня, плотвы, ельца и карася Иано-Арахлейских озер // Тр. Ин-та естеств. наук Бурят. фил. СО АН СССР. Улан-Удэ, 1975. Т. 13. С. 38-57.

Пронина С.В., Давыдов В.Г., Куперман Б.И. Гистохимическое изучение некоторых кариофиллидных, псевдофиллидных и протеоцефалидных цестод // Гидробиология и гидропаразитология Прибайкалья и Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1985. С. 153-167.

Протасова Е.Н. К изучению цестодофауны рыб некоторых озер Литовской ССР // Гельминты водных животных. М.: Наука, 1982. Т. 31. С. 87-98 (тр. ГЕЛАН СССР; Т. 31).

Пугачев О.Н. Паразитофауна чукучана (Catostomus catostomus) из реки Колымы // Паразитология. 1980. Т. 14, № 6. С. 511-513.

Пугачев О.Н. Гельминты пресноводных рыб Северо-Востока Азии // Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л.: Изд-во АН СССР: 1983. С. 90-113. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 121).

Размашкин Д.А. Болезни рыб в Карасинском рыбхозе // Отчет по теме "Интенсификация выращивания сеголеток и товарной рыбы в Карасинском рыбхозе". Свердловск: Урал. Сиб. НИИРХ, 1965. С. 136-166.

Размашкин Д.А., Кашковский В.В., Скрипченко Э.Г. Изучение паразитов рыб Сибири и европейского Севера // Паразиты и болезни рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 1972. С. 36-47.

Размашкин Д.А., Ширшов В.Я. Паразитофауна и болезни карпа в озерных хозяйствах юга Тюменской области // УП Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., 1979. С. 87-88.

Раупкис Э.Ю. К гельминтофауне плотвы (Rutilus rutilus) озер разного термического режима южной части Литовской ССР // Материалы ВОГ. М., 1971. Вып. 23. С. 226-230.

Раупкис Э.Ю. Зараженность леща паразитами в разнотипных озерах // УI Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. М., 1974. С. 212-215.

Раупкис Э.Ю. Экологический анализ паразитофауны леща, вселенного в оз. Дуся // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1975. Ч. 2. С. 127-128.

Раупкис Э.Ю. Динамика паразитофауны леща р. Нявежис в 1975-1979 гг. // Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1982. № 3. С. 86-96.

Раупкис Э.Ю. Паразиты рыб водоемов Литвы. Ч. I. Ленточные черви - Cestoda Rudolphi, 1808 / Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Вильнюс, 1983. 25 с. Деп. в ВИНИТИ 26.03.84, № 1642.

Решетникова А.В. Заболевания сазана и меры борьбы с ними в Цимлянском нерестово-выростном хозяйстве // IУ Всесоюз. совещ. по болезням рыб: Тез. докл. М., 1963. С. 90-93.

Рейнсоне А.Д. Паразитофауна карпа в прудхозах "Рита аусма" и "Пирмриндниекс" // Тр. Ин-та биологии АН ЛатвССР, Рига, 1958. Т. 7. С. 169-177.

Рейнсоне А.Д. Паразитофауна рыб промысловых озер Латвийской ССР // Рыбное хозяйство во внутренних водоемах ЛатвССР. Рига, 1959. Т. 8. С. 145-162.

Ромер А. Палеонтология позвоночных. М.; Л.: ГОНТИ, 1939.

Ройтман В.А. Некоторые вопросы изучения гельминтофауны акклиматизируемых и интродуцируемых рыб // Материалы ВОГ. М., 1966. Ч. 2. С. 234-240.

Ройтман В.А., Наумова А.М. Материалы к гельминтофауне рыб бассейна реки Лены // Сборник работ по гельминтофауне рыб и птиц. М., 1967. С. 49-61. Деп. в ВИНИТИ, № 162-67.

Румянцев Е.А. Сезонная динамика паразитофауны плотвы озер Куйто // Тр. Карел. отд-ния гос.н.-и. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1968. Т. 5, № 1. С. 548-553.

Румянцев Е.А. Эколого-сравнительный анализ паразитофауны ряпушки (Coregonus albula) и плотвы (Rutilus rutilus) водоемов северной Карелии // Симпоз. "Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР)": Тез. докл. Тюмень, 1971. С. 48-51.

Румянцев Е.А. Особенности формирования паразитофауны рыб, вселяемых в малые озера Карелии // УI Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. М., 1974. С. 217-222.

Сапожников Г.И. Сезонная и возрастная динамика кавиоза карпов в Московской области // Бюл. ВНИИС. М., 1970. Вып. 4. С. 117-119.

Сапожников Г.И. К биологии возбудителя кавиоза карпа // Там же. 1972а. Т. 7. С. 31-34.

Сапожников Г.И. Зараженность тубифицид личинками кавий // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1972б. Ч. 2. С. 227-229.

Сединкин А.Н. Гельминты прудовых рыб Челябинской области // Материалы ВОГ. М., 1965. Ч. 2. С. 220-221.

Сединкин А.Н. Основные цестодозы рыб водоемов Челябинской области, меры борьбы и профилактики. Челябинск, 1979. 51 с.

Серак Е.И. Паразитофауна рыб Лукомльского озера // Проблемы паразитологии: Тр. УI науч. конф. паразитологов Украины. Киев: Наук. думка, 1969. Ч. 2. С. 271-272.

Серак Е.И. Паразитофауна рыб Лукомльского озера // Вопросы теории и практики ветеринарии и зоотехники. Минск, 1971. С. 278-285.

Серегина Л.Я. Анализ гельминтофауны рыб Каневского водохранилища на начальном этапе его становления // Материалы ВОГ. М., 1981. Вып. 33. С. 57-64.

Сидоров Е.Г. Паразитофауна рыб водохранилищ Центрального Казахстана // Совещ. по болезням рыб: Тез. докл. М.; Л., 1957. С. 94-96.

Сидоров Е.Г. Паразиты рыб реки Нуры и Нуринского водохранилища // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. Алма-Ата, 1958. Т. 9. С. 32-41.

Скрябин К.И. (Skrjabin K.) Fischparasiten aus Turkestan. I. Hirudinea et Cestodaria // Arch. Naturgesch. 1913. Bd. 79 (2) S. 1-10.

Скрипченко Э.Г. Динамика паразитофауны рыб Новосибирского водохранилища за 5 лет его существования // Изв. Гос. НИИОРХ. 1964. Т. 57. С. 157-161.

Скрипченко Э.Г. Паразитофауна леща Новосибирского водохранилища // Науч.-техн. бюл. Гос. НИИОРХ. 1981. № 13/14. С. 97-100

Скрипченко Э.Г., Размашкин Д.А., Кашковский В.В. Паразитофауна рыб в прудовых хозяйствах Сибири и Урала // Симпоз. "Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР)": Тез. докл. Тюмень, 1971. С. 55-58.

Смирнова К.В. Паразитофауна рыб Дона и Цимлянского водохранилища // Изв. ВНИИОРХ. 1954. Т. 34. С. 179-198.

Смирнова К.В. Паразитофауна рыб Цимлянского и Манычского водохранилищ // Учен. зап. Рост. ун-та. 1957. Т. 58, вып. 4. С. 103-115.

Смирнова К.В. Паразитофауна леща и синца Цимлянского водохранилища // Там же. 1958. Т. 38, вып. 3. С. 63-67.

Смирнова К.В. Паразитофауна леща в промысловых водоемах Казахстана // Природноочаговые болезни и вопросы паразитологии в республиках Средней Азии и Казахстане. Душанбе: Дониш, 1969а. С. 184-186.

Смирнова К.В. Паразитофауна рыб озера Балхаш и Алакольских озер в связи с реконструкцией ихтиофауны в этих водоемах // УП Всесоюз. конф. по природ. очаговости болезней и общим вопр. паразитологии животных. Секция ихтиопаразитологии. Алма-Ата; Самарканд, 1969б. С. 62-64.

Смирнова К.В. Изменения в паразитофауне рыб озера Балхаш за последние десять лет // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1971. № 2. С. 47-52.

Солонченко А.И. К гельминтофауне некоторых карповых рыб Приморско-Ахтарского района // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1975. Ч. 2. С. 183-184.

Соусь С.М. Паразиты рыб озер лесостепной зоны Западной Сибири (фауна, экология, влияние заморов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1969. 21 с.

Соусь С.М. Фауна паразитов рыб озер и прудов юга Западной Сибири // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. 1975. Вып. 17. С. 183-196.

Спасский А.А., Мариц Н.М. Инвазионные болезни карпа. Кишинев, 1969. С. 17-20.

Спасский А.А., Ройтман В.А. Гельминтофауна рыб реки Печоры // Вопросы ихтиологии. М., 1958. Вып. 2. С. 192-205.

Столяров В.П. Паразитарная фауна карповых рыб Ропшинского рыбопитомника и ее хозяйственное значение // Тр. Ленинградск. о-ва естествоиспытателей. 1934. Т. 63, № 3. С. 343-351.

Столяров В.П. К паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища / Там же. 1952. Т. 71, № 4. С. 261-285.

Столяров В.П. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища // Там же. 1954а. Т. 72, № 4. С. 160-187.

Столяров В.П. Паразитофауна промысловых рыб Рыбинского водохранилища за первые 7 лет его существования // Тр. пробл. совещ. Зоол. ин-та АН СССР. 1954б. Вып. 4. С. 54-56.

Столяров В.П. Паразитарные болезни рыб верхней Волги на участках Ярославской и Калининской областей // Учен. зап. Ленингр. с.-х. ин-та. 1955. Вып. 9. С. 180-201.

Стрижник Л.В. Влияние повышенных температур на сроки развития и продолжительность жизни некоторых лентецов рыб // Паразиты

и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка, 1982. С.198-201.

Стрелков Ю.А., Шульман С.С. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитол. сб. Л., 1971. Т. 25.

Стрижак О.Н. Динамика зараженности леща гвоздичником Caryophyllaeus laticeps (Pallas, 1781) (Cestoda, Caryophyllidae) в Иваньковском водохранилище в условиях влияния теплых вод Канаковской ГРЭС // Изв. Гос. НИИОРХ. 1971? Т.75. С. 150-153.

Теллль Х.И. О паразитах рыб, обитающих в малых озерах Южной Эстонии // Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс: Минтис, 1968а. С. 216-218.

Теллль Х.И. О паразитах рыб Чудского озера // Тр. Карельск. отд-ния Гос. НИИОРХ. 1968б. Т. 5, № 1. С. 560-565.

Тетерюк П.М., Сапожников Г.И. Сезонная и возрастная динамика кавиоза карпов в Башкирской АССР // Тез. докл. науч.-произ. конф. по пробл. "Паразитарные болезни с.-х. животных". Минск, 1972. С. 113-114.

Тимошечкина Л.Г. Особенности ультраструктуры покровов и железистого аппарата Caryophyllaeus laticeps. // Биология внутренних вод. Л., 1984. № 62. С. 51-55.

Титова С.Д. Паразиты рыб реки Томи // Тр. Том. ун-та. 1946. Т. 97. С. 137-150.

Титова С.Д. Паразиты рыб водоемов окрестностей Томска // Там же. 1951. Т. 115. С. 59-70.

Титова С.Д. Паразитофауна рыб реки Бии // Заметки по флоре и фауне Сибири : Тр. Том. ун-та. 1954а. № 21. С. 87-100.

Титова С.Д. Паразиты рыб Телецкого озера // Тр. пробл. и тем. совещ. Зоол. ин-та АН СССР. М.; Л., 1954б. Вып. 4. С. 79-84.

Титова С.Д. Паразитофауна карповых, акклиматизированных в Западной Сибири // Тез. докл. УШ совещ. по паразитол. проблемам. М.; Л., 1955. С. 151-152.

Титова С.Д. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1965. 173 с.

Титова С.Д., Гундризер А.Н., Пронин Н.М. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб водоемов Сибирского округа Ледовитоморской провинции // Симпоз. "Паразиты и болезни рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР)": Тез. докл. Тюмень, 1971. С. 69-73.

Титова С.Д., Никулина В.Н., Скрипченко Э.Г., Соусь С.М. Паразиты и болезни рыб сельскохозяйственных водоемов Западной Сибири // Вопросы сельскохозяйственного рыбоводства и гидробиологии Западной Сибири. Барнаул. 1967. С. 178-185.

Трофименко В.Я. О гельминтофауне рыб Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. М., 1963. С. 351-354.

Трофименко В.Я. К вопросу о генезисе гельминтофауны пресноводных рыб Азиатской субарктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1969. № 6. С. 912-918.

Турлаков А.П. Некоторые данные о паразитофауне рыб прудовых хозяйств Смоленской области // Тр. Смолн. н.-и. вет. станции. 1969. Вып. 3. С. 137-141.

Флоринская А.А. Паразитофауна рыб Ангары в зоне будущего Усть-Илимского водохранилища // УІ Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. М., 1974. С. 276-279.

Холодковский Н.А. (Cholodkovsky N.). Notes helminthologiques, 2 // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук. 1915. Т. 20. С. 164-166.

Холодковский Н.А., Костылев Н.Н. Объяснительный каталог коллекции паразитических червей Зоологического кабинета Военно-медицинской академии. Пб. 1916. Вып. 2: Ленточные, одиночные ленточные глисты и скребни.

Чаплина А.М., Анцишкина Л.М. Паразитофауна рыб системы среднего течения Днепра на участке Кременчуг-Днепродзержинск. // Вест. н.-и. ин-та гидробиологии. Днепропетр. ун-та. 1960. Т. 12. С. 241-252.

Чернова Т.Н. Материалы к фауне паразитических червей рыб озер Палеостоми и Джапана // Тр. н.-и. рыбхоз. станции Грузии. 1968. Т. 13. С. 44-52.

Чернова Т.Н. Зоогеографическая паразитофауна рыб водоемов Колхидо-Анатолийского участка // УШ науч. конф. паразитологов. Украины: Тез. докл. Киев, 1975. С. 170-174.

Чернова Т.Н. Паразитофауна бентосоядных рыб озер Палеостоми и Джапана // Рыбохозяйственные исследования внутренних водоемов Грузии. М., 1981. С. 27-47.

Чечина А.С. Заболевания рыб в прудовых хозяйствах БССР // Учен. зап. Белорус. ун-та. 1953. № 17. С. 274-277.

Чечина А.С. Заболевания рыб и меры борьбы с ними в прудовых хозяйствах БССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1957.

Чечина А.С. Сезонные и возрастные изменения паразитофауны карпов в прудовых хозяйствах Белорусской ССР // Тр. Белорус. н.-и. ин-та рыб. хоз-ва. Минск, 1960а. Т. 3. С. 107-118.

Чечина А.С. Паразитофауна рыб некоторых озер Белорусской ССР // Там же. 1960б. Т. 3. С. 197-202.

Чечина А.С. Важнейшие заболевания карпов в прудовых хозяйствах Белоруссии // Вопросы рыбного хозяйства. Минск, 1962а. С. 111-128.

Чечина А.С. Систематический обзор паразитов рыб в прудовых хозяйствах Белоруссии // Там же. 1962б. С. 124-140.

Чечина А.С. Паразитофауна серебрянного карася, акклиматизированного в прудовых хозяйствах Белоруссии // Тр. Белорус. н.-и. ин-та рыб. хоз-ва. Минск, 1972. № 8. С. 155-157.

Чечина А.С., Масленникова Е.И., Ципина А.Е., Екельчик Р.З. Санитарно-эпизоотическое состояние прудовых хозяйств Белоруссии // Материалы ХУІ конф. по изуч. внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1971. С. 232-234.

Чечина А.С., Ципина А.Е. Паразитофауна карпов при выращивании их в садках водоема-охладителя Березовской ГРЭС // Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск, 1973. С. 76-83.

Чиабершвили Е.А. К изучению гельминтофауны пресноводных рыб Грузинской ССР // Материалы ВОГ, посвящ. 40-й годовщине Великой Октябрьской Социалистической Революции. М., 1957. Ч. 2. С. 129-130.

Чибиченко Н.Т., Токобаев М.М. Олигохеты фауны Киргизии как промежуточные хозяева гельминтов // Изв. АН КиргССР. 1972. № 1. С. 37-46.

Шарапова Н.И. Экспериментальная оценка методов уничтожения олигохет в рыбных прудах // Водные мелощетинковые черви: Материалы П Всесоюз. симпоз. Борок, 1972. С. 154-162.

Шарапова Н.И. О патогенном влиянии гвоздичника Khawia sinensis на сеголетков карпа // УІ Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. М., 1974. С. 296-301.

Шевченко Н.Н. Паразиты рыб реки Северного Донца в среднем течении // Тр. Н.-и. ин-та биологии и биол. фак. Харьк. ун-та. 1956а. Т. 23. С. 269-301.

Шевченко Н.Н. Паразиты рыб реки Северного Донца // Учен. зап. Харьк. ун-та. 1956б. Т. 67. С. 269-301.

Шубич М.Г., Могильная Г.М. Гликопротеины и протеогликаны. Принципы и методы их гистохимического анализа // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1979. Т. 57, № 8. С. 92-99.

Шульман Р.Е. Годичные изменения паразитофауны рыб оз. Селигер // Симпоз. по паразитам и болезням рыб и водным беспозвоночным: Тез. докл. М.; Л.; Наука, 1966. С. 32-33.

Шульман Р.Е. О закономерностях и факторах, обусловливающих сезонную динамику зараженности рыб паразитами // Экология и экспериментальная паразитология. Л., 1979. Вып. 2. С. 117-136.

Шульман Р.Е., Кулемина И.В. Обзор паразитов рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. С. 10-13.

Шульман С.С. Паразиты рыб водоемов Латвийской ССР // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1949. Т. 4. С. 278-281.

Шульман С.С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958а. С. 184-246.

Шульман С.С. Специфичность паразитов рыб // Там же. 1958б. С. 109-121.

Шульман С.С. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер // Тр. Сямозер. компл. экспедиций Карел. фил. АН СССР. Петрозаводск, 1961. № 2. С. 173-244.

Шульман С.С., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука, 1974. 108 с.

Шумило Р.П. К вопросу о паразитофауне рыб низовьев реки Днестра // Изв. Молд. фил. АН СССР. 1958. Т. 8, № 53. С. 31-41.

Шумило Р.П., Кулаковская О.П. Ихтиопаразитофауна реки Днестра // Паразиты животных Молдавии и вопросы краевой паразитологии. Кишинев: Картя Молдавеняска, 1963. С. 45-56.

Щербина А.К. Основные принципы борьбы с болезнями рыб в условиях водохранилищ и естественных водоемов // Рыб. хоз-во. 1953. № 12. С. 40-43.

Щербина А.К. Болезни рыб и меры борьбы с ними. Киев: Изд-во АН УССР, 1960а. 334 с.

Щербина А.К. Болезни прудовых рыб. М.: Изд-во М-ва сел. хоз-ва СССР, 1960б. 40 с.

Щупаков И.Г. Паразитофауна местных и акклиматизированных рыб озер Зауралья, ее зависимость от воздействия внешней среды, рыбохозяйственное и эпидемиологическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1953. 20 с.

Щупаков И.Г. О заболеваниях рыбы в Каме и Камском водохранилище и причинах этого заболевания // Тр. Урал. фил. АН СССР. 1959. № 5. С. 211-220.

Юнчис О.Н. Паразитофауна рыб Ковдозерского водохранилища и Иманды // Рыбы Мурманской области. Мурманск, 1966. С. 130-134.

Юхименко С.С. Возрастные изменения паразитофауны амурского сазана в реке Амур // VI Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. М., 1974. С. 309-313.

Adamczyk L.H. Parazytofauna karasia srebrzystego (Carassius auratus Gibelio Bloch, 1783) ze stawow karpiowych Pojezierza Leczynsko-Wlodawskiego // Wiad. parazytol. 1979. T. 25. S. 339-347.

Anderson I.G., Haslewood G.A.D. Comparative studies of Bile Salts 15. The natural occurrence and preparatio of allocholic acid // Biochem. J. 1962. Vol. 85. P. 236-242.

Anderson R.M. Population dynamics of the cestode Caryophyllaeus laticeps (Pallas, 1781) in the (Abramis brama L.) // J. Anim. Ecol. 1974a. Vol. 43. P. 305-321.

Anderson R.M. Mathematical models of host-helminth parasite interactions // Ecological stability / Ed. M.B.Usher, M.H.Williamson. L., 1974b. P. 43-70.

Anderson R.M. Seasonal variation in the population dynamics of Caryophyllaeus laticeps // Parasitology. 1976. Vol. 72. P. 281-305.

Anderson R.M. Depression of host population on abundance by direct life cycle macroparasites // J. Theor. Biol. 1980. Vol. 82, N 2. P. 281-311.

Anthony J.D. Atractolytocestus huronensis n.gen., n.sp., Caryocestus n.gen. (Cestoda: Lytocestidae) with notes on the biology of the former and a review of the Lytocestidae: Ph. D. Thes. Michigan, 1952. 71 p.

Anthony J.D. Atractolytocestus huronensis n.gen., n.sp. (Cestoda: Lytocestidae) with notes on its morphology // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1959. Vol. 77. P. 383-390.

Anthony J.D. Parasites of eastern Wisconsin fishes // Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts and Lett. 1963. Vol. 52. P. 83-95.

Baer J.G. Ecology of animal parasites. Urbana: Univ. Ill. press, 1951. 224 p.

Baer J.G. Ecology of animal parasites. 2nd ed. Urbana: Univ. Ill. press, 1952. 224 p.

Baer J.G. Cestoda // Zool. Iceland. 1962. Vol. 2, N 12. P. 1-63.

Bangham R.V. Parasites from the fish of Buckey - Lake Ohio // Ohio J. Sci. 1941. Vol. 41. P. 441-448.

Bangham R.V., Adams J.R. A surwey of the parasites of freshwater fishes from the mainland of British Columbia // J. Fish. Res. Board Canada. 1954. Vol. 11. P. 673-708.

Bangham R.V., Venard C.E. Studies on the parasites of Reelfoot Lake fishes // Tenn. Acad. Sci. 1942. Vol. 17. P. 22-38.

Baylis H.A. Some parasitic worms, mainly from fishes, from Lake Tanganyika // Annu. Mag. Nat. Hist. 1928. Vol. 1. P. 552-562.

Beguin F. Etude au microscope électronique de la cuticule et de ses structures associées chez quelques cestodes. Essai d'histologie comparée // Ztschr. Zellforsch. 1966. Vol. 72. P. 30-46.

Berg K. Biological studies on the River Susaa // Folia limnol. scand. 1948. Vol. 4. P. 40-54.

Björkman N., Thorsell W. On the fine morphology of the formation of egg-shell globules in the vitelline glands of liver fluke (Fasciola hepatica L.) // Exp. Cell Res. 1963. Vol. 32. P. 153-156.

Bonsdorf M. et al. Cellular composition of plerocercoides of Diphyllobothrium dendriticum (Cestoda) // Acta zool. fenn. 1971. Vol. 132. P. 1-25.

Bovien P. Caryophyllaeidae from Java // Vid. medd. Dan. naturhist. foren. 1926. Vol. 82. P. 157-181.

B r a t e n T. The fine structure of the tegument of Diphyllobothrium latum (L.). A composition of the plerocercoid and adult stages // Ztschr. Parazitenk. 1968. Vol. 30. P. 104-112.

B r a u n M. Cestodes // Vermes. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-reichs. Leipzig, 1894-1900. S. 927-1731.

B r i g g s T., B u s s j a e g e r C. Allocholic acid the major component in bile from the river carpsucker, Carpiodes carpio (Rafinesque) (Catostomidae) // Comp. Biochem. and Physiol. B. 1972. Vol. 42. P. 493-496.

B u c h w a l l B.Z., U l m e r M.J. Effects of temperature stress on the development of procercoids of Biacetabulum macrocephalum McCrae, 1962 (Cestoda: Caryophyllaeidae) // J. Parasitol. Abstr. Sec. 2.1964. Vol. 50. N 3. P. 45.

B u r m e i s t e r H. Zoonomische Briefe // Allgeneine Darstellung der thierischen Organisen 2. Th. Leipzig: Wigand, 1856. 470 S.

B u r t M. D.B., J a r e c k a L. Phylogenetic host specificity of cestodes // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur. A. 1982. Vol. 123. P.47-51.

C a l e n t i n e R.L. Archigetes iowensis n.sp. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from Cyprinus carpio L. and Limnodrilus hoffmeisteri Claparaede // J. Parasitol. 1962. Vol. 48. P. 513-524.

C a l e n t i n e R.L. The life cycle of Archigetes iowensis (Cestoda: Caryophyllaeidae) // Ibid. 1964. Vol. 50. P. 454-458.

C a l e n t i n e R.L. The biology and taxonomy of Biacetabulum (Cestoda: Caryophyllaeidae) // Ibid. 1965. Vol. 51. P. 243-248.

C a l e n t i n e R.L. Larval development of four Caryophyllaeid cestodes // Proc. Lowa Acad. Sci. 1967. Vol. 72. P. 418-424.

C a l e n t i n e R.L. Biology of Archigetes (Caryophyllaeidae) in Limnodrilus hoffmeisteri (Tubificidae) // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1984. Vol. 51. N 1. P. 109-112.

C a l e n t i n e R.L., C h r i s t e n s e n B., C h r i s t e n s e n L. Specificity of caryophyllaeid cestodes for their intermediate hosts // J. Parasitol. 1970. Vol. 56. P. 346-349.

C a l e n t i n e R.L., D e L o n g V.L. Archigetes sieboldi (Cestoda: Caryophyllaeidae) in North America // Ibid. 1966. Vol. 52. P. 428-431.

C a l e n t i n e R.L., F r e d r i k s o n L.H. Periodicity of Caryophyllaeid cestodes in the white sucker, Catostomus commersoni (Lacépéde) // Iowa State J. Sci. 1965. Vol. 39. P. 243-250.

C a l e n t i n e R.L., M a c k i e w i c z J.S. Monobothrium ulmeri n.sp. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from North American Catostomidae // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1966. Vol. 85. P. 516-520.

C a l e n t i n e R.L., U l m e r M. Khawia iowensis n.sp. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from Cyprinus carpio L. in Iowa // J. Parasitol. 1961. Vol. 47. P. 795-805.

C a l e n t i n e R.L., W i l l i a m s D.D. Larval development of Glaridacris confusa (Cestoda: Caryophyllaeidae) // Ibid. 1967. Vol. 53. P. 692-693.

C a m e r o n T. Parasites and parasitism. N.Y.: Wiley, 1956. 322 p.

C a r u s J.V. Roderthiere, Würmer, Echinodermen, Coelenteraten und Protozoen // Handbuch der Zoologie. Leipzig: Engelmann, 1863. Bd. 2. S. 422-600.

C h u b b J.C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes // Adv. Parasitol. 1971.Vol. 15. P. 133-139.

C h u b b J.C.Seasonal occurrence of helminths in freshwaret fishes. Pt IV. Adult Cestoda, Nematoda and Acanthocephala // Ibid.1982. Vol. 20. P. 1-202.

C l a u s C. Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkorpers // Wien. klin. Woch.-Schr. 1889. Bd. 2. S.697-718.

C o h n L.Die Anatomie eines neuen Fischcestoden // Zentr.-Bl. Bakteriol., Parasitenk. und Infektinskrankh. Abt. I. 1908. Bd. 46. S. 134-139.

C o n v a y-J o n e s P.B., R o t h m a n A.H. Hymenolepis microstoma: ultrastructural localisation of adenyl cyclase in the tegument // Exp. Parasitol. 1978. Vol. 46. N 2. P. 152-156.

C o o p e r A.R. Glaridacris catostomi n.g. n. sp. a cestodarian parasite //Trans.Amer.Microsc.Soc. 1920. Vol.39. N 1. P.5-24.

D a r l i n g t o n P.J. (Jr.). Zoogeography: The geographic distribution of animals. N.Y.: Wiley, 1957. 675 p.

D i e s i n g C.M. Systema Helminthum. Vindbonae: Braunmüller, 1850. Vol. 1. 670 p.

E d e l e n y i B. Magyarorszag allativilaga. Kat. 2. Porifera, Cnidaria, Plathyhelminthes. Füz. 6. Galandfergek I. - Cestoidea I. Bp.: Acad. Kiado, 1975. 76 l.

E r g e n s R. Helminthofauna ryb dvou Jihočskych rybnicnich soustav. I. Cestoidea. - Tasemnice // Ceskosl. parasitol. 1961. Sw. 8. S. 137-150.

E r g e n s R., L o m J. Puvodci parasitarnich nemoci ryb. Praha, 1970. 383 st.

E r g e n s R., G u s s e v V.A., I z j u m o v a N.A., M o l n a r K. Parasite fauna of fishes of the Tisa River Basin // Rozpr. CSAV. MPV. 1975. Sv. 85. S. 3-117.

E u z e t L. Essai sur la phylogénèse des cestodes à la lumiére de faits nouveaux // I.C.O.P.A. III. 1974. proc. I. Sec.B3. P. 378-379.

F i s c h t h a l J.H. A new genus and species of Caryophyllaeidae from fishes // J. Parasitol. 1950. Vol. 36. P. 28.

F i s c h t h a l J.H. Pliovitellaria wisconsinensis n. g. n. sp. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from Wisconsin cyprinid fish // Ibid. 1951. Vol. 37. P. 19-194.

F i s c h t h a l J.H. Hypocaryophyllaeus gilae n. sp. from the Utah chub, Gila straria in Wyoming // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1953. Vol. 20. N 3. P. 113-117.

F i s c h t h a l J.H. Biolovarium nocomis Fischthal 1953 (Cestoda: Caryophyllaeidae) from the Horny-head chub, Nocomis biguttatus (Kirtland) // Ibid. 1954. Vol. 21. P. 117-124.

F i s c h t h a l J.H., C a r s o n D.O., V a u g h t R.S. Size allometry of the caryophyllidean cestode Glaridacris laruei from the white sucker // J. Parasitol. 1982. Vol. 68. P. 1175-1177.

F o t e d a r D.N. On a new Caryophyllaeid cestode Adenoscolex oreini gen. et sp. nov. from freshwater fish in Kashmir, and a note on some related genera //J. Helminthol. 1958. Vol. 32. N 1/2. P. 1-16.

F r e d r i k s o n L.H., U l m e r M.J. Caryophyllaeidae cestodes from two species of redhorse (Moxostoma) // Proc. Iowa Acad. Sci. (1965). 1967. Vol. 72. P. 444-461.

F r e e m a n R. Ontogeny of Cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics // Adv. Parasitol. 1973. Vol. 11. P. 481-557.

Ruhrmann O. Cestodes // Catalogue des Invertebres de la suisse. Genève: Mus.Hist. Natur., 1926. Fasc. 17. 150 p.

Fuhrmann O. Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes, Cestoidea // Kükenthal's Handbuch der Zoologie. 1931-1933. Bd. 2. S. 141-416.

Fuhrmann O., Baer J.G. Zoological results of the third Tanganyika expedition conducted by Dr. W.A.Cunnington, 1904. 5. Report on the Cestoda // Proc. Zool. Soc. London. 1925. P.79-100.

Furtado J.I. A new Caryophyllaeid cestode, Lytocestus parvulus sp. nov. from a Malayan catfish // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 13. 1963. Vol. 6. P. 97-106.

Gibson D.I., Valtonen E.T. Two interesting record of tapeworms from Finnishwaters // Aquilo Ser. Zool. 1983. Vol. 22. P. 45-49.

Gmelin J.F. Caroli à Linné.....Systema Naturae // Vermes. 1790. T. 1: Para VI. P. 3021-3910.

Graeber K., Storch V. Elektronenmikroskopische and morphometrische Untersuchungen am Integument von Cestoda und Trematoda (Plathelminthes) // Zool. Anz. 1979. Bd. 202. S. 331-347.

Grey A.J. The chromosomes of Glaridacris laruei (Lamout) Hunter (Cestoidea: Caryophyllidea) with observations on morphological variation and spermatogenesis: M. Thes. New York at Albany, 1972.

Grey A.J., Mackiewicz J.S. Chromosomes of the Caryophylliden Tapeworm Glaridacris laruei // Exp. Parasitol. 1974. Vol. 36. P. 159-166.

Grey A.J., Mackiewicz J.S. Chromosomes of caryophyllidean cestodes: diploidy, triploidy, and parthenogenesis in Glaridacris catostomi // Intern. J. Parasitol. 1980. Vol. 10. N 5/6. P. 397-407.

Griffith R.E. Preliminary survey of the parasites of fish of the Polouse area // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1953. Vol. 72. P. 51-57.

Gruber A. Zur Kenntnis des Archigetes sieboldi // Zool. Anz. 1881. Bd. 4. S. 89-91.

Gupta S.P. Caryophyllaeidea (Cestoda) from freshwater fishes of India // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1961. Vol. 28. P. 38-50.

Gustafsson M. The histology of the neck region of plerocercoids of Triaenophorus nodulosus (Cestoda, Pseudophyllidea) // Acta zool. fenn. 1973. Vol. 138. P. 1-16.

Haderlie E.C. Parasites of the fresh-water fishes of northern California // Univ.Cal. Publ. Zool. 1953. Vol. 57. P. 303-440.

Hamilton W.D. Sex versus non-sex versus parasite // Oikos. 1980. Vol. 35, N 2. P. 282-290.

Hayunga E.G. An electron microscope study of the tegument of Hunterella nodulosa Mackiewicz et McCrae, 1962 (Cestoidea: Caryophyllidea): M. Thes. New York at Albany, 1974.

Hayunga E.G., Mackiewicz J.S. An electron microscope study of the tegument of Hunterella nodulosa Mackiewicz and McCrae, 1962 (Cestoidea: Caryophyllidea) // Intern. J. Parasitol. 1975. Vol. 5. P. 309-319.

Hess E. Ultrastructural study of the tetrathyridium of Mesocestoides corti Hoeppli, 1925: tegument and parenchyma // Ztschr. Parasitenk. 1980. Vol. 61. P. 135-159.

Hoar W.S. General and comparative physiology. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1966. 815 p.

Hoffman G.L. Parasites of fish of Turtle River, North Dakota // Proc. N.D. Acad. Sci. 1957. Vol. 7. P. 12-19.

Hoffman G.L. Parasites of North American freshwater fishes. Berkely: Univ. Cal. press, 1967. 486 p.

Hsü H.F. Contribution à l'étude de Cestodes de Chine // Rev. Suisse zool. 1935. Vol. 42 (22). P. 477-570.

Hugghins E.J. Studies on parasites of fishes in South Dakota // J. Parasitol. Suppl. 1958. Vol. 44. P. 33.

Hugghins E.J. Parasites of fishes in South Dakota // Agr. Exp. Sta. S.D. State College and Dep. Game, Fish and Parks Bull. 1959. N 484. P. 1-73.

Hunter G.W. Notes on the Caryophyllaeidae of North American // J. Parasitol. 1927a. Vol. 14. P. 16-26.

Hunter G.W. Studies on the Caryophyllaeidae of North America // Ill. Biol. Monogr. 1927b. Vol. 11, N 4. P. 1-186.

Hunter G.W. New Caryophyllaeidae from North America // J. Parasitol. 1929 Vol. 15. P. 185-192.

Hunter G.W. Studies on the Caryophyllaeidae of North America // Ill. Biol. Monogr. 1930. P. 371-556.

Hyman L.H. The Invertebrates; Plathyhelmintes and Rhynchocoela. N.Y.: McGraw-Hill, 1951. Vol. II. 550 p.

Janicki C. Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen. I. Triaenophorus nodulosus (Pall.) // Corresp. Bl. Schweiz. Aerzte. 1918. Bd. 40 (4). S.1343-1349.

Janicki C. Über die jüngsten Zustande von Amphilina foliacea in der Fischleibeshöle, sowie generelles zur Auffassung des Genus Amphilina G. Wagen // Zool. Anz. 1930. Bd. 90. S. 190-205.

Janiszewska J. Paraglaridacris silesiacus n.g. n.sp. de la famille Caryophyllaeidae // Zool. pol. 1950a. T. 5 (7). S. 67-72.

Janiszewska J. Biacetabulum sieboldi Szidat est-elle la forme adulte d'Archgetes sieboldi Leuck.// Ibid. 1950b. T. 5. S. 57-65.

Janiszewska J. Caryophyllaeus brachycollis n. sp. from cyprinoid fishes // Ibid. 1953. T. 6. S. 57-68.

Janiszewska J. Caryophyllaeidae europejskie ze szezegolnym uwzglednieniem Polski// Trav. Soc. Sci. et Lett. t-wa nauk. Ser.B. Wroclaw, 1954. N 66. S. 1-73.

Janiszewska J. Archigetes brachyurus Mrazek - Paraglaridacris silesiacus Janiszewska. Considerations concerning the genus Archigetes Leuckart, proposal to introduce lower systematic entities (subgenera and subspecies) in Caryophyllaeidae: Abstract // Wiad. parazytol. 1964. T. 10. S. 543-544.

Jara Z., Kozubek Z, Poloczek-Adamowicz A., Kamyk B. Aktywnosc fosfatazy kwasnej w homogenatach tasiemcow: Khawia sinensis (Hsü, 1935) i Bothriocephalus gowkongensis (Yeh, 1955) // Ibid. 1984. T. 30. S. 197-205.

Jaza Z., Szerow D. Zmiany histopatologiczne i lokalizacja tasiemca Khawia sinensis w jelicie karpi (Cyprinus carpio L.) // Ibid. 1981. T. 27. P. 695-703.

Jarecka L. Phylogeny and evolution of life cycles of Cestoda from fresh water and terrestrial vertebrates // J. Parasitol. Sect. 2. 1970. Vol. 56. P.169-170.

Jarecka L., Michajlow W., Burt M.D.B. Comparativ ultrastructure of cestoda larvae and Janicki's cercomer Theory // Acta parasitol. pol. 1981. Vol. 28, N 1/2. P. 65-72.

Johnston T.H. An Australian caryophyllaeid cestode // Proc. Linn. Soc. N.South Wales. 1924. Vol. 49. P. 339-347.

Johnston T.H., Muirhed N. Some australian Caryophyllaeid Cestodes // Rec. South Austral. Mus. 1950. Vol. 9 (3). P. 339-348.

Johri G.N.On remarkable new Caryophyllaeid Cestode, Hunteroides mystei g. et sp. nov. from a fish water in Dehli state // Ztschr. Parasitenk. 1959. Vol. 19 (4). P. 368-374.

Jones A.W., Mackiewicz J.S. Naturally occurring triploidy and partheñogenesis in Atractolytocestus huronensis Anthony (Cestoidea: Caryophyllidea) from Cyprinus carpio L. in North America // J. Parasitol. 1969. Vol. 55. P. 1105-1118.

Joyeux Ch.H., Baer J.G. Cestodes. Fauna de France. P., 1936. Vol. 30. 613 p.

Joyeux Ch.H., Baer J.G. Class des Cestodes. Trite de zoologie. P.: Masson et cie, 1961. Vol. 4: Premier foscicle. 944 p.

Kazacos K., Mackiewicz J.S. Spermatogenesis in Hunterella nodulosa Mackiewicz and McCrae, 1962 (Cestoidea: Caryophyllidea) // Ztschr. Parasitenk. 1972. Vol. 38. P. 21-31.

Kennedy C.R. The biology of some freshwater oligochaetes: Ph. D. Thes. Liverpool, 1964.

Kennedy C.R. The life-history of Archigetes limnodrili (Yamaguti) (Cestoda: Caryophyllaeidae) and its development in the invertebrate host // Parsitology. 1965. Vol. 55. P. 427-437.

Kennedy C.R. Taxonomic studies on Archigetes Leuckart, 1878 (Cestoda: Caryophyllaeidae). Parasites of some Irish freshwater fish // Irish Natur. J. 1966. Vol. 15, N 7. P. 186-196.

Kennedy C.R. Population biology of the cestoda caryphyllaeus laticeps (Pallas, 1781) in dace, Leuciscus leuciscus L. of the river Avon // J. Parasitol. 1968. Vol. 54. P. 538-543.

Kennedy C.R. Tubificid oligochaetes as food of coarse fish // Proc. Fourth Brit. Course Fish Conf. Liverpool, 1969a.

Kennedy C.R. Seasonal incidence and development of the cestode Caryophyllaeus laticeps (Pallas) in the river Avon //Parasitology. 1969b. Vol. 59. P. 783-794.

Kennedy C.R. The population biology of helminth of British freshwater fish // Symp. Brit. Soc. Parasitol. L., 1970. Vol. 8. P. 145-159.

Kennedy C.R. The effects of temperature upon the establishment and survival of the cestode Caryophyllaeus laticeps in orfe, Leuciscus idus // Parasitology. 1971. Vol. 63. P. 59-66.

Kennedy C.R. Ecological animal parasitology. Oxford: Blackwell Sci, 1975. 163 p.

Kennedy C.R., Chubb J.C. Forekomsten of baendelormeslaegten Archigetes Leuckart 1869 (Cestoda: Caryophyllidea) i Danmark // Flora og fauna. 1963. Vol. 69. P. 9-10.

Kennedy C.R., Walker P.J. Evidence for an immune response by dace, Leucescus leuciscus, to infections by the cestode Caryophyllaeus laticeps // J. Parasitol. 1969. Vol. 55. P. 579-582.

Krueger R.F. A survey of the helminth parasites of fishes from Van Buren Lake and Rocky Ford Creek // Ohio J. Sci. 1954. Vol. 54. P. 277-279.

Küchenmeister G.F.H. Uber eine Abart der Taenia coenurus, d. h. des Bandwurms von der dis Quese des Schafes und des Rindes herstammen // Allg. Dt. Naturhist. Ztg. 1855. Bd. 1. S. 191-194.

Kulmatycki W.J. Caryophyllaeus niloticus nov. sp. // Results of the Swedish Zool. Exped. to Egypet and the White Nile 1901 under the Direction of L.A.Jägerskiöld. 1924. Vol. 27 (A). P. 1-19.

Kuperman B.Y., Davydov V.G. The fine structure of frontal glands in adult Cestodes // Intern. J. Parasitol. 1982. Vol. 12. P. 285-293.

Lamont M. Two new parasitic flatworms // Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. 1921. N 93. P. 7.

Lawrence J.L. Effects of season, host age, and sex on endohelminth of Catostomus commersoni // J. Parasitol. 1970. Vol. 56. P. 567-571.

Leuckart K.G.F.R. Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederne Thiere für 1869 (Erste Hälfte) // Arch. Naturgesch. 1869. Bd. 35, N 2. S. 207-244.

Leuckart K.G.F.R. Archigetes sieboldi, eine geschlechtsreife Cestodenamme // Ztschr. Wiss. Zool. Suppl. 1878. Bd. 30. S. 595-606.

Linton E. On fish entozoa from Yellow-stone National Park // Rep. US Commis. of Fish and Fisheries for 1889 to 1891. 1893. P. 545-564.

Linton E. Notes on cestode parasite of fishes // Proc. US Nat. Mus. 1897. Vol. 20. P. 423-456.

Linton E. Cestodes parasites of teleost fishes of the Woods Hole region // Ibid. 1941. Vol. 90. P. 417-442.

Llewellyn J. The evolution of parasitic platyhelminths // Evolution of parasites / Ed. H.E.R.Taylor: Third Symp. Brit. Soc. Parasitol. Oxford: Blackwell, 1965. P. 47-78.

Lönnberg E. Beiträge zur Phylogenie der parasitischen Plathelminthen // Zentr.-Bl. Bakteriol. und Parasitenk. 1897. Bd. 21. S. 674-731.

Löser E. Der Feinbau des Oogenotop bei Cestoden // Ztschr. Parasitenk. 1965. Bd. 25. S. 413-458.

Lühe M.F. Parasitische Plattwürmer. II. Cestodes. Die Süsswasserfauna Deutschlands. Jena: Fischer, 1910. H. 18. 153 S.

Lumsden R.D. Cytological studies on the absorptive survaces of cestodes. Synthesis, and intercellular transport of protein in the strobilar tegument of Hymenolepis diminuta / Ztschr. Parasitenk. 1965. Vol. 28. P. 1-13.

Lumsden R.D. Cytological studies on the absorbtive surfaces of cestodes. I. The fine structure of the strobilar tegument // Ibid. 1966. Vol. 27. P. 355-382.

Lumsden R.D., Oaks J., Muellar J. Brush Border development in the tegument of tapeworm Spirometra mansonoides // J. Parasitol. 1974. Vol. 60. P. 209-226.

Lumsden W.H.R. Advanced in parasitology. L.: Acad. press, 1981. Vol. 19. 255 p.

Lynsdale J. On two new species of Lytocestus from Burma and the Sudan respectively // J. Helminthol. 1956. Vol. 30. P. 87-96.

Lyons K.M. Epidermis of parasitic platyhelminths //Symp. Zool. Soc. L., 1977. Vol. 39. P. 97-144.

Lyster L.L. Parasites of fresh-water fish. II: parasitism of speckled and lake trout and the fish found associated with them in Lake Commandant // Canad. J. Res. Sec. D. 1940. Vol. 18 (2). P. 66-78.

I5.3ак.I84

M a c k i e w i c z J.S. Fish hosts of the Caryophyllidea (Cestoda) // J. Parasitol. Sect. 2. Abstr. 1959. Vol. 45. P. 25.

M a c k i e w i c z J.S. Studies on the Caryophyllaeidae (Cestoidea) of Catostomus commersoni (Lacèpéde), with emphasis on those from fish near Ithaca, New York (Tompkins Country) // Dis. Abstr. 1961a. Vol. 21. P. 3566-3567.

M a c k i e w i c z J.S. Brief summary of the North American Caryophyllaeidae (Cestoidea) and their vertebrate hosts // Wiad. parazytol. 1961b. T. 7. S. 839-842.

M a c k i e w i c z J.S. Distribution and vertebrate hosts (Pisces) of Glaridacris catostomi Cooper, 1920 (Cestoidea: Caryophyllaeidae) // J. Parasitol. Suppl. 1962a. Vol. 48. P. 45.

M a c k i e w i c z J.S. Systematic position of Caryophyllaeus fuhrmanni Szidat, 1937 and Lytocestus alestesi Lynsdale, 1956 (Cestoidea: Caryophyllaeidea) // Rev. Suisse zool. 1962b. Vol.69. P. 729-735.

M a c k i e w i c z J.S. Monobothrium hunteri sp. n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from Catostomus commersoni (Lecèpéde) (Pisces: Catostomidae) in North America // J. Parasitol. 1963a. Vol. 49. P. 723-730.

M a c k i e w i c z J.S. Subfamili status of Bovieninae Fuhrmann, 1931 (Cestoidea: Caryophyllaeidae) // Ztschr. Parasitenk. 1963b. Vol. 23. P. 92-98.

M a c k i e w i c z J.S. Variations and host-parasite relationships of caryophyllaeids (Cestoidea) from fish of Lake Texoma, Marshall-County Oklahoma // J. Parasitol. Abstr. Sect. 2. 1964. Vol. 50. P. 31.

M a c k i e w i c z J.S. Redescription and distribution Glaridacris catostomi Cooper, 1920 (Cestoidea: Caryophyllaeidae) // J. Parasitol. 1965a. Vol. 5. P. 554-560.

M a c k i e w i c z J.S. Isoglaridacris bulbocirrus gen. et sp. n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from Catostomus commersoni in North America // Ibid. 1965b. Vol. 51. P. 377-381.

M a c k i e w i c z J.S. Vitellogenesis and eggshell formation in Caryophyllaeus laticeps (Pallas) and Caryophyllaeides fennica (Schneider) (Cestoidea: Caryophyllaeidae) // Ztschr. Parasitenk. 1968a. Vol. 30. P. 18-32.

M a c k i e w i c z J.S. Two new caryophyllaeid cestodes from the spotted sucker, Minytrema melanops (Raf.) (Cathostomidae) // J. Parasitol. 1968b. Vol. 54. P. 808-813.

M a c k i e w i c z J.S. Penarchigetes oklensis gen. et sp. n. and Biacetabulum carpiodi sp. n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from Catostomid Fish in North America // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1969. Vol. 36. P. 119-126.

M a c k i e w i c z J.S. Edlintonia ptychocheila gen. n., sp. n. (Cestoidea: Capingentidae) and other Caryophyllid Tapeworms from Cyprinid Fishes of North America // Ibid. 1970. Vol. 37. P.110-118.

M a c k i e w i c z J.S. Caryophyllidea (Cestoidea): A review // Exp. Parasitol. 1972a. Vol. 31. P. 417-512.

M a c k i e w i c z J.S. Two new species of caryophyllid tapeworms from catostomid fishes in Tennessee // J. Parasitol. 1972b. Vol. 58. P. 1075-1081.

M a c k i e w i c z J.S. Calentinella etnieri gen. et sp. n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from Erimyzon oblongus (Mitchill) (Cypriniformes: Catostomidae) in North America // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1974a. Vol. 41. P. 42-45.

M a c k i e w i c z J.S. The Genus Caryophyllaeus Gmelin (Cestoidea: Caryophyllidea) in the Nearctic // Ibid. 1974b. Vol. 41. P. 184-191.

M a c k i e w i c z J.S. Duplication of Reproductive Systems in Monozoic Cestodes (Caryophyllaeidea) // Ibid. 1978. Vol. 45. P. 28-33.

M a c k i e w i c z J.S. Caryophyllides (Cestoidea): evolution and classification // Adv. Parasitol. 1981. Vol. 19. P. 139-206.

M a c k i e w i c z J.S. Parasitic Platyhelminth evolution and systematics: perspectives and advences since ICOPA IV, 1978 // Their world and qurs / Ed. D.F.Mettrick, S.S.Desser.: Elsevier, 1982a. P. 179-188.

M a c k i e w i c z J.S. Caryophyllides (Cestoidea): perspectives // Parasitology. 1982b. Vol. 84. P. 397-417.

M a c k i e w i c z J.S. Cercomer theory: Significance of sperm morphology, oncosphere metamorphosis, polarity reversal, and the cercomer to evolutionary relationships of Monogenes to Cestoidea // Acta parasitol. pol. 1984. Vol. 29, fasc. 1. P. 11-21.

M a c k i e w i c z J.S., B e v e r l e y-B u r t o n M. Monobothrium woodlandi sp. nov. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from Clarias mellandi Boulenger (Cypriniformes: Clariidae) in Zambia, Africa // Proc. Soc. Helminthol. Wash. 1967. Vol. 34. P. 125-128.

M a c k i e w i c z J.S., B l a i r D. Balanotaeniidae fam. n. and Balanotaenia newguinensis sp.n. (Cestoidea: Caryophyllidea) from Tandanus (Siluriformes: Plotosidae) in New Guinea // J. Helminthol. 1978. Vol. 52. P. 199-203.

M a c k i e w i c z J.S., D e u t s c h W.G. Rowardleus and Janiszewskella,new caryophyllid genera (Cestoidea: Caryophyllidea) from Carpiodes cyprinus (Catostomidae) in Eastern North America // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1976. Vol. 43. P. 9-17.

M a c k i e w i c z J.S., J o n e s A.W. The chromosomes of Hunterella nodulosa Mackiewicz and McCrae, 1962 (Cestoidea: Caryophyllidea) // Ibid. 1969. Vol. 36. P. 126-131.

M a c k i e w i c z J.S., M c C r a e R.C. Hunterella nodulosa gen. n., sp.n. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from Catostomus commersoni (Lacèpéde) (Pisces: Catostomidae) in North America // J. Parasitol. 1962. Vol. 48. P. 798-806.

M a c k i e w i c z J.S., M c C r a e R.C. Biacetabulum biloculoides n. sp. (Cestoidea: Caryophyllaeidae) from Catostomus commersoni (Lacèpéde) in North America // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1965. Vol. 32, pt 2. P. 225-228.

M a l m b e r g G. On the larval protonephridial system of Gyrocotyle and the evolution of Cercomeromorphae (Platyhelminthes) // Zool. scr. 1974. Vol. 3. P. 65-81.

M a u n e y M. New distributional records for caryophyllid cestodes from Arkansas // Southwest. Natur. 1979. Vol. 24. P. 685-686.

M a y e r E. Systematics and the origin of species. N.Y., Columbia Univ. press, 1942.

M a y e r E. Animal species and evolution. Cambridge: Belnap press: Harvard Univ. press, 1963. 797 p.

M c C r a e R.C. Studies on the Caryophyllaeidae (Cestoda: Caryophyllaeidae) from the white sucker Catostomus commersoni (Lacèpéde) in northern Calorado // Diss. Abstr. 1961. Vol. 21. P. 2835-2836.

M c C r a e R.C. Biacetabulum macrocephalum sp. n. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from the white sucker Catostomus commersoni (Lacèpéde) in northern Colarado // J. Parasitol. 1962. Vol. 48. P. 807-811.

M c V i c a r A.H. The ultrastructure of the parasite-host interface of three tetraphyllidean tapeworms of the elasmobranch, Raja naevus // Parasitology. 1972. Vol. 65. P. 77-88.

M e y e r F.D. Helminths of fishes from Trumbull Lake, Clay County, Iowa // Proc. Iowa Acad. Sci. 1958. Vol. 65. P. 477-516.

M e y e r N.C., P e n n e r L.R. Laboratory essentials of parasitology. Dubuque (Iowa): Brown, 1962. 134 p.

M o g h e M.A. Caryophyllaeus indicus n. sp. (Cestoda) from the catfish (Clarias batrachus Bl.) // Parasitology. 1925. Vol. 17. P. 232-235.

M o g h e M.A. A supplementary description of Lytocestus indicus Moghe (Syn. Caryophyllaeus indicus Moghe, 1925. Cestoda) // Ibid. 1931. Vol. 23. P. 84-87.

M o l a P. Descripto platodorum sine existis // Zool. Anz. 1929. Bd. 86. S. 101-113.

M o l n a r K., B u z a L. Pontyok Khawia sinensis Hsü okozta galandférgességo Magyarorszagon // Halaszat. 1975. Kot. 21, N 3, Tud. mellek. Old. 24.

M o n t i c e l l i F.S. Appunti sui Cestodaria // Atti Accad. sci. fis. e mat. Napoli. Sen. 2 A. 1892. Vol. 5, N 6. St. 1-11.

M o r a v e c F. First record of the cestode Khawia baltica Szidat, 1941 in Czechoslovakia // Folia parasitol. 1984a. Vol. 31. P. 373-374.

M o r a v e c F. Occurrence of endaparasitic helminths in carp (Cyprinus carpio) from the Macha lake fishpont system // Věst. cs. spolec. zool. 1984b. Vol. 48. P. 261-278.

M o r a v e c F. Occurrence of the endoparasitic helminths in tench (Tinca tinca (L.)) from the Mácha Lake fishpond system // Ibid. 1985. Vol. 49. P. 32-50.

M o r a v e c F. Occurrence of endohelminths in three species of cyprinids (Abramis brama, Rutilus rutilus and Scardinius erythrophthalmus) of the Macha Lake fishpond system, Czechoslovakia // Ibid. 1986a. Vol. 50. P. 46-49.

M o r a v e c F. The finding of the caryophyllaeid cestode Archigetes sieboldi Leuckart, 1878 in carp in Czechoslovakia // Folia parasitol. 1986b. Vol. 33. P. 69-70.

M o r r i s G.P., F i n n e g a n C.V. Studies of the differentiating plerocercoid cuticle of Schistocephalus solidus. I. The Histochemical analysis of cuticle development // Canad. J. Zool. 1968. Vol. 46. P. 115-121.

M o r s e t h D.J. The fine structure of the tegument of adult Echinococcus granulosus, Taenia hydatigena and Taenia pisiformes // J. Parasitol. 1966. Vol. 52. P. 1074-1085.

M o t o m u r a J. On Caryophyllaeus gotoi n. sp. a new monozoic cestode from Korea // Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. 1927. Vol.IV (3). P. 51-53.

M o t o m u r a J. On the early development of the monozoic cestode Archigetes appendiculatus, including the oogenesis and fertilisation // Ann. Zool. Jap. 1929. Vol. 12. P. 109-129.

M r à z e k A. Archigetes appendiculatus Ratz // Vestn. Kràl. Ceské Spol. Nauk, Trida math.-prirodoved. Prague. Sv. 3, N 32. 1898. S. 1-47.

M r à z e k A. Über die Larve von Caryophyllaeus mutabilis Rud // Zentr.-Bl. Bakteriol., Parasitenk., Infectkrankh. Abt. I. Orig. Ser. B. 1901. Bd. 29, N 11. S. 485-490.

M r à z e k A. Über eine neue Art der Gattung Archigetes: Vorläufige Mitt. // Zentr.-Bl. Bacteriol. 1908. Bd. 46. S. 719-723.

M r à z e k A. Cestoden-Studien. II. Die morphologische Bedeutung der Cestoden Larven // Zool. Jb. Anat. 1916. Bd. 39. S. 515-584.

M u d r y D.R., A r a i H.P. The life cycle of Hunterella nodulosa Mackiewicz et McCrae, 1962 (Cestoidea: Caryophyllidea) // Canad. J. Zool. 1973a. Vol. 51. P. 781-786.

M u d r y D.R., A r a i H.P. Population dynamics of Hunterella nodulosa (Cestoidea: Caryophyllidea) in Alberta // Ibid. 1973b. Vol. 51. P. 787-792.

M ü l l e r H.H.C. Schalendrüsen, Dotterzellen und Eischalen der Cestoden. München: K.B.Ludwig-Maximilians Univ.; Dresden: Hille, 1914. 39 S.

M ü l l e r O.F. Verzeichniss der bisher entdeckten Eingeweidewürmern, der Thiere, in welchen die gefundenworden, und besten Schriften, die derselben erwähnen // Naturforscher. 1787. Bd. 22. S. 33-86.

M u r h a r B.M. Crescentovitus biloculus gen. nov., sp. nov., a fish cestode (Caryophyllaeidae) from Nagpur, India // Parasitology. 1963. Vol. 53. P. 413-418.

M u z z a l l F.M. Seasonal distribution and ecology of three caryophyllaeiden cestode species infecting white sucker in the New Hampshire // J. Parasitol. 1980. Vol. 66. P. 542-550.

M y e r s G.S. Fresh-water fishes and West Indian zoogeography // Smithsonians Rep. 1937.P. 339-364.

N i e m c z u k W. Wystepowanie tasiemca Khavia sinensis u Karpi na Terenie dzialalnosci wroclawskiej Pracowni Chorob Ryb // Gosp. ryb. 1984. T. 36, N 2. S. 14-15.

N i y o g i A., G a u r A.S., A g a r w a l S.M. Protein profiles as an aid to taxonomy among Caryophylliden Cestodes // Curr. Sci. 1985. Vol. 54, N 6. P. 277-278.

N y b e l i n O. Zur Frage der Entwicklungsgeschichte einiger Bothriocephaliden // Göteborgs Kgl. vetenskaps. Vitterhets-Samhälles Handl. 1918. Bd. 19. S. 1-12.

N y b e l i n O. Anatomisch-systematische Studien über Pseudophyllidien // Ibid. 1922. S. 1-227.

N y b e l i n O. Zur Helminthofauna der Susswasserfische Schwedens. II. Die Cestoden des Welses // Ibid. 1942. Bd. 84. S. 2-24.

N y b e l i n O. Zur Archigetes - Frage // Zool. bidrag. Uppsala. 1962. Bd. 35. S. 293-306.

O a k s J.A., L u m s d e n R.D. Cytological studies on the absorptive surfaces of cestodes. V. Incorporation of carbohydrate-containing macromolecules into tegumental membranes // J. Parasitol. 1971. Vol. 57. P. 1256-1268.

O l s e n O.W. Animal parasites. Their biology and life cycles. Minneapolis (Minn.): Burgess publ. Co, 1962. 346 p.

O r t n e r - S c h ö n b a c k P. Zur Morphologie des Glykogens bei Trematoden und Cestoden // Arch. Zellforsch. 1913. Bd. 11. S. 413-449.

P a l l a s P.S. Bemerkungen über die Bandwürmer in Menschen und Thieren // Naturgesch. und Oekonom. St. Petersb.; Leipzig, 1781. Bd. 1. S. 39-112.

P a p e r n a I. The metazoan parasite fauna of Izrael inland water fishes // Bamidgeh. 1964. Vol. 16 (1/2). P. 3-66.

P e a r s e A.S. The parasites of lake fishes // Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts and Lett. 1924. Vol. 21. P. 161-194.

P i n t n e r T. Über Amphilina // Verh. Ges. Dt. Naturforsch. und Aertze. 1906. Bd. 77, N 2. S. 196-198.

P i n t n e r T. Helminthologische Mitteilungen. I // Zool. Anz. 1928. Bd. 76. S. 318-322.

P o c h e F. Das System der Platodaria // Arch. Naturgesch. 1926. Bd. 91. S. 241-458.

P r e n a n t M. Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes // Arch. Morphol. Gen. Exp.1922. Vol. 5. P. 1-174.

P r i c e C. The phylum Platyhelminthes: a revised classification // Riv. parasitol. 1967. Vol. 28. P. 249-260.

R a t z e l F. Zur Entwicklungageschichte der Cestoden // Arch. Naturgesch. 1868. Bd. 34. S. 138-149.

R e h d e r D.D. Some aspect of the life history of the carp, Cyprinus carpio, in the Des Moines River, Boone County, Iowa // Iowa State J. Sci. 1959. Vol. 34. P. 11-26.

R e g a n C.T. Articles on fishes // Fishes. Encyclopedia Britanica. 14th ed. 1929. 1-400 p.

R i c h a r d s K.S., A r m e C. Observations on the microtriches and stages in their development and emergence in Caryophyllaeus laticeps (Caryophyllidea: Cestoda) // Intern. J. Parasitol. 1981a. Vol. 11. P. 369-378.

R i c h a r d s K.S., A r m e C. Ultrastructure of the scolex-neck syncytium neck cells and frontal gland cells of Caryophyllaeus laticeps // Parasitology. 1981b. Vol. 83. P. 477-487.

R i c h a r d s K.S., A r m e C. The microarchitecture of the structured bodies in the tegument of Caryophyllaeus laticeps (Caryophyllidea: Cestoda) // J. Parasitol. 1982a. Vol. 68. P. 425-432.

R i c h a r d s K.S., A r m e C. Sensory receptors in the scolex-neck region of Caryophyllaeus laticeps (Caryophyllidea: Cestoda) // Ibid. 1982b. Vol.68. P. 416-423.

R o m e r A.S. Vertebrate paleontology. Chicago, 1945.

R o m e r A.S. Vertebrate paleontology. 8th ed. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1966. 687 p.

R o s e n F. Recherches sur le développement des cestodes. I. Le cycle evolutif des Bothriocephales. Etude sur l'origine des cestodes et leurs états larvaires // Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Natur. 1918. Vol. 43. P. 1-64.

R o t h m a n A. Electron microscope studies of tapeworms; the surface structures of Hymenolepis diminuta (Rud. 1819) Blanchard 1891 // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1963. Vol. 82. P. 22-30.

R u k a v i n a J., D e l i s S. Endohelminthi Salmonidnich i nekih drugich riba u Bosni i Hercogovini // Veterinaria. Sarajevo. 1965. Sv. 14. S. 289-294.

R y b i c k a K. Embryogenesis in cestodes // Advances parasitology / Ed. B.Dawes. N.Y.: Acad. press, 1966. Vol. 4. P. 107-186.

S c h ä p e r c l a u s W. Fischkrankheiten. 2. Aufl. Berl. Akad.-Verl., 1954. 708 S.

S c h e e r D. Der Parasitenbefall der Fischnährtiere des Süßwassers und seine fischererbiologysche Bedentung // Anh. Fisch. und deren Hilfswiss. 1951. Bd. 4. S. 649-718.

S c h m i d t G.D. How to know the Tapeworms. Dubuque: Brown, 1970. 266 p.

S c h n e i d e r G. Caryophyllaeus fennicus nov. sp. // Arch. Naturgesch. 1902. Bd. 1, H. 2. S. 66-71.

S c h o l z T. First record of the cestode Monobothrium wageneri Nybelin, 1922 (Caryophyllidea) in Czechoslovakia // Folia parasitol. 1987. Vol. 34. P. 128-130.

S c h o l z T. Amphilinida and Cestoda, parasites of fish in Czechoslovakia // Acta sci. nat. Acad. sci. bohemosl. Brno. N.S. 1989. Vol. 23, N 4. P. 1-56.

S c h r a n k F.P. von. Verzeichnisse der bisher hinlänglich bekannten Eingeweidewürmer nebst einer Abhandlung über ihre Anverwandtschaften. München: Johann Baptist Strobl, 1788. 116 S.

S e k u t o w i c z S. Etudes sur le dévelopment et sur la biologie de Caryophyllaeus laticeps (Pall.) // C.r. Mens. cl. sci. math. Nat. acad. pol. 1932. Vol. 8. P. 4.

S e k u t o w i c z S. Untersuchungen zur Entwicklung und Biologie von Caryophyllaeus laticeps (Pallas) // Mem. Acad. pol. sci. lett. Ser. B. Sci. natureless. 1934. N 6. S. 11-26.

S e l f J.T., C a m p b e l l J.W. A study of the helminth parasites of the Buffalo fishes of Lake Texoma with a description of Lissorchiidis gullaris n. sp. (Trematoda: Lissorchiidae) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1956. Vol. 75. P. 397-401.

S e l f J.T., T i m m o n s H.F. The parasites of the river carp-sucker (Cypriodes carpio Raf.) in Lake Texoma // Ibid. 1955. Vol. 74. P. 350-352.

S i e b o l d K. Zur Entwicklungsgeschichte der Helminthen // Die Physiol. als Erfahrungswissenschaft / Hrsg. K.F.Burdach. 2. Aufl. Leipzig, 1837. Bd. 2. 845 st.

S l a i s J. Functional Morphology of Cestode Larvae // Advances parasitology / Ed. B.Dawes. L.; N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 11. P. 395-480.

S p e n g e l J.W. Die Monozootie der Cestoden //Ztschr. wiss. Zool. 1905. Bd. 28. S. 252-287.

S p r e h n C. Trematoda und Cestoidea. Die Tierwelt Mitteleuropas. Leipzig: Quelle and Meyer. 1960. Bd. 1. 197 S.

S r a m e k A. Helminthen der an der zoologischen Station in Prodiebrad (Böhmen) untersuchten Fische // Arch. Naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen. 1901. Bd. 11, N 3. S. 94-118.

S t u n k a r d H.W. The physiology, life cycles and phylogeny of the parasitic flatworms // Amer. Mus. Novit. 1937. N 908. P. 1-27.

S t u n k a r d H.W. The organization, ontogeny, and orientation of the Cestoda // Quart. Rev. Biol. 1962. Vol. 37. P. 23-24.

S t u n k a r d H.W. Platyhelminth parasites of invertebrates // J. Parasitol. 1967. Vol. 53. P. 673-682.

S t u n k a r d H.W. Life-histories and systematics of parasitic flatworms // Syst. Zool. 1975. Vol. 24. P. 378-385.

S w i d e r s k i Z., M a c k i e w i c z J.S. Electron microscope study of vitellogenesis in Glaridacris catostomi (Cestoidea: Caryophyllidea) // Intern. J. Parasitol. 1976. Vol. 6. P. 61-73.

S w i d e r s k i Z., M o k h t a r F. Etude la vitellogenèse de Bothriocephalus clavibothrium Ariola, 1899 (Cestoda: Pseudophyllidea) // Ztschr. Parasitenk.1974. Vol. 43. P. 135-149.

S u b r a m a n i a m M.K. Studies on Cestodes parasites of Fishes. I. Biporophyllaeus madrassensis gen. et sp. nov., with a note on its systematic position // Rec. Ind. Mus. Delhi. 1939. Vol. 41, pt 11. P. 131-151.

S z i d a t L. Über einige neue Caryophyllaeiden aus ostpreussischen Fischen // Ztschr. Parasitenk. 1937a. H. 9. S. 771-786.

S z i d a t L. Archigetes R. Leuckart, 1878, die progenetische Larve einer für Europa neuen Caryophyllaeiden - Gattung Biacetabulum Hunter, 1927 // Zool. Anz. 1937b. Bd. 119. S. 166-172.

S z i d a t L. Brachyurus gobii n. g. n. sp. eine neue Caryophyllaeiden - Art aus dem Grundling, Gobio fluviatilis Cuv. // Ibid. 1938. Bd. 124. S. 249-258.

S z i d a t L. Über die Caryophyllaeiden - Gattung Khawia H.F. Hsü, 1935 und eine neue Art dieser Gattung Khavia Baltica n. sp. // Ztschr. Parasitenk. 1942. Bd. 12. S. 120-132.

S z i d a t L. Hormonale Beeinflussung von Parasiten durch ihren Wirt // Ibid. 1959. Bd. 19. S. 503-524.

T h r e a d g o l d M.A. Parasitic platyhelminths // Biol. Integument. 1984. Vol. 1. P. 132-191.

T i m m o n s H.F. A study of the helminth parasites of the river carpsucker (Carpiodes carpio) in Lake Texoma: M. Thes. Oklahoma, 1951. 49 p.

T o n n R.J. The white sucker, Catostomus commersoni (Lacépède), a new host of Caryophyllaeus terebrans (Linton, 1893) // J. Parasitol. 1955. Vol. 41. P. 219.

U d e k e m J.D. Notice sur deux nouvelles espèces de Scolex // Bull. Acad. Roy. sci., lett. et beaux arts belg. 1855. Vol. 22. P. 528-533.

V a n C l e a v e H.J., M u e l l e r J.F. Parasites of Oneida Lake fishes. Pt III. A biological and ecological survey of the worm parasites // Roosevelt Wildl. An. 1934. Vol. 3. P. 161-334.

V o j t e k J., F o l k m a n o v a B., E r g e n s R. Prispévek k poznàni cizopasnikù ryb jizni Moravy // P. brnénskè zàkl. ČSAV. 1954. Sv. 26, N 4. S. 1-24.

W a g e n e r G.R. Die Entwicklung der Cestoden // Tagesber. Forschr. Natur- und Heilk. 3. Abt. Zool. 1852. S. 65-71.

W a r d H.B. The discovery of Archigetes in America, with a discussion of its structure and affinities // Science. N.S. 1911. Vol.33. P. 272-273.

W a r d l e R.A. The cestoda of Canadian fishes. II. The Hudson Bay drainage system // Contrib. Canad. Biol. Fish. N.S. 1932. Vol. 7. P. 223-243.

W a r d l e R.A. The parasitic helminths of Canadian animals. I.The Cestodaria and Cestoda // Canad. J. Res. D. 1933. Vol. 8. P. 317-333.

W a r d l e R.A., M c L e o d J.A. The Zoology of Taperworms. Minneapolis: Univ. Minnesota press, 1952. 780 p.

W a r d l e R.A., M c L e o d J.A., R a d i n o v s k y S. Advances in the zoology of tapeworms (1950-1970). Minneapolis, 1974. 274 p.

W e i r o w s k i F. Die wirthschaftliche Bedeutung und Verbreitung von Khawia sinensis Hsü, 1935 in der Karpfenproduktion der DDR // Ztschr. Binnenfisch. DDR. 1979. Bd. 26, N 12. S. 373-376.

W i k g r e n B., G u s t a f s s o n M., K n u t s G. Primary Anlage formation in Diphyllobothriid Tapeworms // Ztschr. Parasitenk. 1971. Vol. 36. P. 131-139.

W i l l H. Anatomie von Caryophyllaeus mutabilis Rud. // Ztschr. wiss. Zool. 1893. Bd. 56. S. 1-39.

W i l l i a m s E.H. (Jr.). Two new species of Monobothrium (Cestoda: Caryophyllaeidae) from catostomid fishes of the Southeastern United States // Trans. Amer. Fish. Soc. 1974. Vol. 103. P. 610-615.

W i l l i a m s E.H. (Jr.). Two new species of Isoglaridacris (Cestoda: Caryophyllaeidae) from Alabama // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1975. Vol. 94. P. 340-346.

W i l l i a m s E.H. (Jr.). Dieffluvium unipapillatum n.g., n.sp. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from the river redhorse, Moxostoma carinatum (Cope) from the Southeastern United States // Ibid. 1978. Vol. 97. P. 601-605.

W i l l i a m s E.H. (Jr.), R o g e r s W.A. Isoglaridacris agminis sp. n. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from the lake chubsucker, Erimyzon sucetta (Lacépède) // J. Parasitol. 1972. Vol. 58. P. 1082-1084.

W i l l i a m s H.H. Helminth diseases of fish // Helminthol. Abstr. 1967. Vol. 36. P. 261-295.

W i l l i a m s J.S., G i b s o n D.I., S a d i g h i a n A. Some helminth - parasites of Iranian freshwater fishes // J. Nat. Hist. 1980. Vol. 14. P. 685-699.

W i s n i e w s k i L.W. Archigetes crypthobothrius n. sp. nebst Angaben über die Entwicklung in Genus Archigetes R. Leuck // Zool. Anz. 1928. Bd. 77. S. 113-124.

W i s n i e w s k i L.W. Das Genus Archigetes R. Leuckart. Eine Studie zur Anatomie, Histogenese, Systematik und Biologie // Mem. Acad. polon. sci. (Sci. math. biol.). Ser. B. 1930. N 2. S.1-160.

W o o d l a n d W.N.F. On some remarkable new forms of Caryophyllaeidae from the Anglo-Egyptian Sudan, and a revision of the families of the Cestodaria // Quart. J. Microsc. Sci. N.S. 1923a. Vol. 67. P. 435-472.

W o o d l a n d W.N.F. On some remarkable new forms of Caryophyllaeidae from the Anglo-Egyptian Sudan, and a revision of the families of Cestodaria // Ibid. 1923b. Vol. 67. P. 472-478.

W o o d l a n d W.N.F. On a new species of the cestodarian genus Caryophyllaeus from Egyptian Siluroid // Proc. Zool. Soc. London. 1924. P. 529-532.

W o o d l a n d W.N.F. On the Genera and possible affinities of the Caryophyllaeidae: A reply to Drs. O.Fuhrmann and J.G.Baer // Ibid. 1926. P. 49-69.

W o o d l a n d W.N.F. Some cestodes from Sierra Leone. II. A new Caryophyllaeid, Marsypocephalus, and Polyonchobothrium // Ibid. 1937. P. 188-197.

W u n d e r W. Das Jareszeitliche Auftreten des Bandwurmes Caryophyllaeus laticeps Pall. im Darm des Karpfena (Cyprinus carpio L.) // Ztschr. Parasitenk. 1939. Bd. 10. S. 00-00.

Y a m a g u t i S. Studies on the helminth fauna of Japan. Pt 4. Cestodes of fishes // Jap. J. Zool. 1934. Vol. 6. P. 1-112.

Y a m a g u t i S. Systema Helminthum. II. The Cestodes of Vertebrates. N.Y.; L., 1959. 860 p.

Ž i t ň a n R. Helmintofauna ryb československého úseku Tisy (Die Helminthofauna von Fischen im tschechoslovakischen Abschnitt des Flusses Tisa) // Zb. východosl. muz. v Kosiciach. B. 1968. Vol. 9. P. 83-89.

Ž i t ň a n R. Zur Helminthenfauna der Fische in der Kleinen Donau // Helmintology. 1971. Vol. 10. P. 313-320.

ОБЪЯСНЕНИЯ ТАБЛИЦ

Таблица I

Покровы тела кариофиллид

А – общий вид наружной цитоплазмы переднего отдела Archigetes sieboldi, ув. 20 000; Б – наружная цитоплазма заднего отдела тела A.sieboldi,ув. 32 000; В – цитоплазматические отростки тегументальных клеток, соединяющиеся с поверхностным синцитием, у Caryophyllaeus laticeps, ув. 40 000; Г – то же у A.sieboldi, ув. 66 000. Оригинал

Таблица II

Два типа микротрихий кариофиллидных цестод

А – микротрихии переднего отдела тела A.sieboldi, ув. 66 000; Б – то же заднего отдела тела, ув. 66 000; В – то же переднего отдела тела Khawia armeniaca, ув. 66 000; Г – то же заднего отдела тела Kh. sinensis, ув. 66 000; Д – укрепленные микротрихии центральной части сколекса C.laticeps, ув. 78 000; Е – поперечный срез через базальные и апикальные части микротрихий Kh.sinensis, ув. 200 000. Оригинал

Таблица III

Ультратонкое строение наружной цитоплазмы тегумента кариофиллид

А – электронно-плотные тельца Kh.sinensis, ув. 26 400; Б – микротрихии в поверхностном синцитии шейки C.laticeps, ув. 26 000; В – два типа везикул в области переднего отдела A.sieboldi, ув. 52 000; Г – скопление везикул в заднем отделе тела C.laticeps, ув. 32 000. Оригинал

Таблица IУ

Тегументальные клетки кариофиллид

А – дифференцированные клетки тегумента Kh.armeniaca, ув. 26 400; Б – то же C.laticeps, ув. I8 000; В – соединение тегументальных клеток Kh.armeniaca, ув. 40 000; Г – содержимое цитоплазмы клеток тегумента Kh.armeniaca, ув. 32 500. Оригинал

---

*Обозначения, встречающиеся в табл. I–XXI: а ч м – апикальная часть микротрихий; б п – базальная пластинка; б т – базальное тельце; б ч м – базальная часть микротрихий; в – вакуоли; в к – везикулы крупные; в м – везикулы мелкие; в р – вершина; в т – вырост; г – гликоген; г л к – гликокаликс; г э п с – гранулярная эндоплазматическая сеть; д в м – дорсовентральная мускулатура; д ж к – дифференцированные желточные клетки; ж к – железистые

Таблица У

Ультратонкое строение тегументальных клеток кариофиллид

А – C.laticeps, ув. 40 000; Б – Kh.sinensis, ув. 52 000; В – формирование электронно-плотных телец в тегументальной клетке Kh.armeniaca, ув. 90 000; Г – то же C.laticeps, ув. 32 500. Оригинал

Таблица УI

Ультраструктура мышечной системы кариофиллидных цестод

А – три слоя кожной мускулатуры C.laticeps, ув. 20 000; Б – синцитий мышечных волокон кольцевого и продольного мышечных слоев C.laticeps, ув. 80 000; В – отростки миобластов первых двух кожных мышечных слоев, ув. 52 000; Г – пучок дорсовентральных мышечных волокон в кортикальной паренхиме Kh.armeniaca, ув. I04 000. Оригинал

Таблица УП

Паренхимная мускулатура кариофиллид

А – клетка продольной паренхимной мускулатуры C.laticeps, ув. 52 000; Б – мышечные волокна близ выделительного канала C.laticeps, ув. I9 800; В – то же близ полового протока Kh.armeniaca, ув. I0 000. Оригинал

Таблица УШ

Ультраструктура желез первого типа у кариофиллидных цестод

А – железистая клетка неполовозрелого C.laticeps, ув. I6 000; Б – синцитиальное строение железистых клеток C.laticeps, ув. 3 200; В – железистые "полосы" Kh. armeniaca, ув. 6,500; Г – клетка железистого комплекса половозрелых Kh.armeniaca, ув. I2 500. Оригинал

Таблица IX

Распределение секреторных гранул в наружной цитоплазме тегумента сколекса Kh. sinensis

А–Б – ув. 4.000. Оригинал

клетки; к г – комплекс Гольджи; к к – клеточный контакт; к м – кольцевая мускулатура; л – липидные гранулы; м – митохондрии; м в – микроворсинки; м к т – микротрубочки; м о – отростки миобластов; м т – микротрихии; н ж к – незрелые желточные клетки; н к – нервная клетка; н ц т – наружная цитоплазма тегумента; о п к – отростки паренхимных клеток; о т к – отростки тегументальных клеток; о я – оболочка ядра; п в – пластинчатые выросты; п к – паренхимная клетка; п м – продольная мускулатура; р – рибосомы; р к – рецепторный корешок; р п – ресничное пламя; с г – секреторные гранулы; с г л – секреторные глобулы (гранулы); с д – септированные десмосомы; с к – синаптический контакт; с м – стенка матки; с о – секреторный отросток; с п – секреторный проток; с п п – синаптические пузырьки; т к – терминальная клетка; т р – терминальная ресничка; ф м – фибриллярный материал; э к п – экзоплазма; э п к – электронно-плотные кольца; э п с – эндоплазматическая сеть; э п т – электронно-плотные тельца; я – ядро; я к – ядрышко

Таблица X

Железы первого типа у кариофиллид

А – формирование секреторного материала в железистых клетках C.laticeps, ув. I25 000; Б – наружная цитоплазма тегумента с секреторными гранулами в центральной части сколекса C.laticeps, ув. 26 400; В – поступление секрета в поверхностный синцитиальный слой по отросткам железистых клеток Kh.sinensis, ув. 6 500; Г – отросток железистой клетки Kh.armeniaca, ув. 50 000. Оригинал

Таблица XI

Разные типы желез у кариофиллид

А – мерокриновая секреция желез первого типа у C.laticeps, ув. 78 000; Б – апокриновая секреция желез первого типа у C.laticeps, ув. 26 000; В – протоки желез второго типа в сколексе Kh.armeniaca, ув. 32 500; Г – ув. 20 000. Оригинал

Таблица XII

Ультраструктура желез второго типа у кариофиллид

А – железистая клетка A.sieboldi, ув. 20 000; Б – синцитиальное строение желез в сколексе A.sieboldi, ув. I2 500; В –строение протока желез второго типа у Kh.armeniaca, ув. 4I 500; Г – выход секрета у Kh.armeniaca, ув. I04 000. Оригинал

Таблица XIII

Ультраструктура нервных клеток кариофиллид

А – нервные клетки в головном гангелии C.laticeps, ув. 5 000; Б – несекреторный нейрон Kh.armeniaca, ув. I2 500; В – секреторный нейрон C.laticeps, ув. 4I 500; Г – синаптические контакты между отростками нервных клеток Kh.armeniaca, ув. I32 000. Оригинал

Таблица XIV

Рецепторные образования покровов кариофиллид

А – ресничные рецепторы тегумента сколекса Kh.armeniaca, ув. 40 000; Б – ув. 80 000; В – базальный бульбус рецепторов C.laticeps, ув. I00 000; Г – то же Kh.armeniaca, ув. 65 000. Оригинал

Таблица XV

Ультраструктура выделительной системы кариофиллид

А – терминальная клетка с ресничным пламенем C.laticeps, ув. 20 000; Б – корневые нити ресничек мерцательного пламени в цитоплазме терминальной клетки Kh.armeniaca, ув. 82 500; В – терминальная клетка Kh.armeniaca с 4 пучками ресничек, ув. 20 000. Оригинал

Таблица XVI

Строение выделительных канальцев кариофиллид

А – нуклеарная часть клетки, формирующей стенку канальца C.laticeps, ув. 40 000; Б – стенка выделительного канальца Kh.armeniaca, ув. 82 500; В – выделительный канал A.sieboldi, ув. 40 000; Г – пластинчатое выросты на внутренней стенке канальца C.laticeps, ув. 65 000. Оригинал

Таблица XVII

Клеточный состав паренхимы кариофиллид

А – недифференцированная клетка паренхимы сколекса Kh.armeniaca, ув. I0 000; Б – зона прилежания между отростками паренхимных клеток Kh.armeniaca, ув. 99 000; В – отростки паренхимных клеток заднего отдела тела C.laticeps, ув. I3 200; Г – малодифференцированная клетка Kh.armeniaca, ув. I3 200,Оригинал

Таблица XVIII

Ультраструктура дифференцирующихся клеток тегумента (А,Б,Г) и цитоплазма гликогенсодержащей клетки паренхимы (В) Kh.sinensis; А – ув. 4 400; Б, В – ув. 2I 400; Г – ув. I0 000. Оригинал

Таблица XIX

Клетки желточных фолликул кариофиллид

А – общий вид фолликулы Kh.armeniaca, ув. 6 500; Б – базальная пластинка, отграничивающая желточник Kh.armeniaca, ув. 50 000; В – незрелые желточные клетки Kh.armeniaca, ув. I2 500; Г – дифференцированные желточные клетки C.laticeps, ув. I2 500. Оригинал

Таблица XX

Строение дифференцированных желточных клеток C.laticeps

А – накопление гликогена в ядре, ув. I6 600; Б – накопление гликогена в ядре и цитоплазме, ув. 50 000; В – гранулярный эндоплазматический ретикулум цитоплазмы желточной клетки, ув. 32 500; Г – зрелая желточная клетка, ув. I0 000. Оригинал

Таблица XXI

Ультратонкое строение маточных желез кариофиллид

А – выросты стенки матки Kh.armeniaca с секреторными гранулами, ув. I3 200; Б – цитоны маточных желез Kh.armeniaca, ув. I2 500; В – гранулярный эндоплазматический ретикулум железистых клеток матки C.laticeps, ув. 40 000; Г – участок скорлуповой оболочки яйца в железистом отделе матки Kh. armeniaca, ув. 32 000. Оригинал

Таблица XXII

Caryophyllaeides fennica (Schneider, 1902), Nybelin, 1922

А – поперечный; Б – продольный срезы (обозначения теже, что и на рис. 2). Оригинал

Таблица XXIII

Khawia armeniaca (Cholodkovski, 1915)

А – поперечный срез тела; Б – сагиттальный срез в области яичника; В – то же в области бурсы (обозначения те же, что и на рис. 2). Оригинал

Таблица XXIV

Поперечные срезы Khawia rossittensis (Szidat, 1937)

А – в середине тела; Б – на уровне истмуса яичника; В – в области полового атриума (обозначения те же, что и на рис. 2). Оригинал

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3
Общая часть
Анатомо-морфологическая характеристика 4
Биология развития 34
Географическое распространение кариофиллид 50
Генезис и филогения 64
Систематическая часть
Отряд Caryophyllaeidea Benden in Carus, 1863 75
Семейство Caryophyllaeidae Leuckart, 1878 76
Род Caryophyllaeus Müller, 1878 82
Род Archigetes Leuckart, 1878 101
Род Glaridacris Cooper, 1920 124
Род Monobothrium Diesing, 1863 133
Род Paracaryophyllaeus Kulakowskaja, 1961 138
Семейство Lytocestidae Wardle and McLeod, 1952 140
Род Caryophyllaeides Nybelin, 1922 147
Род Khawia Hsü, 1935 148
Род Markevitschia Kulakowskaja, Achmerov, 1965 177
Семейство Capingentidae Wardle and McLeod, 1952 185
Род Breviscolex Kulakowskaja, 1962 187
Болезни рыб, вызываемые кариофиллидами 190
Кавиоз 190
Кариофиллез 196
Литература 198
Объяснения таблиц 234

Научное издание

ПРОТАСОВА Екатерина Никитична
КУПЕРМАН Борис Иосифович
РОЙТМАН Виталий Арнольдович
ПОДДУБНАЯ Лариса Григорьевна

КАРИОФИЛЛИДЫ ФАУНЫ СССР

Утверждено к печати Лабораторией гельминтологии АН СССР

Редактор издательства Р.Л. Цыбульская
Художник М.Э. Зельцер
Художественный редактор Н.Н. Михайлова
Технический редактор Н.В. Вишневская

ИБ № 40194

Подписано к печати 17.05.90
Формат 60x90/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная
Усл.печ.л. 15,0+1,5 вкл. Усл.кр.-отт. 16,9. Уч.-изд.л. 19,0
Тираж 500 экз. Тип.зак. 184. Цена 3р.60к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства
"Наука" 199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12