

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ 161

**СИСТЕМАТИКА,
ФАУНИСТИКА, МОРФОЛОГИЯ
ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ОРГАНИЗМОВ**

Под редакцией
О. Н. Пугачева и А. Ю. Рысса

ЛЕНИНГРАД

1987

Л. В. Аникиева, О. Н. Пугачев, Ж. Пэрэнлэйжамц

ЦЕСТОДЫ РОДА *PROTEOCEPHALUS*
ОТ АЛТАЙСКОГО ОСМАНА (*OREOLEUCISCUS*: *CYPRINIDAE*)

L. V. Anikijeva, O. N. Pugachev, Z. Paranlayzhamts. Cestodes of the genus *Proteocephalus* from west-mongolian minnows (*Oreoleuciscus*; *Cyprinidae*)

Определение цестод рода *Proteocephalus* представляет собой весьма непростую задачу вследствие значительного морфологического сходства видов этого рода, а также из-за отсутствия данных об изменчивости и взаимосвязи отдельных признаков. Имеющийся в нашем распоряжении материал от алтайских османов из водоемов МНР, значительная изменчивость обнаруженных червей и их хозяев предопределили необычную форму изложения. В статье обсуждаются проблемы систематики османов; дается описание обнаруженных червей; приводятся данные о других видах рода *Proteocephalus* от карповых рыб Палеарктики и Неарктики; обсуждаются признаки, используемые в систематике этого рода цестод; предлагается политомическая определительная таблица для протеоцефалид от карповых рыб,

Османы принадлежат к роду *Oreoleuciscus* подсемейства *Leuciscinae*. Род имеет ограниченное распространение: водоемы северо-западной Монголии и Тувинской автономной республики, юго-восточного Алтая и верховья р. Обь. Османы обитают в реках и озерах. Характерной особенностью этой своеобразной группы рыб является сильная морфологическая изменчивость, значительный возрастной и половой диморфизм (Берг, 1949; Световидова, 1965). Род содержит 5 видов, хотя некоторые исследователи считают их экологическими формами одного вида. На основании анализа морфометрических признаков османов Монголии было выделено 5 экологических форм (Борисовец, 1985; Борисовец и др., 1985). Однако эти формы не соответствуют полностью ни одному виду, подвиду или форме, которые ранее были описаны для рода *Oreoleuciscus* (Варпаховский, 1889; Берг, 1949; Dashdorzh et al., 1969). Попытка расположить исследованные популяции по степени генетического контакта показала, что такое ранжирование не совпадает с ранжированием по морфометрическому сходству. Если же взять за основу морфологические показатели, то возможны разнообразные варианты от придания каждой форме систематического статуса до признания алтайских османов единым полиморфным видом. Последней точки зрения придерживаются Г. Баасанжав, Ю. Ю. Дгебуадзе и др. (1983), считая, что в водоемах МНР обитают 5 экологических форм одного

полиморфного вида *O. potanini*: рыбадная (*O. pewzowi*), растительная (*O. potanini*), острорылая, озерная и карликовая (*O. humilis*), поэтому в тексте мы вынуждены указывать и экологическую форму и, если это возможно, старое видовое название этой формы.

Впервые о цестодах рода *Proteocephalus* у алтайских османов упоминал А. Н. Гундризер (1976), обнаруживший *P. torulosus* у алтайского османа в Кобдинском округе Западно-Монгольской провинции. Однако в другой работе отсутствует упоминание об этой находке (Гундризер, 1980). Протеоцефалиды были обнаружены также Б. Е. Казаковым и Ж. Пэрэнлэйжамцем (1985) при обследовании османов в водоемах Котловины Больших Озер. Обнаруженных червей авторы определили как *P. torulosus* (Batsch, 1781) Nufer, 1905, указав при этом на весьма значительную изменчивость отдельных признаков. В основном черви были обнаружены у рыбадной формы (*O. pewzowi*), а также у «гибридной» формы (*O. pewzowi*X*O. potanini*) и совершенно отсутствовали у растительной (*O. potanini*) и у карликовой (*O. humilis*) форм. Значительная изменчивость цестод от алтайских османов затрагивает наиболее важные диагностические признаки, поэтому представляется необходимым более детально рассмотреть внутривидовую изменчивость цестод из османов и сравнить ее с межвидовой изменчивостью в пределах комплекса видов рода *Proteocephalus*, паразитирующих у других карповых рыб.

В нашем распоряжении имелись материалы паразитологического обследования алтайских османов (взрослых и молоди) из оз. Ногоннуур (Котловина Больших Озер) и из оз. Бон-Цаган-нуур и р. Байдраг-гол (Долина Озер), расположенных на западе Монгольской Народной Республики. Сборы материала проводились в мае — июне 1981 г. и в июне — июле 1982 г. Рыбу исследовали методом полного паразитологического вскрытия. Материал зафиксирован 70° этиловым спиртом и затем окрашен спиртовым кармином. Для установления видовой принадлежности протеоцефалид учитывали все систематические признаки, предложенные В. И. Фрезе (1965), которые достоверно наблюдаются на тотальных препаратах. Степень половой зрелости цестод определяли по состоянию репродуктивной системы. Далее мы приводим описание взрослых червей.

Длина стробилы 30—130 мм, наибольшая ширина — 1,8 мм. Сколекс крупный, уплощен дорзо-вентрально. Ширина сколекса 0,45—1,8 мм. Боковые присоски длиной 0,236—0,565 мм, шириной 0,236—0,480 мм. Апикальная присоска отсутствует. Шейка обычно шире сколекса, граница между ними нечеткая. Половозрелые и зрелые членики могут быть вытянуты в длину или ширину. Обычно они короткие и широкие. Желточные тяжи тянутся от переднего края членика до яичника. В половозрелых члениках семенники крупные, расположены в два слоя нечетко выраженными двумя полями. Их количество варьирует от 54 до 120. Диаметр семенников до 0,73 мм. Бурса цирруса грушевидная размером 0,4—0,17X0,08—0,15 мм занимает 0,25—0,4 ширины членика. Вагина открывается в половой

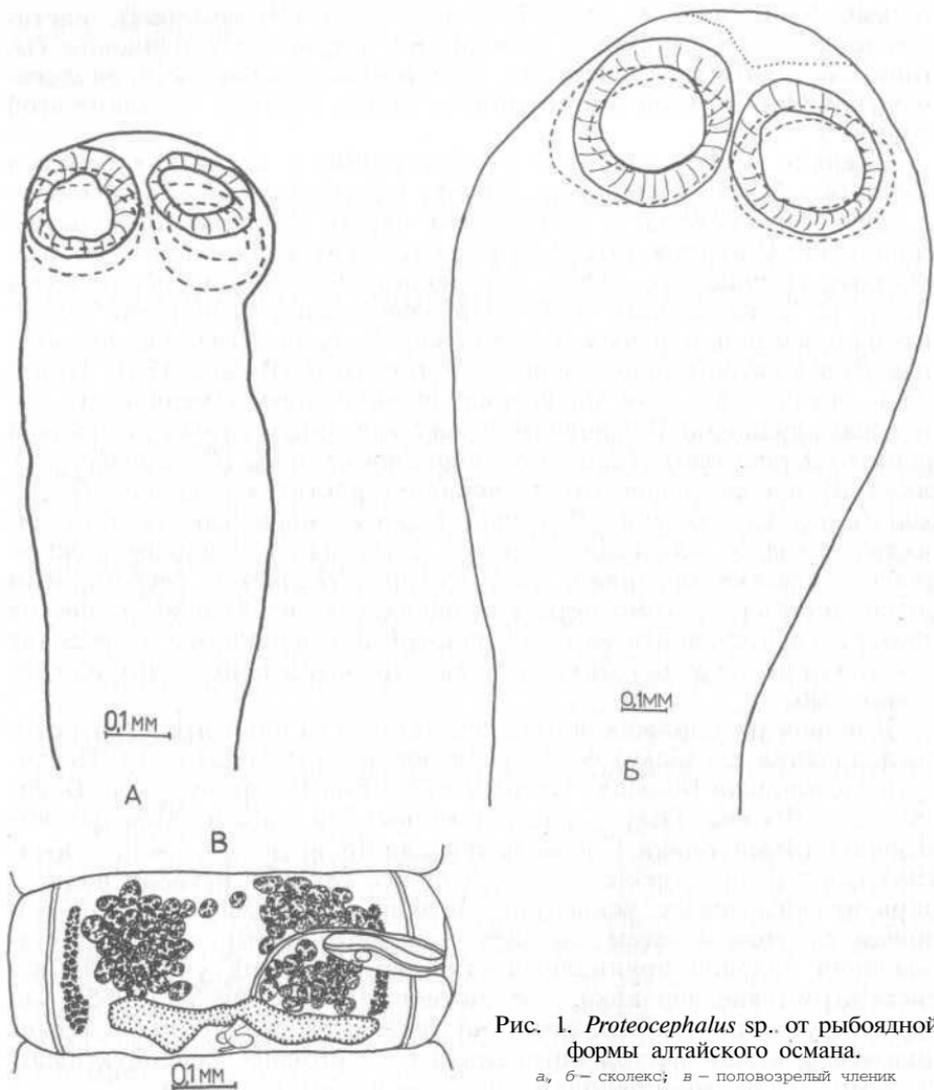


Рис. 1. *Proteocephalus* sp. от рыбоядной формы алтайского османа.

а, б — сколекс; в — половозрелый членик

атриум вблизи бурсы цирруса (спереди) и пересекает клубок семяпровода на пути к интеровариальной полости. Сфинктер не обнаружен. Совокупительная часть вагины окружена железистой выстилкой. Тельце Меллиса диаметром около 0,230 мм. От центрального маточного ствола отходят от 2 до 6 пар боковых дивертикулов (рис. 1). Наибольшая изменчивость характерна для сколекса, причем особенно варьирует длина сколекса, определяемая у отдельных особей до шейного сужения при его наличии (табл. 1). Это может быть следствием или развития личинок в разных промежуточных хозяевах или фиксации, несмотря на то, что цестоды были выдержаны в воде до полного расслабления мускулатуры, или высокой

изменчивости окончательных хозяев. Изменчивость остальных признаков колебалась в сходных пределах (14—16,7%).

Данные о зараженности гельминтами османов приведены в табл. 2. Обращает на себя внимание приуроченность цестод в основном к одной из форм османов — рыбадной (*O. pewzowi*). Этот осман не является специализированным хищником, так как предпочитает большую и ослабленную в посленерестовый период рыбу, а также молодь. Рацион взрослых османов этой формы включает до 20 компонентов, в том числе зоопланктон, фитопланктон, водоросли и др., однако основу питания составляет рыба (Баасанжав и др., 1985). Обнаружение фрагментов половозрелых цестод у острорылой формы в тех же озерах, которая является преимущественно планктофагом, свидетельствует о том, что жизненный цикл протеоцефалюса в обследованных водоемах может осуществляться по обычной схеме. Об этом же свидетельствуют, вероятно, и данные А. Н. Гундризера (1976). Если редкие находки у острорылой и растительноядной (*O. potanini*) форм можно объяснить питанием планктоном, то высокую зараженность рыбадной формы (*O. pewzowi*) можно объяснить только тем, что в жизненном цикле протеоцефалюса в этих озерах имеются резервуарные хозяева. Об этом же свидетельствует и обнаружение одного плероцеркоида у растительноядной формы (*O. potanini*), которая питается в основном харовыми водорослями, но также и планктоном, и бентосом, и, изредка, рыбой. Наличие резервуарного хозяина в жизненном цикле *Proteocephalus exiguus* установлено в оз. Байкал (Русинек, устн. сообщ.). Резервуарными хозяевами, видимо, могут быть молодые османы разных форм, причем зараженность их плероцеркоидами очень низка, что, по-видимому, не позволило нам обнаружить эти стадии у молоди османов. Чрезвычайно низкая зараженность характерна для паразитов, жизненный цикл которых связан с планктонными организмами. О наличии резервуарного хозяина косвенно свидетельствует и то, что османы рыбадной формы, имеющие те же размеры, что и османы растительноядной формы, также заражены протеоцефалюсом. Поэтому нельзя считать, что большая зараженность рыбадной формы, которая достигает больших размеров, чем растительноядная форма, зависит от количества потребляемого в пищу планктона. Не исключена возможность, что черви могут достигать половой зрелости и в других формах османов.

В мае — начале июня преобладали зрелые цестоды; в июле они встречались еще сравнительно часто, несколько увеличилось количество молодых стадий, но половозрелые черви были еще малочисленны.

Как уже отмечалось выше, определение цестод рода *Proteocephalus* крайне затруднено в связи с тем, что по многим видам совершенно отсутствуют или имеются незначительные данные об изменчивости и взаимосвязи отдельных признаков. Известно лишь, что размеры стробилы у цестод одного вида очень изменчивы; что у видов с большим количеством семенников в одном членике изменчивость этого признака больше, чем у видов с малым количеством

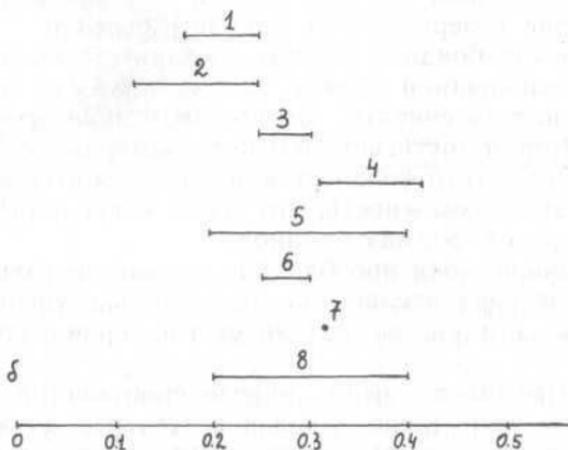
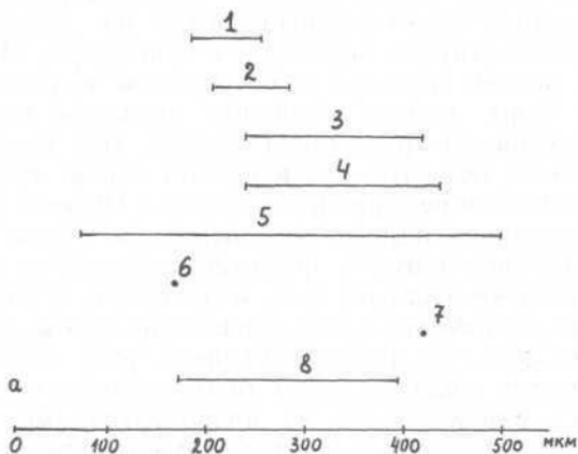
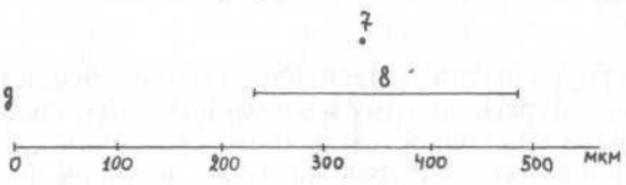
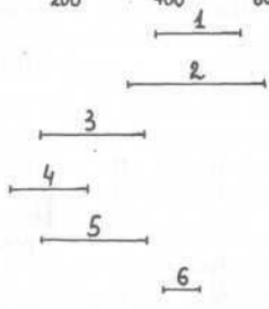
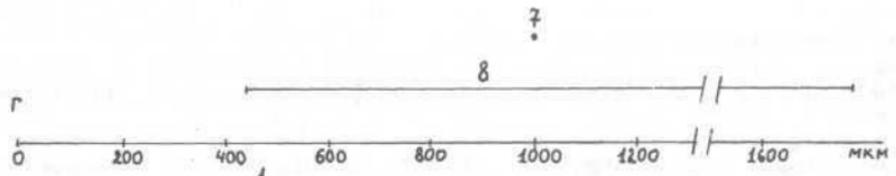
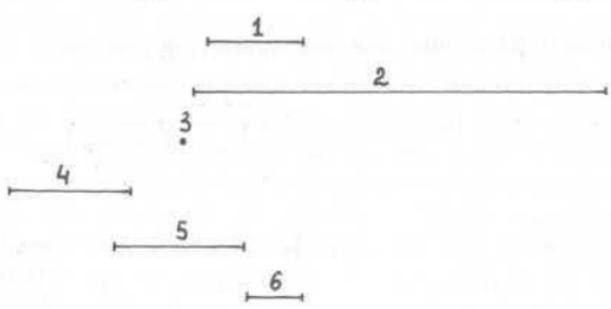
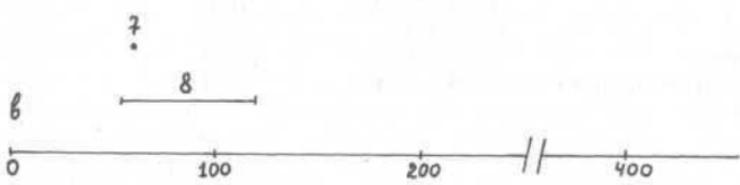
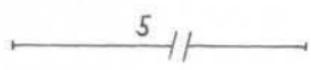
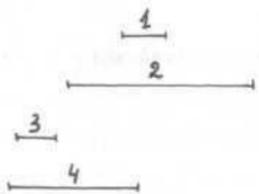


Рис. 2. Сравнение некоторых признаков протеоцефалид от карповых рыб.
 а — длина бурсы цирруса, б — отношение длины бурсы цирруса к ширине членика, в — количество семенников, г — ширина сколекса, д — диаметр присосок.
 / — *Proteocephalus ruzskyi*, 2 — *P. torulosus*, 3 — *P. sagittus*, 4 — *P. percae*, 5 — *P. osculatus*, 6 — *P. cobraeformis*, 7 — *P. ptychocheilus*, 8 — *Proteocephalus* sp.



Морфометрические показатели *P. torulosus* от алтайского османа

Признаки	$\bar{X} \pm m$	σ	$v, \%$
Сколекс:			
длина	0,89 $\pm 0,057$	0,56	62,5
ширина	0,87 $\pm 0,031$	0,31	35,3
Присоски:			
длина	0,353 $\pm 0,05$	0,05	14,2
ширина	0,299 $\pm 0,05$	0,05	16,7
Число семенников	83,37 $\pm 1,5$	14,0	16,7
Длина бursы цирруса	0,23 $\pm 0,05$	0,03	15,1
Отношение длины бursы цирруса к ширине членика	0,28 $\pm 0,005$	0,04	14,0

Таблица 2

Зараженность различных османов плероцефалосоми

Экологическая форма османа	Место и время исследований	Кол-во вскрытых рыб	Зараженность			Стадия развития
			экст; %	интенс.	индекс обилия	
Рыбоядная форма взрослые рыбы	оз. Ногон, май — июнь 1981 г.	15	46,7%	2—80	7,5	зрелые, половозрелые, плероцеркоиды
молодь	—»—	15	0	0	0	—
Растительноядная форма взрослые рыбы	—»—	15	6,7%	1	0,07	плероцеркоид
молодь	—»—	15	0	0	0	—
Рыбоядная форма взрослые рыбы	оз. Ногон, июль 1982 г.	15	33,3%	1—5	0,7	зрелые, половозрелые, плероцеркоиды
молодь	—»—	15	0	0	0	—
Растительноядная форма взрослые рыбы	—»—	15	0	0	0	—
молодь	—»—	3	0	0	0	—
Острорылая форма	—»—	6	1 рыба	—	—	фрагменты стробил
Озерная форма	оз. Бон-Цаган-	15	0	0	0	—
Карликовая форма	Нуур, июнь 1982 г.	15	0	0	0	—

семенников; что по мере развития червей изменяются абсолютный и относительный размеры бursы, поэтому в неполовозрелых члениках орган может быть измерен в неполностью развитом состоянии, в зрелых же с атрофированной мускулатурой члениках размеры и пропорции бursы цирруса непостоянны вследствие влияния различных причин (Фрезе, 1965). Стадия развития цестод, вид и возраст хозяина в определенной степени обуславливают размер присосок у *P. tetrastomus* и *P. exiguus*, в то время как он постоянен у *P. filicollis* и *P. ambiguus* (Willemse, 1969; Иешко, Аникиева, 1980).

Анализ видового состава рода *Proteocephalus* был предпринят В. И. Фрезе (1965), результатом которого было создание оригинальной определительной таблицы. В качестве систематических признаков им были использованы: форма сколекса (округлая, четырехдольчатая), наличие или отсутствие апикальной присоски, размеры зрелых стробил, количество семенников и их расположение, отношение длины бурсы цирруса к ширине членика, форма желточных тяжей, особенности строения яиц, расположение половых пор, положение вагины относительно бурсы цирруса, наличие или отсутствие вагинального сфинктера и степень его развития. Однако и после проведенной работы автор вынужден был признать, что «положение видов внутри рода, таксономическая значимость отдельных признаков, дифференциальная диагностика близких форм — все эти вопросы по-прежнему остаются злободневными и требуют серьезной разработки» (Фрезе, 1965). *P. torulosus* в этом плане не составляет исключения. Несмотря на широкий круг хозяев и многократное обнаружение в разных водоемах выделить какие-либо группы внутри вида, т. е. «говорить о полиморфности или сборном характере этого вида в настоящее время не представляется возможным» (Фрезе, 1965). Можно лишь упомянуть, что при описании *P. torulosus* от *Leuciscus waleckii* из бассейна р. Амур и от *Aspius aspius* из бассейна Каспийского моря В. И. Фрезе (1965) отмечает наличие небольшого сфинктера, в то время как Вагнер (Wagner, 1917), проводивший детальное исследование *P. torulosus* из *Cyprinus* sp. не упоминает о нем.

Proteocephalus torulosus — широко распространенный паразит карповых рыб Северной Европы и Северной Азии. Он зарегистрирован у ельца *Leuciscus leuciscus*, язя *L. idus*, амурского язя *L. waleckii*, голавля *L. cephalus*, леща *Abramis brama*, синца *A. ballerus*, белоглазки *A. sapa*, плотвы *Rutilus rutilus*, жереха *Aspius aspius*, чехони *Pelecus cultratus*, рыбца *Vimba vimba*, шемаи *Chalcalburnus chalcoides*, уклей *Alburnus alburnus*, подуста *Chondrostoma nasus*, красноперки *Scardinius erithrophthalmus*, линя *Tinca tinca*, густеры *Blicca bjoerkna*, балхашской маринки *Schizotorax argentatus*, гольяна *Phoxinus* sp., гольца *Nemachilus* sp., а также у рыб других отрядов — окуня *Perca fluviatilis*, бычка-кнута *Neogobius batrachoperchus*, бычка-кругляка *N. melanostomus*, ерша *Gymnocephalus cernua*, налима *Lota lota*, сига *Coregonus fera*. Типичными хозяевами вида являются язь, елец, и уклей. У других рыб паразит встречается при сильной инвазии основного хозяина (Дубинина, 1952; 1962; Фрезе, 1965). Таким образом, *Proteocephalus torulosus* найден по крайней мере у 8 родов карповых рыб и обладает широкими границами морфологической изменчивости (Фрезе, 1965) (табл. 3).

Кроме *P. torulosus*, у карповых рыб отмечены еще несколько видов этого рода: *P. osculatus* (Goeze, 1782) Nybelin, 1942, *P. percae* (Muller, 1780) Railliet, 1899, *P. ruzskyi* (Titova, 1946) (переописание Размашкин, 1974), *P. sagittus* (Grimm, 1872) в водоемах Палеарктики; *P. pychocheilus* Faust, 1919, *P. pearsei* La Rue, 1919, *P. pingius* La Rue, 1911, *P. cobraeformis* Haderlie, 1953 в водоемах

Некоторые морфометрические показатели *P. torulosus* из карповых рыб (мм)

Признаки	По: Дубинина, 1962	По: Фрезе, 1965	По: Казаков, Пэрэнлэйжамц, 1985	Наши данные
Сколекс:				
длина	—	0,323—0,455	0,409—0,665	0,42—2,5*
ширина	0,48—1,25	0,45—1,25	0,66—0,77	0,56—1,7
Диаметр присосок	0,18—0,30	0,232—0,3	0,23—0,56	0,236—0,565
Число семенников	100—110	60—150	130—150	54—120
Длина бурсы цирруса	0,26	0,202—0,28	0,28—0,38	0,17—0,40
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	1/6—1/4	1/5—1/6	1/3—1/4	1/4—2/5
Размер доли яичника	—	0,098—0,35*	0,51**—0,56** 0,12—0,17	—

Примечание.

*— до шейного сужения при его наличии,

**— указана длина всего яичника (?)

Северной Америки. Из палеарктических видов *P. osculatus* — паразит европейского сома *Silurus glanis*, *P. pearcae* — паразит окуня *Perca fluviatilis*, а *P. sagittus* — паразит вьюновых (гольца *Nemachilus barbatulus* и щиповки *Cobitis taenia*). *Proteocephalus ptychocheilus* был описан от североамериканских представителей *Leuciscinae* (*Ptychocheilus oregonensis*, *Gila striata*, *Richardsonius balteatus*) (Bangham, Adams, 1954). Г. Хоффман (Hoffman, 1967) упоминает этот вид для *Mylocheilus caurinus*. От рыб рода *Ptychocheilus* (*P. grandis*) Хэдерли (Haderlie, 1953) был описан *Proteocephalus cobraeformis*, который В. И. Фрезе (1965) упоминает среди видов с неясным систематическим положением. У карповых рыб Канады, кроме *P. ptychocheilus*, отмечены *P. pearsei* (у *Notropis atherinoides* и *Micropterus dolomieu*) и *P. pingius* (у *Notropis atherinoides* и *N. hudsonius*). Однако *P. pearsei* — характерный паразит окуневых рыб, а *P. pingius* — шук. Карповых рыб, видимо, следует рассматривать как резервуарных хозяев этих видов цестод (Фрезе, 1965). Находки *P. osculatus*, *P. pearcae* и *P. sagittus* у карповых рыб и *P. torulosus* у некарповых рыб сомнительны, однако их нельзя отрицать категорично (Фрезе, 1965), поскольку в вопросе о специфичности этих цестод еще много неясного. Можно лишь отметить, что они, вероятно, узкоспецифичны к окончательным хозяевам. Так, Виллемс (Willemse, 1969) экспериментально показал, что два морфологически «неразличимых» вида *P. ambiguus* и *P. filicollis* достигают половой зрелости в разных хозяевах. Первый — в девятиглай колюшке *Pungitius pungitius*, второй — в трехглай *Gasterosteus aculeatus*. С другой стороны, *P. exiguus* встречается у многих родов сиговых и лососевых рыб.

При сравнении морфологических признаков цестод из османа с таковыми других видов, известных для семейства карповых, оказалось, что по значению ряда признаков (форма желточных тяжей,

особенности строения яиц, расположение половых пор, положение вагины относительно бursы цирруса) они полностью совпадают, а по некоторым — перекрываются (рис. 2). Сложность выявления единственного отличительного признака, а также отсутствие сведений о наиболее значимых признаках в систематике протеоцефалюсов побудили нас использовать не общепринятую при определении цестод дихотомическую таблицу, а так называемую политомическую (многоходовую) таблицу, позволяющую одновременно использовать несколько признаков. Наличие комплекса признаков и определенное их сочетание позволяют получить более полное и четкое представление о виде (Шульман, 1984).

Для представителей рода *Proteocephalus*, зарегистрированных у карповых рыб, в качестве ключевых мы остановились на 7 признаках: наличие или отсутствие апикальной присоски и сфинктера вагины, расположение семенников и их количество, отношение длины бursы цирруса к ширине членика, ширина сколекса и диаметр присосок.

Признаки

Ряд. I. Апикальная присоска	0 — отсутствует 1 — имеется
Ряд. II. Сфинктер вагины	0 — отсутствует 1 — имеется
Ряд. III. Семенники расположены	1 — в один слой 2 — в два слоя 3 — в три слоя и более
Ряд. IV. Количество семенников	1 — в пределах 100 2 — от 100 до 200 3 — более 200
Ряд. V. Отношение бursы цирруса к ширине членика	1 — от 0,1 до 0,3 2 — более 0,3
Ряд VI. Размеры сколекса	1 — от 0,1 до 0,35 мм 2 — от 0,32 до 0,55 мм 3 — более 0,55 мм
Ряд VII. Размеры присосок	1 — от 0,049 до 0,120 мм 2 — от 0,09 до 0,200 мм 3 — от 0,17 до 0,56 мм

Определительная таблица

Вид	Ряд						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>P. osculatus</i>	1	0	2	2,3	1,2	2	2
<i>P. percae</i>	1	1	1	1	2	1	1
<i>P. ruzskyi</i>	1	1	1,2	1	1	3	3
<i>P. pychocheilus</i>	0	0	2	1	1,2	3	3
<i>P. sagittus</i>	0	1	1	1	1	2	2,3
<i>P. torulosus</i>	0	(0)1	2,3	1,2	1	2,3	3
<i>P. cobraeformis</i>	0	0	2,3	—	—	3	3
<i>P. sp. (Or. pewzowi)</i>	0	0	2	1	1,2	2,3	3

Сравнение протеоцефалюсов от рыбоядной формы османа (*Oreoleuciscus pewzowi*) с другими видами этого рода показало, что они хорошо отличаются от *P. osculatus* отсутствием апикальной присоски, меньшим количеством семенников, меньшей длиной бурсы цирруса и большими размерами присосок. От *P. percae* они отличаются отсутствием апикальной присоски и сфинктера вагины, расположением семенников в два слоя, большими размерами сколекса и боковых присосок. От *P. sagittus* обнаруженные черви отличаются отсутствием сфинктера вагины, расположением семенников в два слоя, большей изменчивостью длины бурсы цирруса и ее отношения к ширине членика, более крупными боковыми присосками. От *P. ruzskyi* они отличаются прежде всего отсутствием апикальной присоски и сфинктера вагины. По многим параметрам обнаруженные черви близки к *P. torulosus*, но отличаются отсутствием сфинктера вагины, несколько меньшим количеством семенников и их слоев и значительно большей изменчивостью размеров бурсы цирруса и отношения ее длины к ширине членика, а также размеров прикрепительного аппарата. В целом в пределах Евразии протеоцефалюсы из османа не идентифицируются ни с одним из известных видов.

В значительной степени признаки обнаруженных червей совпадают с таковыми у *P. Ptychocheilus* и *P. cobraeformis*, однако отсутствие сведений об изменчивости некоторых важных признаков у этих двух видов (количество семенников, длина бурсы цирруса) в первоописаниях не позволяет провести полное сравнение нашего материала с ними. В отличие от цестод из алтайского османа *P. cobraeformis* имеет своеобразную форму головного конца: сколекс и передний отдел шейки представляют собой единую расширенную часть, резко переходящую в сужение. Наиболее близки значения признаков обнаруженных червей к таковым *P. Ptychocheilus*. Североамериканские карповые родов *Ptychocheilus*, *Richardsonius* и *Mylocheilus* — хозяева этого вида — также относятся к подсемейству *Leuciscinae*. Среди них имеются озерные формы (*Ptychocheilus oregonensis*), формы, населяющие озера и реки (*Richardsonius balteatus*), и даже относительно эвригалинные (*Mylocheilus caurinus*). Эти рыбы распространены преимущественно к западу от Скалистых гор в штатах Британская Колумбия, Орегон, Вашингтон, Айдахо, Монтана, Невада и Альберта. Спектр питания довольно широк. Так, *Ptychocheilus oregonensis* летом питается рыбой, незначительно планктоном и личинками насекомых, а зимой — преимущественно рыбой. *Richardsonius balteatus* — планктоном и диатомовыми водорослями (молодые рыбы); водорослями, личинками насекомых, моллюсками, икрой и молодь разных рыб (взрослые рыбы). Практически все они, включая и *Mylocheilus caurinus* — эврифаги (Scott, Crossman, 1973). В этом отношении экологические потребности североамериканских карповых — хозяев цестод рода *Proteocephalus* — в значительной степени совпадают с таковыми алтайских османов.

Современные ареалы паразитов являются результатом сложной истории расселения и эволюции как их самих, так и их хозяев. Мно-

гие ихтиологи считают центром происхождения карповых рыб водоемы юго-восточной Азии. В Европе карповые достоверно известны с палеоцена, в Азии — из эоцена, в Северной Америке — из миоцена (Banagescu, 1975). Таким образом, только в олигоцен — миоцене карповые проникли в Северную Америку через Берингию и, видимо, были представлены исключительно *Leuciscinae* (Гусев, 1978). Вероятно, вместе с ними проникла предковая форма (или непосредственно *P. torulosus*) протеоцефалусов, которая в новых условиях при интенсивном формо- и видообразовании у рыб дала начало «букету» американских видов цестод рода *Proteocephalus* у карповых рыб. Аналогичные процессы только уже с участием представителей рода *Oreoleuciscus* (османы) проходили и в водоемах Западной Монголии. Все вышеизложенное свидетельствует, на наш взгляд, о том, что отмеченное сходство обнаруженных червей и *P. pychocheilus* объясняется аналогичной изменчивостью близкородственных форм при неконкурентной эволюции хозяев. Таким образом, цестоды от рыбоядной формы алтайского османа (*Oreoleuciscus pzewowi*) могут быть отнесены к *Proteocephalus torulosus*, который является полиморфным видом. Ввиду неполноты описания *P. pychocheilus* мы воздерживаемся от признания его синонимом *P. torulosus*, впрочем, как и *P. cobraeformis*.

ЛИТЕРАТУРА

- Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю. Ю., Демин А. Н. и др. Обзор видов ихтиофауны МНР. — В кн.: Рыбы Монгольской Народной Республики. М., Наука, 1983, с. 102—225.
- Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю. Ю., Демин А. Н. и др. Рыбы Монгольской Народной Республики. — В кн.: Экология и хозяйственное значение рыб МНР. М., Наука, 1985, с. 9—175.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М. — Л., изд-во АН СССР, 1949, т. II, 925 с.
- Борисовец Е. Э. Анализ морфологической изменчивости рыб на основе математических методов. Автореф. канд. дис., М., 1985, 21 с.
- Борисовец Е. Э., Дгебуадзе Ю. Ю., Ермохин В. Я. Морфологический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*: Pisces, Cyprinidae) водоемов МНР: многомерный подход. — Зоол. журн., 1985, т. 64, вып. 8, с. 1199—1213.
- Варпаховский Н. А. Монография нового рода карповых рыб (*Oreoleuciscus*). СПб., 1889, с. 3—68.
- Гундризер А. Н. О паразитофауне рыб Западно-Монгольской ихтиологической провинции (в пределах Тувинской АССР). — В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, Среднеур. кн. изд-во, 1976, с. 69—80.
- Гундризер А. Н. К изучению паразитофауны рыб Тувы. — В кн.: Новые данные о природе Сибири. Томск, изд. ТГУ, 1980, с. 43—55.
- Гусев А. В. Monogenoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1978, т. 28, с. 96—198.
- Дубинина М. Н. Некоторые замечания по системе ленточных червей семейства Proteocephalidae La Rue (Cestoidea Rud., 1808) и по их распространению в СССР. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1952, т. 4, с. 281—299.
- Дубинина М. Н. Класс ленточные черви Cestoidea Rud., 1808. — В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М. — Л., изд-во АН СССР, 1962, с. 384—434.

- Иешко Е. П., Аникиева Л. В. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* (Cestoda, Proteocephalidae) массового паразита сиговых рыб. — Паразитология, 1980, т. 14, № 5, с. 422—426.
- Казаков Б. Е., Пэрэнлэйжамц Ж. К изучению фауны и экологии гельминтов алтайских османов Западной Монголии. — Матер. ВОГ, 1985, вып. 35, с. 70—86.
- Размашкин Д. А. К вопросу о морфологии *Proteocephalus ruzskyi* (Titova, 1946) *Proteocephalata* Spassky, 1957). — Тр. НИИББ, Томск, 1974, т. 3, с. 54—56.
- Световидова А. А. Ревизия рода алтайских османов *Oreoleuciscus* Warp. (Pisces, Cyprinidae). — Вopr. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 2, с. 245—261.
- Фрезе В. И. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., Наука, 1965, 538 с.
- Шульман С. С. Введение. — В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л., Наука, 1984, т. 1, с. 6—7.
- Banarescu P. Principles and problems of zoogeography. Yugoslavia, Subotica, 1975, 214 pp.
- Bangham R. V., Adams J. R. A survey of the parasites of freshwater fishes from the mainland of British Columbia. — J. Fish. Res. Board Can., 1954, vol. 11, p. 673—708.
- Dashdorzh A., Dulmaa A., Pivnicka K. Contribution to the systematics of genus *Oreoleuciscus* Warpachowski, 1889 (Cyprinidae). — Vestn. Cs. spolec. zool., 1969, vol. 33, N 4, s. 289—299.
- Haderlie E. C. Parasites of the fresh-water fishes of Northern California. — Univ. Calif. Publ. Zool., 1953, vol. 57, N 5, p. 303—340.
- Hoffman G. L. Parasites of North American freshwater fishes. — Univ. Calif. Press., Berkeley and Los Angeles, 1967, 486 pp.
- Scott W. B., Crossman E. Y. Freshwater fishes of Canada. — Bul. Fish. Res. Bd. Canada, 1973, 966 pp.
- Wagner O. Über den Entwicklungsgang und Bau einer Fishtaenia (Ichthyotaenia torulosa Batsch.). — Jena. Z. Naturwiss., 1917, BD. 55, S. 1—66.
- Willemse J. J. *Proteocephalus flicollis* (Rudolphi, 1802) and *Proteocephalus ambiguus* (Dujardin, 1845), two histertocofused species of cestodes. — J. Helminthol., 1968, vol. 42, N 3—4, p. 395—410.
- Willemse J. J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands. — J. Helminthol., 1969 vol. 43, N 1—2, p. 207—222.