

УДК 576.895.121

© 1992

О СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ НЕКОТОРЫХ ГРУПП ЦЕСТОД ОТРЯДА
PSEUDOPHYLLIDEA

М.В. Юрахно

Установлено, что семейства цестод *Diphyllobothriidae* Lühe, 1910 и *Ligulidae* Claus, 1868, emend. Dubinina, 1959 искусственны. Поэтому осуществлена их ревизия. Подсем. *Polygonoporinae* Delamure et A. Skriabin, 1968 выведено из сем. *Diphyllobothriidae* и возведено в ранг самостоятельного сем. *Polygonoporidae* fam. n. и самостоятельного подотряда *Polygonoporiata* subordo n. Подсем. *Baylisiinae* Jurachno, 1989 изъято из сем. *Diphyllobothriidae* и возведено в ранг самостоятельного сем. *Baylisiidae* fam. n. Подсем. *Schistocephalinae* Dubinina, 1962 выведено из сем. *Ligulidae* и в ранге самостоятельного сем. *Schistocephalidae* fam. n. оставлено в надсем. *Diphyllobothrioidea* Lühe, 1910. Выявлено большое морфологическое сходство у представителей *Baylisiidae* и *Ligulidae*. Эти два семейства объединены в надсем. *Baylisoidea* superfam. n. Составлена определительная таблица подотрядов и выше указанных надсемейств и семейств псевдофиллид. Анализируются предполагаемые пути их эволюции.

К последнему времени (Дубинина, 1966, 1974, 1980; Freze, 1974; Протасова, 1977; Делямуре и др., 1985; Юрахно, 1989) классификационная система псевдофиллидных цестод приобрела следующий вид:

Отряд *Pseudophyllidea* Carus, 1863Подотряд *Bothriocephalata* Freze, 1974Надсем. *Bothriocephaloidea* Blanchard, 1849Сем. *Bothriocephalidae* Blanchard, 1849Подсем. *Bothriocephalinae* Blanchard, 1849Подсем. *Oncodiscinae* Protasova, 1974Сем. *Ancistrocephalidae* Protasova, 1974Подсем. *Ancistrocephalinae* Protasova, 1974Подсем. *Anoncocephalinae* Protasova, 1974Подсем. *Fistulicolinae* Protasova, 1974Подсем. *Marsipometrinae* Cooper, 1917Сем. *Parabothriocephalidae* Yamaguti, 1959Подсем. *Parabothriocephalinae* Yamaguti, 1934Подсем. *Paraechinophallinae* Protasova, 1975Сем. *Triaenophoridae* Loennberg, 1889Надсем. *Amphicotyloidea* Lühe, 1889Сем. *Amphicotyliidae* Lühe, 1889Подсем. *Amphicotylinae* Lühe, 1889Подсем. *Abothriinae* Nybelin, 1922Сем. *Echinophallidae* Schumacher, 1914Подсем. *Echinophallinae* Schumacher, 1914Подсем. *Bothriocotylinae* Yamaguti, 1959Подсем. *Pseudoamphicotylinae* Protasova, 1974Сем. *Ptychobothriidae* Lühe, 1902Подсем. *Ptychobothriinae* Lühe, 1899

- Подсем. *Polyoncobothriinae* Protasova, 1974
- Подотряд *Diphyllobothriata* Mordivenci, 1966
- Надсем. *Diphyllobothrioidea* Lühe, 1910
- Сем. *Diphyllobothriidae* Lühe, 1910
- Подсем. *Diphyllobothriinae* Lühe, 1910
- Подсем. *Polygonoporinae* Delamure et A. Skriabin, 1968
- Подсем. *Baylisiinae* Jurachno, 1989
- Сем. *Ligulidae* Claus, 1868, emend Dubinina, 1959
- Подсем. *Ligulinae* Monticeli et Grety, 1891
- Подсем. *Schistocephalinae* Dubinina, 1962
- Надсем. *Scyphocephaloidea* Freze, 1974
- Сем. *Scyphocephalidae* Freze, 1974
- Сем. *Cephalochlamidae* Yamaguti, 1959

Ботрицефалы инвазируют преимущественно морских, реже пресноводных рыб; дифиллоботриоидеи паразитируют главным образом у морских млекопитающих и в меньшей степени у рыбоядных птиц, а хозяевами сцифоцефалоидеи стали амфибии и рептилии. Наши исследования касаются только паразитов морских млекопитающих и птиц, т.е. представителей надсем. *Diphyllobothrioidea*. Однако в процессе их изучения было установлено, что некоторые виды включены в это надсемейство ошибочно, поэтому, чтобы указать их точное таксономическое положение, мы и сочли необходимым привести выше всю систему отряда.

В настоящей работе мы ограничимся ревизией лишь двух семейств псевдофиллидных цестод: *Diphyllobothriidae* и *Ligulidae*. Оба они искусственны. В первое семейство неправильно включены подсем. *Polygonoporinae* и *Baylisiinae*, ко второму неверно отнесено подсем. *Schistocephalinae*.

Подсем. *Polygonoporinae*. Обосновано Делямуре и Скрябиным (1968). Включает 4 вида: *Polygonoporus giganticus* A. Skriabin, 1967; *Hexagonoporus physeteris* Gubanov in Delamure, 1955; *Tetragonoporus calyptocephalus* A. Skriabin, 1961 и *T. physeteris* (Clarke, 1952) Delamure et A. Skriabin, 1968. Все они — паразиты кашалота. Первые два вида локализуются в кишечнике, третий и четвертый — в желчных протоках печени. Распространены в бореальных, нотальных и антарктических водах Мирового океана. От дифиллоботриид, к которым они отнесены, отличаются иным строением сколекса, паренхимной мускулатуры, выделительной и половой систем (рис. 1, а, б). Сколекс у них короткий (0.8—1.5 мм), снабжен двумя ботриями и уплощенным многолопастным (Делямуре и др., 1985), чаще всего двенадцатилопастным апикальным органом. Подобный орган у дифиллоботриид отсутствует. Внутренняя продольная мускулатура у полигонопорин разделена желточными фолликулами на два слоя, из которых проксимальный представлен мощными, хорошо выраженными пучками. У дифиллоботриид внутренняя продольная мускулатура состоит из одного слоя и не собрана в четко выраженные пучки. Экскреторная система у полигонопорин представлена сложной сетью многочисленных, беспорядочно ветвящихся и сливающихся друг с другом каналов разного диаметра, залегающих только в медуллярной паренхиме. У дифиллоботриид выделительная система не образует беспорядочной сети каналов. Она расположена как в медуллярной, так и в кортикальной паренхиме. Половая система у полигонопорин полигонадна (от 14 до 4 половых комплексов в членике) и лишь у представителей рода *Tetragonoporus* изредка бывают членики с тройными или двойными наборами половых органов. А подавляющее большинство дифиллоботриид моногонадно. Только у видов рода *Diplogonoporus* половые комплексы в членике чаще всего удвоены и как исключение одинарные (*D. balaenopterae*, *D. tetrapterus*), тройные (*D. balaenopterae*, *D. mutabilis*, *D. tetrapterus*) или в большом количестве, до 10 у *D. balaenopterae* (Делямуре, А. Скрябин, 1968). У полигонопорин и дифиллоботриид имеются различия и по другим признакам половой системы. Например, у полигонопорин семенной пузырек всегда расположен дорсальнее бурсы

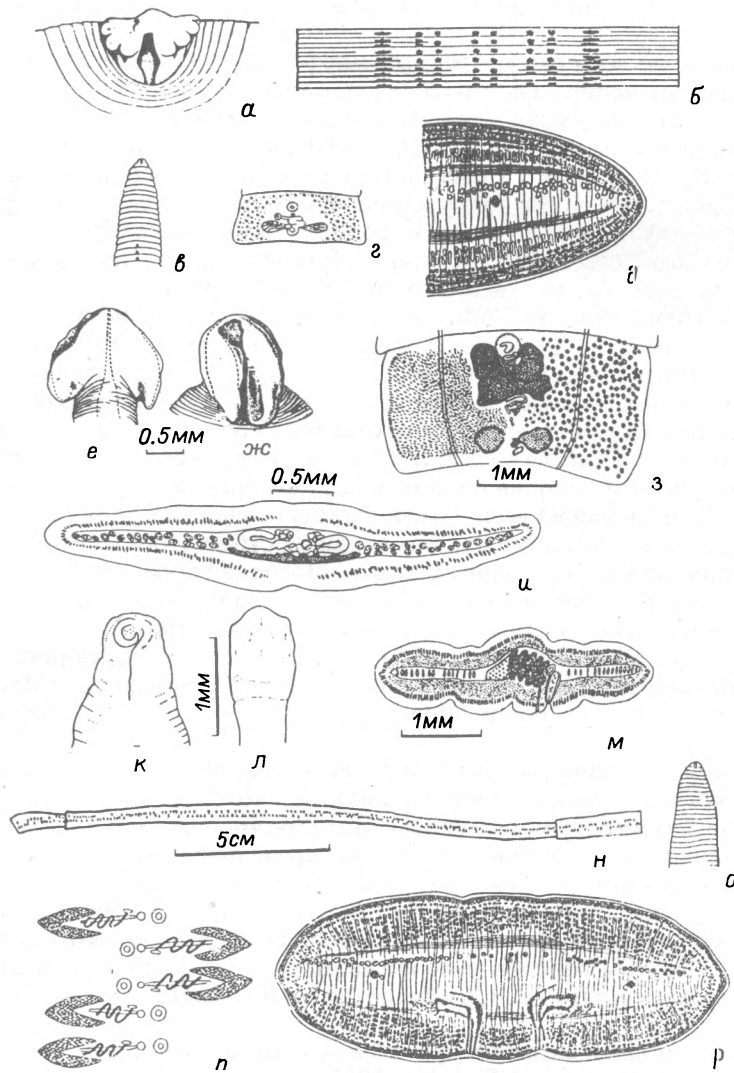


Рис. 1. Представители Polygonoporidae fam.n. (a, б), Schistocephalidae fam.n. (в—д), Diphyllbothriidae Lühe, 1910 (е—и), Baylisiidae fam.n.: (к—н) и Ligulidae Claus, 1868 (о—р): а — сколекс *Polygonoporus giganticus* (дорсально); б — схема расположения половых комплексов в стробиле *Polygonoporus giganticus*; в — схема строения переднего конца представителей рода *Schistocephalus*; г — схема строения половой системы у представителей того же рода; д — часть поперечного разреза членика *Schistocephalus solidus*; е — сколекс *Diphyllbothrium lanceolatum* (латерально); ж — то же, вентрально; з — половозрелый терминальный членик *D. lanceolatum*; и — поперечный разрез членика *D. lanceolatum*; к — сколекс *Baylisia supergonoporis* вентрально; л — то же, латерально; м — поперечный разрез членика *B. supergonoporis*; н — гермафродитный членик *B. supergonoporis*, содержащий 205 половых комплексов (вид с вентральной стороны); о — передний конец *Digramma* sp., вентрально; п — схема расположения половых комплексов у диграмм (вентрально); р — поперечный разрез плероцеркоида *Digramma interrupta*. а, б — по: А. Скрыбин (1967); в—д, о—р — по: Дубинина (1966); е—и — по: Делямуре, А. Скрыбин, Сердюков (1985); к—н — по: Юражно (1989).

Fig. 1. Members of Polygonoporidae fam.n.

цирруса, а у дифиллоботриид этот орган почти всегда по отношению к бурсе цирруса сдвинут кзади.

Таким образом, по всем рассмотренным морфологическим признакам, которые имеют важнейшее значение в систематике цестод (Дубинина, 1974, 1980), полигонопорины фактически не имеют сходства с дифиллоботриидами. Примечательно, что по этим же признакам они гораздо ближе к ботриоцефалатам (Протасова, 1977; Andersen, Kennedy, 1983, и др.). У последних часто сколекс имеет сходный с полигонопоринами апикальный орган, внутренняя продольная мускулатура разделена желточными фолликулами на два слоя, выделительная система образует анастомозы, семенной пузырек лежит на одной линии с бурсой цирруса. Правда, ни к одному из надсемейств ботриоцефалат отнести полигонопорин нельзя, так как они обладают признаками и ботриоцефалоидей (яйца имеют крышечку) и амфикотилоидей (сходство в строении сколекса, продольной мускулатуры и выделительной системы). Нельзя их включить и в подотряд *Bothriocephalata* в ранге самостоятельного надсемейства, так как они существенно отличаются от его представителей строением половой системы и особенно топографией ее отдельных органов, а последний признак в систематике ботриоцефалат считается одним из важнейших (Протасова, 1977). Половая система у полигонопорин полигонадна, у ботриоцефалат моногонадна. Половой атриум у полигонопорин всегда располагается на вентральной стороне членика, а у ботриоцефалат — на дорсальной (медианно, субмедианно, субмаргинально) или его положение может быть маргинальным. Маточная пора у ботриоцефалат во всех случаях находится впереди уровня мужского полового отверстия, а у полигонопорин — сзади, несколько смещаясь в правую или левую сторону.

Учитывая вышеизложенное, предлагаем вывести подсем. *Polygonoporinae* из сем. *Diphyllbothriidae* и возвести в ранг самостоятельного сем. *Polygonoporidae* fam.n. и самостоятельного подотряда *Polygonoporiata* subordo п. в составе отряда *Pseudophyllidea*.

Диагноз сем. *Polygonoporidae* fam.n.: *Polygonoporiata* subordo п. Крупные цестоды с короткими и очень широкими члениками. Сколекс маленький (0.8—1.5 мм длиной), снабжен двумя ботриями и уплощенным многолопастным (чаще двенадцатилопастным) апикальным органом. Внутренняя продольная мускулатура разделена желточными фолликулами на два слоя, из которых внутренний (проксимальный) представлен мощными, хорошо выраженными пучками. Экскреторная система представляет собой сложную сеть многочисленных, беспорядочно ветвящихся и сливающихся друг с другом каналов разного диаметра, залегающих в медуллярной паренхиме. Половая система с 2, 4, 6 и более (до 14) половыми комплексами в одном членике.

Паразиты кишечника и желчных протоков печени кашалота.

Типовой род: *Polygonoporus* A.Skriabin, 1967.

Диагноз подотряда *Polygonoporiata* subordo п. идентичен приведенному выше диагнозу сем. *Polygonoporidae*.

Подсем. *Baylisiinae*. Обосновано нами (Юрахно, 1989). Включает 2 вида: *Baylisia baylisi* Markowski, 1952 и *B. supergonoporis* Jurachno, 1989. Оба являются паразитами тюленя-крабоеда. Первый обнаружен в атлантическом и тихоокеанском секторах Антарктики, второй — только в тихоокеанском. Представители этого подсемейства (рис. 1, к—н) отличаются от дифиллоботриид, к которым они были причислены, иной формой сколекса, плохой его выраженностью (задняя граница незаметна), гораздо большей длиной средних и задних проглоттид, иным строением и топографией выделительной и половой систем. Ботрии маленькие, открываются не латерально, а субтерминально. Максимальная длина задних члеников достигает 18.5 см. Продольные экскреторные каналы располагаются только в кортикальной паренхиме. Яичник не двулопастной, а треугольной формы. Половые комплексы ориентированы не вдоль, а поперек проглоттиды. Количество половых комплексов в членике не 1—2, а 60—307. Умножение половых комплексов идет в членике не в поперечном, а в продольном направлении.

По местоположению и ориентации половых комплексов (поперек проглоттиды) бэйлисиины наиболее сходны с представителями рода *Digamma* (сем. *Ligulidae*), однако расположение отдельных органов в каждом половом комплексе у сравниваемых цестод диаметрально противоположное. У бэйлисиин яичники находятся на медианной линии членика, а половые отверстия — примерно посредине латеральных полей на их вентральной поверхности (рис. 1, м). У диграмм, наоборот, половые отверстия открываются близ медианной линии, а яичники располагаются в латеральных полях проглоттид (рис. 1, л). Существенно отличаются бэйлисиины от диграмм и другими признаками: наличием сколекса и стробилиации, расположением выделительных каналов только в кортикальной паренхиме. По этой причине бэйлисиины не могут быть включены в состав сем. *Ligulidae*.

На основании указанных различий предлагаем вывести подсем. *Baylisiinae* из сем. *Diphyllobothriidae* и определить ему таксономический статус самостоятельного сем. *Baylisiidae* fam.n. В свою очередь, учитывая большое сходство в строении и топографии половой системы у бэйлисиид и лигулид, считаем целесообразным объединить эти два семейства в надсем. *Baylisoidea* superfam.n.

Д и а г н о з сем. *Baylisiidae* fam.n.: *Baylisoidea* superfam.n. Крупные цестоды (до 785 см длиной). Задняя граница сколекса выражена нечетко. Ботрии расположены субтерминально, развиты плохо. Продольные каналы выделительной системы локализируются только в кортикальной паренхиме. В членике насчитывается от 60 до 307 половых комплексов, которые располагаются двумя продольными рядами, неправильно чередуясь то с правой, то с левой стороны. Продольная ось каждого полового комплекса простирается поперек проглоттиды. Яичники находятся на медианной линии членика, а половые отверстия — примерно посредине латеральных полей на их вентральной поверхности.

Паразиты тюленя-крабоеда. Семейство включает лишь один род — *Baylisia* Markowski, 1952.

Д и а г н о з надсем. *Baylisoidea* superfam.n.: *Diphyllobothriata*. Ленточные черви с полностью или частично редуцированным сколексом, с полной или частичной утратой стробилиации, с полной или частичной редукцией медуллярной сети выделительных каналов. Многочисленные половые комплексы всегда ориентированы поперек стробилы, но половые отверстия располагаются на вентральной стороне тела.

Паразиты антарктического тюленя-крабоеда и рыбоядных птиц северного полушария.

Надсемейство включает 2 семейства: *Baylisiidae* fam.n. и *Ligulidae* Claus, 1868.

Подсем. *Schistocephalinae*. Обосновано Дубининой (1962). Включает лишь один род *Schistocephalus* Creplin, 1829, в состав которого входят виды *Sch. solidus* (Müller, 1776); *Sch. pungitii* Dubinina, 1959; *Sch. nemachili* Dubinina, 1959; *Sch. rhynchichthydis* Diesing, 1863 и *Sch. thomasi* Garoian, 1960. От лигулин они (рис. 1, в—д) отличаются наличием первичной стробилиации, строением паренхимной мускулатуры, выделительной и половой систем, а также корацидия.

Паренхимная мускулатура шистоцефалин насчитывает не 2 слоя (один продольный и один поперечный), а 5 (3 — поперечных и 2 — продольных).

Выделительные сосуды располагаются не в одной плоскости, как у лигулин, а пронизывают всю медуллярную паренхиму и заходят во внутренние слои поперечной и продольной мускулатуры.

Половые комплексы у шистоцефалин составляют в стробиле один правильный продольный ряд, как у большинства дифиллоботриид. Продольная ось каждого комплекса в отличие от лигулин ориентирована не поперек, а вдоль членика и находится на его медианной линии. Яичники не У-образные, а двулопастные, как у дифиллоботриид, и локализируются по одному в основании каждого полового комплекса. Желточные фолликулы располагаются не снаружи паренхимной мускулатуры, а между наружным слоем продольных и средним слоем поперечных волокон. Отверстия сумки цирруса и вагины находятся не в латеральных полях, а на средней линии членика.

Корацидий шистоцефалин в отличие от лигулин лишен наружной оболочки.

По общему плану строения шистоцефалины значительно ближе к дифиллоботридам, чем к лигулинам. Следует сказать, что и ранее многие исследователи видели большую разницу в строении нынешних лигулин и шистоцефалин и относили их к разным семействам. Так, название «семейство Ligulidae» впервые было употреблено Клаусом (Claus, 1868) для ремнецов только одного рода *Ligula* Bloch, объединяющего всех известных в то время ремнецов, лишенных настоящего расчленения стробилы на проглоттиды (Дубинина, 1966). А представители рода *Schistocephalus* Crepl., обладающие настоящим расчленением стробилы на проглоттиды, были отнесены им вместе с лентецами *Bothriocephalus* Brems. (= *Diphyllobothrium* Cobbol.) к другому семейству — *Bothriocephalidae*. В таком объеме сем. *Ligulidae* Claus, 1868 принималось некоторое время и другими авторами (Braun, 1883; Leuckart, 1886; Parona, 1887; Railliet, 1893; Stossich, 1898, и др.). Лишь Люе (Lühe, 1899a, 1899b) узрел родство между лигулами и щелеголовами и поместил их в одно подсемейство — *Ligulinae*. Его неправильная, на наш взгляд, точка зрения была механически подхвачена многими последующими систематиками. Однако не все придерживались ее. Так, в середине текущего столетия польский исследователь Безубик (Bezubik, 1954), изучив взрослых ремнецов, пришел к прежней точке зрения, выделив представителей родов *Ligula* и *Digramma* в самостоятельное сем. *Ligulidae*, а «ремнецов» рода *Schistocephalus* оставив вместе с лентецами в сем. *Diphyllobothriidae* Lühe, 1910.

С выделением лигул и диграмм в самостоятельное сем. *Ligulidae* мы согласны, а с включением рода *Schistocephalus* в сем. *Diphyllobothriidae* — нет. Шистоцефалюсы от дифиллоботриид отличаются: а) четко выраженной тенденцией к прогенезу; б) отсутствием сколекса и вторичной стробилиации; в) строением паренхимной мускулатуры (5 слоев, а не 2); г) выделительной системой (преобладание экскреторных сосудов не в кортикальной, а медуллярной паренхиме); д) половой системой (желточники располагаются не снаружи от паренхимной мускулатуры, а между ее слоями); е) отсутствием копуляции; ж) отсутствием у корацидия наружной оболочки.

Из приведенного сравнения видно, что шистоцефалины существенно отличаются и от лигулин, и от дифиллоботриид, поэтому предлагаем возвести данное подсемейство лигулид в ранг самостоятельного сем. *Schistocephalidae* fam.n., оставив его в составе надсем. *Diphyllobothrioidea* Lühe, 1910.

Д и а г н о з сем. *Schistocephalidae* fam.n.: *Diphyllobothrioidea* Цестоды, у которых настоящее расчленение стробилы на проглоттиды наблюдается уже на фазе плероцеркоида. Наружная сегментация соответствует внутреннему метамерному расположению половых комплексов. Паренхимная мускулатура состоит из 3 слоев поперечных и правильно с ними чередующихся 2 более мощных слоев продольных мышц. Внутренняя сеть выделительных сосудов пронизывает медуллярную паренхиму и заходит во внутренние слои паренхимной мускулатуры. Половые комплексы в стробиле образуют один правильный продольный ряд. Уже на фазе плероцеркоида в каждом комплексе развиты половые железы, протоки и их наружные отверстия. Наиболее развитые половые комплексы находятся в средней части стробилы, а молодые — в переднем и заднем концах. Семенники расположены равномерным слоем в центральной паренхиме, отсутствуя лишь в пределах половых комплексов. Симметричные двулопастные яичники локализуются по одному в основании каждого полового комплекса. Вагина и матка тянутся вдоль продольной оси полового комплекса. Желточные фолликулы залегают между наружным слоем продольных и средним слоем поперечных мышечных волокон. Половые отверстия находятся на вентральной поверхности членика. Отверстия бурсы цирруса и вагины располагаются друг за другом на средней линии проглоттиды, а отверстия матки, неправильно чередуясь в различных члениках стробилы, лежат то справа, то слева от отверстия вагины.

Корации в отличие от таковых у лигулин и большинства других псевдофиллидных цестод лишены первичной наружной оболочки, и их сложная ресничная эмбриональная оболочка не имеет внутренних цитоплазматических камер, а заполнена гомогенным содержимым.

Плероцеркоиды паразитируют в полости тела преимущественно у колюшковых рыб (*Gasterosteidae*), реже инвазируют окунеобразных — семейство подкаменщиков (*Cottidae*) — и гольцов рода *Nemachilus* (*Cobitidae*). Взрослые черви встречаются у многих рыбообразных птиц. Семейство представлено одним родом *Schistocephalus* Creplin, 1829.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДОТРЯДОВ ПСЕВДОФИЛЛИД, А
ТАКЖЕ НАДСЕМЕЙСТВ И СЕМЕЙСТВ ДИФИЛЛОБОТРИАТ

- 1 (2). Половой атриум расположен на дорсальной поверхности проглоттиды или
открывается маргинально Подотряд *Bothriocephalata* Freze, 1974
- 2(1). Половой атриум находится на вентральной поверхности тела 3
- 3(4). На сколексе имеется апикальный орган Подотряд *Polygonoporyata* Jurachno, subordo n.
. Сем. *Polygonoporidae* Jurachno, fam. n.
- 4(3). Апикальный орган на сколексе отсутствует Подотряд *Diphyllobothriata* Mordivenci, 1966 5
- 5(12). Паразиты млекопитающих и птиц 6
- 6(9). Половые комплексы располагаются на теле продольно Надсем. *Diphyllobothrioidea* Lühe, 1910 7
- 7(8). Сколекс и вторичная стробилиция отсутствуют Сем. *Schistocephalidae* Jurachno, fam. n.
- 8(7). Сколекс и вторичная стробилиция имеются *Diphyllobothriidae* Lühe, 1910.
- 9(6). Половые комплексы располагаются в теле поперечно Надсем. *Baylisiioidea* Jurachno, superfam. n 10
- 10(11). Сколекс и стробилиция имеются. Яичники находятся на медианной линии
стробилы, а половые отверстия в латеральных полях *Baylisiidae* Jurachno, fam. n.
- 11(10). Сколекс и настоящая стробилиция (первичная и вторичная) отсутствуют.
Яичники располагаются на дистальных концах половых комплексов, а половые
отверстия на проксимальных *Ligulidae* Clus, 1868.
- 12(5). Паразиты амфибий и рептилий Надсем. *Scyphocephaloidea* Freze, 1974 13
- 13(14). Паразиты амфибий Сем. *Cephalochlamidae* Yamaguti, 1959
- 14(13). Паразиты рептилий Сем. *Scyphocephalidae* Freze, 1974 .

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП ПСЕВДОФИЛЛИДНЫХ
ЦЕСТОД

Следует сказать, что предложенная выше перестройка системы отряда *Pseudophyllidea*, основанная на морфологических различиях представителей разных групп данного таксона, целиком подтверждается и филогенетическим параллелизмом, который наблюдается у этих паразитов, со своими хозяевами. Прежде всего бросается в глаза приуроченность отдельных подотрядов псевдофиллид к разным группам хозяев. Так, ботриоцефалы паразитируют преимущественно у морских костистых рыб, полигонопориаты — исключительно у кашалота, а дифиллоботриаты — главным образом у ластоногих и рыбообразных птиц.

Среди всех псевдофиллидных цестод наиболее древней группой несомненно является подотряд *Bothriocephalata*. На наш взгляд, примитивными признаками его представителей следует считать: а) наличие апикального органа на сколексе, б) хорошее в большинстве случаев развитие ботрий и в) положение полового атриума на дорсальной стороне тела. Анализ показывает, что общей закономерностью для всех цестод является упрощение сколекса в процессе эволюции, а не усложнение его, как считают некоторые исследователи. Эта закономерность четко прослеживается прежде всего при сравнении различных отрядов двух основных ветвей цестод: 1) *Tryanorhyncha*—*Diphyllidea*—*Pseudophyllidea* и 2) *Tetraphyllidea*—*Lecanicephalidea*—*Proteocephalidea*—*Cyclophyllidea*. Проявляется она и в пределах отдельных отрядов. Например, среди *Pseudophyllidea* наиболее сложными сколексами обладают представители подотряда *Bothriocephalata*. Сходно устроен этот орган у полигонопориа, а у наиболее молодой ветви — дифиллоботриат наблюдается или частичная (*Diphyllobothriidae*, *Baylisiidae*) или полная (*Schistocephalidae*, *Ligulidae*) его редукция.

Итак, первыми среди современных псевдофиллид обособились от своих предков ботриоцефалы. Несколько позднее, возможно, от тех же предков, а может быть, от древних ботриоцефалат отделилась ветвь *Polygonoporiata* (рис. 2). Самая характерная черта представителей этой группы — полигонадность обусловлена, скорее всего, своеобразием новых хозяев — кашалотов, которые, будучи теплокровными животными, по сравнению с бывшими хозяевами (морскими рыбами) оказались экстремальной средой для данных паразитов, и это вызвало полимеризацию их органов размножения. Наиболее близким к исходным формам современных полигонопориа, очевидно, следует считать вид *Polygonoporus giganticus* A. Skriabin, 1968, который паразитирует у кашалота в кишечнике и характеризуется максимальным умножением (до 14) половых комплексов в членике. Позднее в эволюции полигонопориа начался противоположный процесс — уменьшение числа половых комплексов в проглоттиде, т.е. начался процесс олигомеризации гомологичных органов. Так возникли *Hexagonoporus physeteris* Gubanov in Delanure, 1955 (кишечный паразит с шестью половыми комплексами в каждой проглоттиде); *Tetragonoporus calyptcephalus* A. Skriabin, 1961 (паразит протоков печени кашалота, состоящий преимущественно из тетрагонадных члеников) и *T. physeteris* (Clarke, 1952) Delanure et A. Skriabin, 1968 (паразит с той же локализацией, что и у предыдущего вида, но сохранивший в каждой проглоттиде лишь по два половых комплекса). Эволюционная молодость цестод с извращенной локализацией (в печени кашалота) не вызывает сомнения, а их упрощение по сравнению с исходными (кишечными) формами доказывает, что филогенетическое развитие полигонопориа шло, вероятнее всего, указанным выше путем.

Иной точки зрения о происхождении полигонадных цестод, паразитирующих у морских млекопитающих, придерживалась Дубинина (1966, с. 189). Она предполагала, что «специализированные современные виды: *Diplogonoporus balaenopterae* Lönb., паразитирующий в усатых китах (сейвале *Balaenopterus borealis* Lesson. и финвале *B. physalus* L.), а возможно, и в кашалоте (*Physeter catodon* L. — зубатый кит), и *Diphyllobothrium stemmacephalus* (Cobb.), паразитирующий в дельфинах (морская свинья *Phocaena phocaena* L.), — произошли от одной менее специализированной и более пластичной формы *Diphyllobothrium*, распространенной ранее во многих китообразных».

«В свою очередь, — продолжала М.Н. Дубинина, — *Diplogonoporus balaenopterae* в процессе дальнейшей эволюции и физиологической специализации в кашалотах явился исходным видом для образования в этих китах представителя нового рода *Hexagonoporus* — *H. physeteris* Gubanov (Губанов, 1952), число половых комплексов у которого в каждом членике достигает 6».

В свете современных знаний эта точка зрения не может быть принята, ибо, во-первых, стало очевидным, что дифиллоботрииды в своем происхождении не свя-

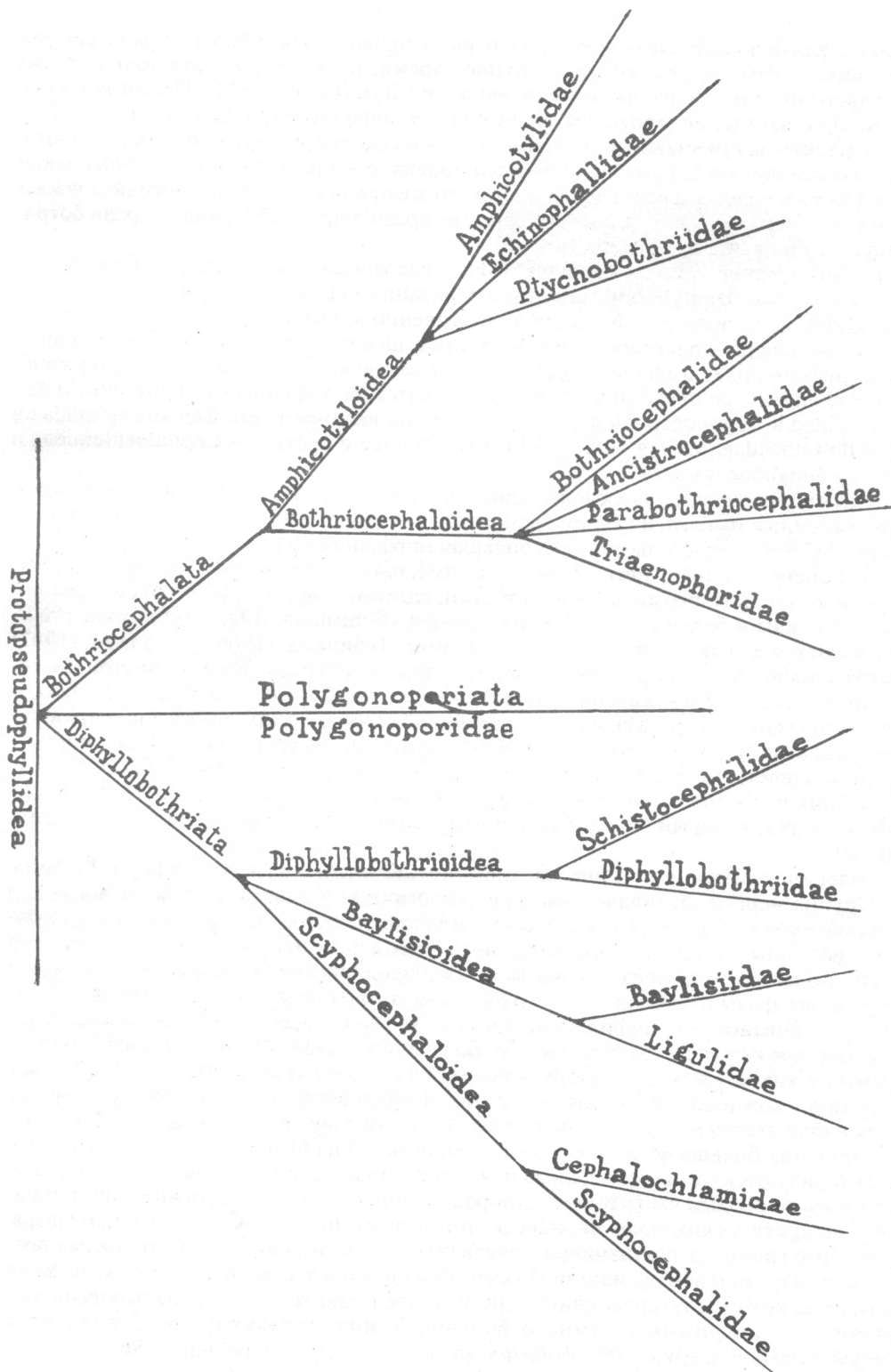


Рис. 2. Филогенетические связи различных групп псевдофилидных цестод (оригинал).
 Fig. 2. Phylogenetic relations between different groups of pseudophyllid cestodes (original).

заны с китообразными, а значит, вряд ли они в прошлом были более широко распространены у этих хозяев, чем в настоящее время, и, во-вторых, эта точка зрения противоречит закону необратимости эволюции Луи Долло (1893). Полигонопориаты, на наш взгляд, не смогли бы, произойдя от дифиллоботриид, утративших ботриоцефалатные признаки (апикальный орган на сколексе, двуслойность паренхимной продольной мускулатуры, сетчатый характер выделительной системы) вновь приобрести в ходе дальнейшей эволюции эти же признаки. Гораздо логичнее искать филогенетические корни полигонопориат не среди дифиллоботриид, а среди ботриоцефалат или даже их предков (рис. 2).

Возникновение третьей крупной ветви псевдофиллидных цестод, объединенных ныне в подотряд *Diphyllobothriata*, также связано с переходом их предков к паразитированию на половозрелой стадии в качественно новых по сравнению с морскими рыбами хозяевах — ластоногих, китообразных, наземных хищных млекопитающих, рыбадных птиц, амфибиях, рептилиях и человеке. Эта ветвь по морфологическим признакам ее представителей четко делится на 3 группы: *Diphyllobothrioidea*, *Baylisisoidea* и *Scyphocephaloidea*. Первая группа включает сем. *Schistocephalidae* и *Diphyllobothriidae*, вторая — *Baylisiidae* и *Ligulidae* и третья — *Cephalochlamidae* и *Scyphocephalidae* (рис. 2).

Шистоцефалиды на взрослой стадии приурочены только к рыбадным птицам. Нет сомнения в том, что и в своем происхождении они связаны именно с этой группой хозяев. Об этом свидетельствует их большая морфологическая изменчивость и сильное отклонение от предковых форм. Эта особенность характерна для всех цестод, которые стали истинными паразитами птиц. Помимо шистоцефалид таковы, например, лигулиды и большинство циклофиллид (Fuhmann, 1925; Дубинина, 1966). Что касается предков шистоцефалид, то ими Дубинина (1966) и Галкин (1987) считают дифиллоботриид. С их мнением согласиться нельзя, так как шистоцефалиды, несмотря на явно тахителические скорости их эволюции (приобретение способности к прогенезу, утрата сколекса и вторичной стробилиации), до сих пор сохранили примитивные признаки своих предков, которые неизвестны у дифиллоботриид, — это многослойность паренхимной мускулатуры и интрамускулярное расположение желточников. Скорее всего, шистоцефалиды произошли от общего с дифиллоботридами предка, который обладал еще некоторыми ботриоцефалатными признаками (рис. 2).

Большой теоретический интерес представляет происхождение дифиллоботриид. Эта группа червей, отличаясь высокой экологической пластичностью, завоевала в качестве окончательных хозяев морских млекопитающих (ластоногих и китообразных), наземных хищных млекопитающих, рыбадных птиц и человека. Дубинина (1966) полагала, что предки современных дифиллоботриид обладали жизненным циклом, все фазы развития которого были связаны с пресной водой. Галкин (1987), наоборот, считает, что дифиллоботрииды — морского происхождения. Его доказательства нам кажутся убедительными. Более того, появилась возможность предположить, с какой именно группой морских животных связаны дифиллоботрииды в своем происхождении. Вероятнее всего, такой группой являются ластоногие. Именно у них наблюдается максимальное видовое разнообразие дифиллоботриид (25 из 41), именно у них больше всего родов этого семейства (5 из 6) и именно у них эти черви характеризуются самыми высокими показателями инвазии: экстенсивность заражения многими видами часто бывает стопроцентной, а интенсивность инвазии, например у антарктических тюленей, нередко превышает миллион особей на одного зверя. Остальные группы дефинитивных хозяев были «освоены» дифиллоботридами позднее путем гостальной радиации. Из китообразных прежде всего стали их хозяевами дельфины, которые по сравнению с другими представителями отряда экологически связаны с ластоногими намного больше. У них паразитируют 3 вида рода *Diphyllobothrium*, а также *Plicobothrium globicephale* (Делямуре и др., 1985). Усатых китов инвазируют лишь два вида: *Diphyllobothrium macroovatum* и *Diplogonoporus*

balaenopterae, причем первый вид встречается только у серого кита и малого полосатика, для которых свойственны тесные экологические контакты с ластоногими. У крупных зубатых китов дифиллоботрииды вовсе отсутствуют.

В пресные воды и на сушу цестоды этого семейства проникли вместе с лососевыми рыбами (Галкин, 1987). По сравнению с морскими сородичами они характеризуются упрощенным сколексом и отсутствием в большинстве случаев узкой специфичности. Это свидетельствует об эволюционной молодости дифиллоботриид пресноводного комплекса.

Что касается филогенетических связей внутри семейства, то следует сказать, что они еще совершенно не выяснены. Попытка Галкина (1987, с. 6 и 7) раскрыть эволюцию сколекса дифиллоботриид оказалась безуспешной. Во-первых, роды *Baylisia*, *Polygonoporus*, *Hexagonoporus* и *Tetragonoporus*, фигурирующие в его работе, как явствует из вышеизложенного, относятся не к дифиллоботридам, а к другим семействам и, во-вторых, эволюция сколекса истинных дифиллоботриид шла не в том направлении, которое указывает автор, а в противоположном: не по пути усложнения, а по пути упрощения. Об этом свидетельствует тот факт, что среди ластоногих дифиллоботрииды с наиболее сложными сколексами (*Pyramicocephalus phocarum*, *Flexobothrium microovatum* и *Baylisiaella tecta*) встречаются у самых древних тюленей (первый — у морского зайца из фоцин, второй — у антарктического морского слона из цистофорин и третий — у того же слона, а также у тюленя Уэдделла и морского леопарда из монахин). Причем все эти паразиты относятся к монотипическим родам, чего нельзя сказать о большинстве других дифиллоботриид, составляющих обширный род *Diphyllobothrium*, который Галкин считает исходным. Ошибочность точки зрения этого автора доказывается также и тем, что в пределах этого последнего — самого крупного рода дифиллоботриид наблюдается та же тенденция — не усложнение, а упрощение сколекса в процессе эволюции. Например, у большинства антарктических представителей рода ботрии развиты хуже, чем у эволюционно более древних — арктических видов.

Таким образом, эволюция, если не всех, то, во всяком случае, большинства родов дифиллоботриид (*Diphyllobothrium*, *Pyramicocephalus*, *Flexobothrium*, *Baylisiella*, *Plicobothrium*) шла параллельно, без превращения одних родов в другие. Возможно, исключение составляет лишь род *Diplogonoporus*, представители которого обладают весьма сходным сколексом с видами рода *Diphyllobothrium*. Однако и в данном случае для выяснения филогенетических связей между этими группами цестод нужны специальные исследования.

Весьма интересную ветвь дифиллоботриат представляет собой надсем. *Baylismoidea*. Оно включает цестод с упрощенным по сравнению с дифиллоботридами сколексом и с поперечно расположенными половыми комплексами. У птичьих паразитов сколекс редуцирован полностью. Возникновение этого надсемейства, очевидно, приурочено к настоящим тюленям северного полушария. От них часть его видов радиировала на рыбоядных птиц того же полушария и дала современное сем. *Ligulidae*, а вторая часть вместе с хозяевами мигрировала в южное полушарие — в Антарктику, где сохранилась лишь у тюленя-крабоеда в количестве двух видов, которые составляют сем. *Baylisiidae*. Примечательно, что антарктические виды, несмотря на резкую смену предками среды второго порядка, по морфологическим признакам гораздо ближе к исходным формам, нежели северные виды, оказавшиеся в новых окончательных хозяевах — птицах. Это еще раз подтверждает тезис о том, что паразиты прежде всего зависят от среды первого порядка. Бэйлисииды даже в экстремальных условиях Антарктики, сохранив связь с прежними окончательными хозяевами, мало изменились по сравнению со своими предками, в то время как лигулиды, сменив в качестве своих окончательных хозяев тюленей на рыбоядных птиц, без перехода в другую адаптивную абиотическую зону утратили сколекс, первичную и вторичную стробилиацию и стали приобретать способность к прогенезу. В этом отношении лигулиды по причине общности хозяев имеют чисто конвергент-

ное сходство с шистоцефалидами, что и послужило в свое время поводом для объединения их некоторыми исследователями в единое подсемейство, а затем и семейство. Нам же филогенетические связи лигулид представляются такими, как показано на рис. 2.

Что же касается особенностей эволюции сцифоцефалоидей — небольшой группы дифиллоботриат, паразитирующих у амфибий и рептилий, то мы воздержимся от комментариев, так как этих цестод не исследовали.

Список литературы

- Галкин А. К. О становлении нециклофиллидных цестод — паразитов чаек. Систематика, фаунистика, морфология паразитических организмов // Тр. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 161. С. 3—23.
- Губанов Н. М. Гельминтофауна промысловых животных Охотского моря и Тихого океана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1952. 9 с.
- Делямуре С. Л., Скрябин А. С. О происхождении и систематическом положении диплогонидных и полигонидных дифиллоботриид // Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними. М.: Наука, 1968. С. 159—166.
- Делямуре С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. Основы цестодологии. Т. 11. М.: Наука, 1985. 200 с.
- Дубинина М. Н. Класс Ленточные черви Cestoidea // Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Изд-во АН СССР, 1962. С. 384—438.
- Дубинина М. Н. Ремнецы фауны СССР. М., Л.: Наука, 1966. 262 с.
- Дубинина М. Н. Состояние и очередные задачи систематики ленточных червей (Cestoidea Rud., 1808) // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 4. С. 281—292.
- Дубинина М. Н. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей // Паразитол. сб. 29. Л.: Наука, 1980. С. 65—83.
- Протасова Е. Н. Ботрицефалы — ленточные гельминты рыб // Основы цестодологии. Т. VIII. М.: Наука, 1977. 298 с.
- Юрачно М. В. Суперполигонидная цестода *Baylisia supergonoporis* sp. n. (Cestoda, Diphyllbothriidae) — паразит тюленя-крабоеда // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 5. С. 432—435.
- Andersen K. I., Kennedy C. R. Systematics of the genus *Eubothrium* Nybelin (Cestoda, Pseudophyllidae), with Partial Redescription of the Species // Zoological Scripta. 1983. Vol. 12. N 2. P. 95—105.
- Bezubik V. *Digamma interrupta* Rudolphi, 1810 (Ligulidae fam. nov.) // Acta Parasitol. Polon. 1954. Vol. 1(18). P. 411—443.
- Braun M. Die thierischen Parasiten des Menschen nebst einer Anleitung zur praktischen Beschäftigung mit der Helminthologie, Würzburg, 1883. 233 S.
- Claus C. Grundzüge der Zoologie. Marburg und Leipzig, 1868. 828 S.
- Freze V. I. Reconstruction of the systematics of the Cestodes of the order Pseudophyllidea // Proc. Third Intern. Congr. parasitol. Munich, 1974. P. 382.
- Fuhrmann O. Le phénomène des mutations chez les cestodes // Rev. Suisse Zool. 1925. T. 32. N 8. P. 95—97.
- Leuckart K. G. F. R. Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Cestodes. Leipzig, 1886. 1, 1. Abt. S. 342—856.
- Lühe M. Beiträge zur Kenntnis der Bothriocephaliden // Centralbl. Bakteriol. 1. Abt. 1899a. Bd 26. S. 702—719.
- Lühe M. Zur Anatomie und Systematik der Bothriocephaliden // Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1899b. S. 30—55.
- Parona C. Elmintologia sarda. Contribuzione alio studio dei vermi parassiti in animali di Sardegna // Ann. Mus. Civ. Stiria Nat. Genova, 1887. T. 24. P. 275—384.
- Railliet A. Traité de zoologie médicale et agricole. 2. éd., Fasc. 1. Paris, 1893. 736 P.
- Stossich M. Saggio di una fauna elmintologica di Trieste e provincie contermini. Program. Civ. Scuola R. Sup. Trieste, 1898. 162 P.

ON THE TAXONOMY AND PHYLOGENY OF SOME GROUPS OF CESTODES OF THE ORDER
PSEUDOPHYLLIDEA

M.V. Jurakhno

Key words: Pseudophyllidea, system, revision

SUMMARY

A revision of the families Diphylobothriidae Lühe, 1910 and Ligulidae Claus, 1868, emend. Dubinina, 1959 was conducted. The subfamily Polygonoporinae Delamure et A. Skriabin, 1968 was excluded from the family Diphylobothriidae and elevated to the status of a distinct family Polygonoporidae fam. n. and a distinct suborder Polygonoporiata subordo n. The subfamily Baylisiinae Jurachno, 1989 was excluded from the family Diphylobothriidae and elevated to the status of a distinct family Baylisiidae fam. n. The subfamily Schistocephalinae Dubinina, 1962 was excluded from the family Ligulidae and retained as a distinct family Schistocephalidae fam. n. in the superfamily Diphylobothrioidea Lühe, 1910. The families Baylisiidae and Ligulidae were united into the superfamily Baylisiioidea superfam. n. Keys to suborders of pseudophyllids and superfamilies and families of diphylobothriids are given. Possible ways of their evolution are considered.