

Определители по фауне СССР

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Том 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть)

УДК 57
ББК 28
О-62

О-62 Определители по фауне СССР: Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Том 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть) / – М.: Книга по Требованию, 2024. – 598 с.

ISBN 978-5-458-52028-7

В «Определителе» дается описание всех видов паразитических многоклеточных, относящихся к плоским червям (цестоды, трематоды, аспидогастреи), круглым червям, скребням, кольчатым червям (пиявки), членистоногим (ракообразные, клещи) и моллюскам (двустворчатые), найденным у пресноводных и заходящих в пресные воды морских рыб фауны СССР. Приведены дихотомические таблицы, позволяющие вести определение таксонов от типа до вида включительно. Кроме описания каждого вида приводятся краткие сведения о его локализации в круге хозяев, местах находок и распространении, о цикле развития и патогенности.

ISBN 978-5-458-52028-7

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2024
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2024

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

Настоящий том является третьим, завершающим томом «Определителя паразитов пресноводных рыб фауны СССР», издаваемого Зоологическим институтом АН СССР. В него включены материалы по плоским червям (цестоды, трематоды и аспидогастреи), по круглым червям, скребням и кольчатым червям (пиявки), а также по членистоногим (паразитические веслоногие и равноногие раки, водяные клещи) и по личинкам пресноводных двустворчатых моллюсков, паразитирующим в кожных покровах рыб.

Как и в предыдущих томах, в третий том «Определителя» включены как чисто пресноводные, так и морские паразиты, заносимые в пресные водоемы проходными и так называемыми «заходными» рыбами.

Наравне с паразитами, найденными в водоемах СССР, в «Определитель» включены виды, обнаруженные в сопредельных странах у рыб, обитающих также и в водоемах Советского Союза; нахождение таких видов в границах СССР вполне возможно. Поэтому все три тома «Определителя» могут быть, с небольшими исключениями, использованы для определения паразитов пресноводных рыб всей Европы, северной части КНР, в меньшей степени Японии и северной части Канады.

Материал изложен, как и во втором томе, с использованием дихотомического принципа построения определительных таблиц. По сравнению с первым «Определителем паразитов пресноводных рыб СССР» (Быховский, 1962) материал по всем томам настоящего «Определителя» не только пополнен новыми таксонами, но во многом существенно переработан. Так, например, раздел, посвященный пиявкам, изложен с использованием новых данных по их анатомическому строению, а не исключительно по внешним признакам. Совершенно заново написаны разделы по нематодам и водным клещам, встречающимся у рыб.

Как и в первых томах, названия рыб — хозяев паразитов приводятся на русском языке. В конце тома помещены списки русских и латинских названий рыб, используемых в тексте и библиографическом описании.

Отдельные разделы написаны следующими специалистами: цестоды — М. Н. Дубининой (ЗИН); трематоды и аспидогастреи — И. Е. Быховской-Павловской и А. П. Кулаковой (ЗИН); нематоды — К. О. Висманисом (Латв. гос. университет), В. В. Ломакиным, В. А. Ройтманом, М. К. Семеновой и В. Я. Трофименко (ГЕЛАН); скребни — О. Н. Бауером (ЗИН) и Е. С. Скрыбиной (Ихтиологическая комиссия Министерства рыбного хозяйства СССР); кольчатые черви (пиявки) — В. М. Эпштейном (ТИНРО); ракообразные — А. В. Гусевым, при участии А. В. Поддубной (ЗИН) и В. В. Авдеева (ТИНРО); вод-

ные клещи — Б. А. Вайнштейном (ИБВВ АН СССР, после его кончины материал доработан Р. А. Родовой); личинки двусторчатых моллюсков — Я. И. Старобогатовым (ЗИН).

Рисунки выполнены художниками Л. Р. Афанасьевой, Е. А. Бессоновым, И. В. Бессоновой, Т. Е. Бессоновой, И. Н. Клебановой, Н. Н. Фузиевой, а также художниками-гельминтологами Е. А. Клочковой и М. Н. Макарьчук (ГЕЛАН). Микрофотографии ракообразных изготовлены Б. Т. Шапковым.

При подготовке тома к печати большую помощь оказали сотрудники ЗИН АН СССР И. Ю. Гавриченко, А. К. Галкин, В. А. Ободникова и Л. А. Юнчис. Материалы и публикации прислали многие отечественные и зарубежные ихтиопаразитологи. Выражаем им искреннюю признательность. Особенно мы благодарны академику А. П. Маркевичу, В. М. Титару, бывшим сотрудникам ЗИН Г. В. Дьяченко и Т. С. Смирновой, д-ру Д. Аврамовой-Какачевой (АН НРБ), д-ру З. Кабата (Z. Kabata, Pacific Biological Station, Nanaimo, Canada) и д-ру Тран Тхе До (Tran The Do, Hiroshima University, Japan) за предоставление материала, рисунков многих видов и другую помощь, а также С. Н. Соколову за помощь в переводе китайской литературы.

В настоящем томе дается описание следующего числа видов: цестоды (половозрелые и личиночные формы) — 87, аспидогастреи — 2, трематоды (половозрелые и личиночные формы) — 206, нематоды (половозрелые и личиночные формы) — 107, скребни — 36, пиявки — 16, двусторчатые моллюски (личинки) — 12, паразитические раки — 95, водные клещи — 5. Всего 576 видов.

О. Н. Бауер

Тип ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ—Plathelminthes

Класс ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ—Cestoda Rudolphi, 1808

Ленточные черви, или цестоды, — наиболее специализированная группа плоских червей, вся организация которых приспособлена к паразитированию на половозрелой фазе в кишечнике позвоночных, в том числе рыб.

Характерной особенностью ленточных червей (исключая Caryophyllidea) является наличие многочисленных половых комплексов, которые расположены по 1, реже по 2, в соединенных между собой члениках (проглоттидах), составляющих в совокупности стробилу. У ряда групп цестод наружного расчленения стробилы нет (Triaenophoridae, Cyathocephalidae, часть Ligulidae). У гвоздичников (Caryophyllidea) имеется лишь 1 половой комплекс и соответственно тело не расчленено.

Лентовидные плоские стробилы цестод могут иметь длину от 1—2 мм до 20 м и более и ширину от десятых долей миллиметра до 3—4 см. Из цестод, паразитирующих в пресноводных рыбах, наиболее крупными являются плероцеркоиды ремнецов (Ligulidae). Их размеры колеблются: длина от 3 до 200 см, ширина от 0.6 до 2.0 см.

Передний конец тела ленточных червей, служащий для прикрепления, называется головкой, или сколексом. Органы прикрепления сколекса морфологически весьма разнообразны, но по характеру действия делятся на 2 основных типа: присасывательные образования — ямки, ботрии (псевдоботрии), настоящие ботридии, присоски; якореподобные устройства в виде крючьев и шипов различной формы и величины.

У цестод костистых рыб (отряды Caryophyllidea, Pseudophyllidea, Proteocephalidea) органы прикрепления развиты, как правило, значительно слабее, чем у цестод, паразитирующих у хрящевых рыб — селяхий (Tetracyphallidea, Trypanorhyncha) или теплокровных животных (Cyclophallidea). В основном они состоят из 2 щелевидных или ямковидных углублений с различно развитыми краями — ботрий, которые располагаются на дорсальной и вентральной сторонах сколекса (Pseudophyllidea, часть Caryophyllidea), или из 4 боковых присосок, а иногда и пятой теменной (Proteocephalidea). Крючья на сколексе у представителей этих отрядов встречаются крайне редко. Когда они имеются, то располагаются венчиком на терминальном диске (*Polyoncobothrium*) или на хоботке (*Gangesia*, *Silurotaenia*), реже непосредственно на сколексе (Triaenophoridae).

Цестоды, паразитирующие в кишечнике селяхий и теплокровных животных, у костистых рыб встречаются только на личиночной фазе. Определение их возможно лишь по органам прикрепления сколекса. К последним относятся ботридии и псевдоботридии — различно развитые присасывательные лопасти или ямковидные углубления с мускулистыми краями, иногда разделенные мышечными гребнями на вторичные отделы (Trypanorhyncha, Tetracyphallidea), присоски — 4 или более (Cyclophallidea, Tetracyphallidea) и различной формы крючья. Последние располагаются или на терминально выдающемся хоботке (Cyclophallidea), или на 4 хоботках (Trypanorhyncha), или у края ботридий (Tetracyphallidea).

За сколексом обычно следует короткая нерасчлененная шейка, представляющая собой зону роста, от которой последовательно образуются один за другим членики или отдельные, наружно нерасчлененные участки с половыми зачатками, составляющие в совокупности стробилу. Отсутствие паружного расчленения стробилы — явление вторичное.

У ремнецов (Ligulidae), не имеющих четко выраженного сколекса, по-видимому, такой зоны роста, сосредоточенной в одном месте, нет, и они растут равномерно, как все другие плоские черви.

Вся внутренняя часть тела заполнена паренхимой, в которой размещаются пучки поперечных и продольных мышечных волокон и органы половой системы. Паренхимная мускулатура у цестод сильно развита. Она разделяет паренхиму на наружный — корковый, или кортикальный, слой и внутренний — центральный, или медуллярный. Расположение отдельных внутренних органов в кортикальном или медуллярном слое паренхимы имеет систематическое значение. В паренхиме большинства ленточных червей, главным образом в корковом ее слое, находятся микроскопические минеральные конкреции — «известковые» тельца. Они имеют округлую или овальную форму и внутреннюю концентрическую слоистость, образованную за счет постепенного отложения фосфорных и в меньшей мере углекислых солей кальция, магния и др. В связи с таким минеральным составом телец их название «известковые» следует считать условным.

Ленточные черви лишены кишечника, их питание осуществляется через поверхность тела. На этой поверхности имеются микротрихии, имеющие сложное строение, отличное от микроворсинок других плоских червей.

Выделительная система протонефридального типа. Кроме терминальных клеток с ресничным пламенем и отходящих от них капилляров она состоит из системы собирательных каналов. У большинства цестод эта система представлена 2 парами продольных каналов — дорсальной (восходящей) и вентральной (нисходящей), которые проходят по бокам стробилы; вентральные каналы у заднего края каждого членика соединены поперечными комиссурами. Дорсальные каналы могут быть редуцированы. Реже система собирательных каналов состоит из большего числа продольных каналов (от 6 до 20), соединенных между собой анастомозами. У нерасчлененных ленточных червей и у ремнецов (*Ligulidae*) продольные боковые каналы соединяются между собой не поперечными комиссурами, а беспорядочной сетью сосудов. В заднем членике комплектной стробилы у всех цестод продольные выделительные каналы соединяются в короткий общий проток (выделительный пузырек), открывающийся наружу выделительной порой.

Нервная система состоит из находящейся в головном конце ганглиозной массы в виде неоформленного или кольцевого мозга или пары ганглиев, соединенных короткой комиссурой, отходящих от них вперед и назад нервных стволов и грубого нервного плексуса. Последний состоит из переплетающихся продольных и поперечных нервных волокон. Отходящие от мозга вперед короткие нервные волокна разветвляются в сколексе, а длинные задние нервные стволы проходят по бокам стробилы вдоль всей ее длины; из них выделяются 2 более мощных боковых ствола, проходящие кнаружи от продольных выделительных каналов. Обычно продольные нервные стволы вместе с двумя боковыми 5 пар; у представителей отряда *Pseudophyllidea* и *Trypanorhyncha* число их может быть больше — от 5 до 30 пар. У большинства расчлененных цестод продольные нервные стволы у заднего края каждого членика соединяются между собой кольцевыми комиссурами. В местах их соединения образуются маленькие ганглии. У представителей отряда *Pseudophyllidea* кольцевых комиссур нет, но отдельные продольные стволы могут быть связаны между собой небольшими комиссурами, образующими неправильную сеть.

Ленточные черви, за исключением отдельных представителей *Cyclophyllidea* (сем. *Dioicocestidae* и *Gyrocoteliidae*), гермафродиты. У цестод отряда *Caryophyllidea* имеется только 1 половой комплекс (рис. 1). У всех остальных цестод половые комплексы многочисленны и, за исключением ремнецов (*Ligulidae*), находятся на разных стадиях развития в пределах стробилы. Развитие половой системы обычно начинается на некотором расстоянии от сколекса и идет одновременно с ростом стробилы. У большинства цестод в половом комплексе прежде всего формируются органы мужской половой системы. Несколько дальше от сколекса начинают развиваться женские половые органы, и комплекс становится гермафродитным. Далее, по мере удаления от сколекса, половая деятельность желез постепенно ослабевает, и сначала мужские, а затем и женские половые железы резорбируются; их места занимают интенсивно развивающиеся матки с яйцами.

У ремнецов (*Ligulidae*), у которых окончательный рост червя и органогенез половой системы сместились со взрослой на личиночную фазу (плероцеркоид), которая протекает внутри хозяина, развитие половой системы начинается не с переднего конца стробилы, а одновременно на большом участке ее средне-задней части и затем распространяется в направлении к переднему и в меньшей мере к заднему концам тела.

Обычно в членике развивается 1 половой комплекс, реже наблюдается удвоение некоторых частей полового аппарата или всего комплекса (у некоторых *Cyclophyllidea*, реже у *Pseudophyllidea* и *Trypanorhyncha*).

Половые отверстия (сумки цирруса и вагины) у большинства цестод находятся на одной из боковых сторон членика (рис. 3; 4), располагаясь либо во всех члениках стробилы с одной стороны (унилатерально), либо, правильно или неправильно чередуясь, в разных члениках, то с одной, то с другой стороны. Та сторона, где находятся половые отверстия, называется «поральной», противоположная ей — «апоральной».

У представителей *Caryophyllidea* (рис. 1), у части *Pseudophyllidea* (рис. 2) и *Diphyllidea* половые отверстия располагаются медианно или субмедианно на дорсальной или вентральной поверхности члеников.

Мужская половая система представлена семенниками, семявыносящими протоками, семяпроводами и копулятивным органом — циррусом, находящимся в мышечной сумке.

У низших цестод, паразитирующих в рыбах (*Caryophyllidea*, *Pseudophyllidea*, *Proteocephalidae* и др.), семенников много; они располагаются впереди яичника и обычно в медулярной паренхиме ближе к дорсальной стороне, реже могут находиться в кортикальном слое. У высших цестод (*Cyclophyllidea*) число семенников может быть от одного до нескольких сотен; располагаются они кзади и по сторонам от яичника в медулярной паренхиме, у некоторых представителей заходят вперед от яичника.

От семенников отходят тонкие семявыносящие каналы, которые сливаются в более крупные протоки и затем в общий семяпровод, идущий к циррусу. Сильно извитая концевая часть семяпровода, подходя к сумке цирруса, может преобразовываться в семенные пузырьки — наружный (перед сумкой цирруса) и внутренний (внутри сумки). Входящая в сумку цирруса часть семяпровода переходит в семяизвергательный канал, который при выворачивании цирруса пронизывает его по всей длине. У низших цестод (*Caryophyllidea*, *Pseudophyllidea*, *Proteocephalidae* и др.) поверхность цирруса гладкая или покрыта мел-

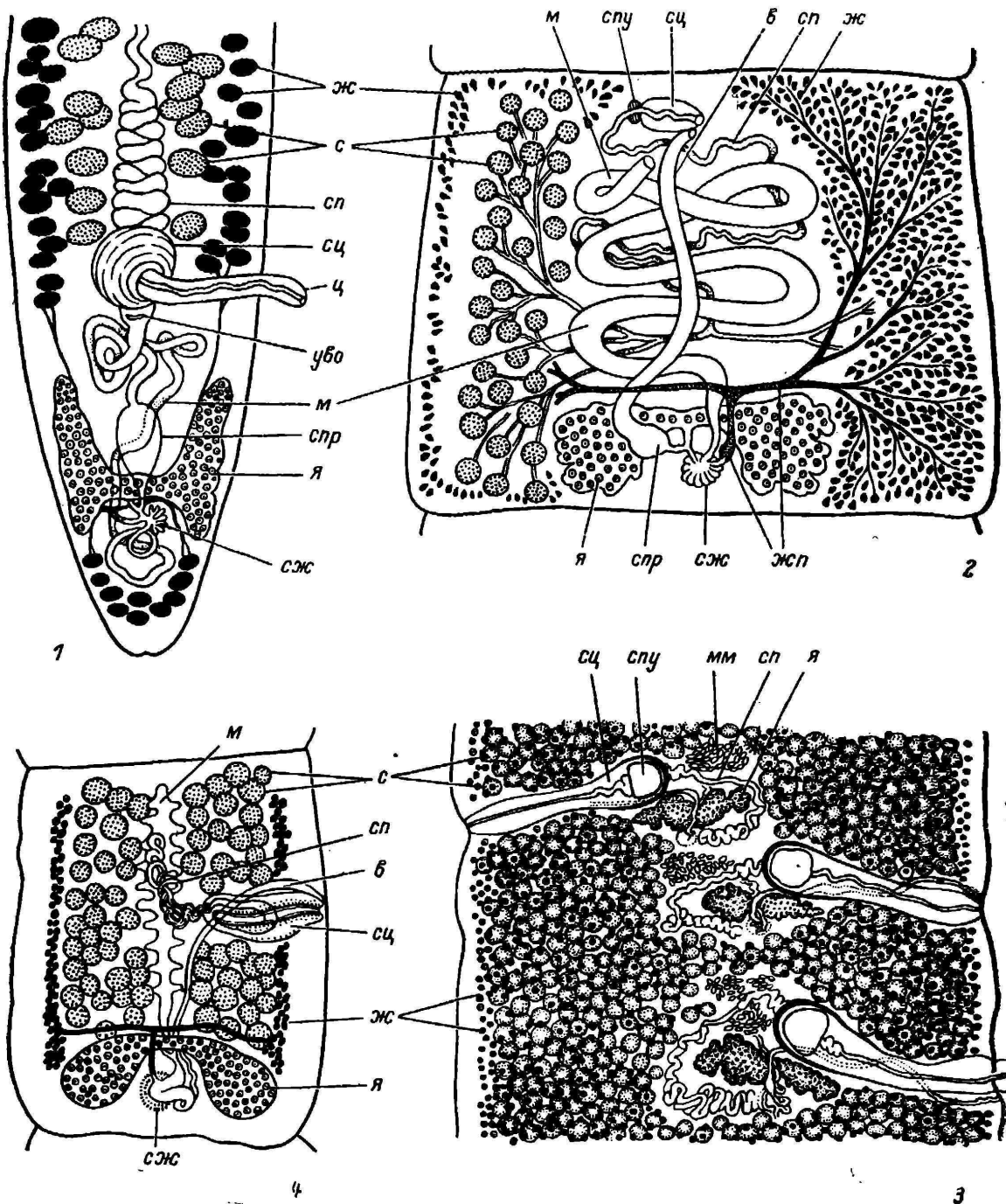


Рис. 1—4. Строение половой системы у представителей отдельных отрядов ленточных червей (разные авторы).

1 — Caryophyllidea, 2—3 — Pseudophyllidea (2 — *Diphyllbothrium*, членик, 3 — *Triacnophorus*, часть стробилы), 4 — Proteocephalidea. в — влагалище (вагина), ж — желточники, жсп — желточные протоки, м — матка, мм — маточный мешок, с — семенники, сжс — скорлуповые железы, окружающие оотип (тельце Мелиса), сп — семяпровод, спр — семяприемник, спу — семенной пузырек, сц — сумка цирруса, убо — утеровагинальное отверстие, ц — циррус, я — яичник.

кими шипиками; у высших цестод (Cyclophyllidea) циррус более вооружен: на нем могут быть шипики, щетинки, реже крючья или терминальный стилет.

Сумка цирруса имеет в различной степени развитые мускулистые стенки. Она может быть округлой, грушевидной или вытянутой формы и различной величины — от очень маленькой, не достигающей в длину границы поральных выделительных сосудов, до большой, занимающей в длину почти всю ширину членика до апоральных выделительных сосудов.

Форма сумки цирруса и отношение ее длины к ширине членика имеют диагностическое значение. Поскольку абсолютные и относительные размеры сумки на протяжении стробилы изменяются, при определении вида измерение ее следует производить только в половозрелых (гермафродитных) комплексах.

Женская половая система каждого полового комплекса представлена 1 яичником, желточниками, дополнительными железами и различными протоками и резервуарами, служащими для хранения или выведения продуктов половых желез.

Яичник располагается в медуллярной паренхиме, ближе к вентральной стороне и к заднему краю членика. Обычно он занимает медианное положение, реже несколько смещен от средней линии в поральную сторону (рис. 3). Он имеет двулочастную, двукрылую (у низших отрядов), веерообразную (у высших цестод) или иную неправильную форму. От яичника отходит яйцевод, начинающийся небольшим мускулистым вздутием — воронкой. На некотором расстоянии от последней в яйцевод открывается семяприемник (расширенная проксимальная часть вагины). Следующая часть яйцевода называется оплодотворительным протоком. Последний открывается в оотип, предварительно соединяясь с подходящим сюда же желточным протоком (рис. 2; 4).

Желточники у низших цестод представлены многочисленными фолликулами, находящимися в медуллярной (центральной) или кортикальной (корковой) паренхиме; они окружают со всех сторон половой комплекс (Trypanorhyncha, Pseudophyllidea, часть Caryophyllidea) или проходят только в боковых его зонах (Tetraphyllidea), либо располагаются в виде латеральных тяжей (Tetraphyllidea, Proteocephalidea, часть Caryophyllidea). Отходящие от фолликулов с каждой стороны членика мелкие протоки сливаются в 2 более крупных, которые в свою очередь объединяются в 1 желточный проток, открывающийся вместе с оплодотворительным протоком в оотип. Непосредственно перед оотипом этот проток может расширяться, образуя желточный резервуар.

У представителей отряда Cyclophyllidea желточник 1, в виде более или менее компактного образования неправильной формы, реже он бывает сетчатый (*Taenia*).

Вагина (вагинальный проток) представляет собой трубку, проходящую от наружного полового отверстия к яичнику, близ которого она расширяется в семяприемник, открывающийся в яйцевод перед впадением его в оотип (рис. 1; 2).

Оотип, окруженный многочисленными железами, в совокупности с ними называется тельцем Меллиса.

Матка, отходящая от оотипа, имеет различное строение. Обычно она представлена в виде спирально извитого, иногда образующего розетку канала (Pseudophyllidea) или продольного, реже поперечного ствола с боковыми дивертикулами (Proteocephalidea, Tetraphyllidea, Trypanorhyncha и часть Cyclophyllidea). У высших цестод, кроме того, матка бывает мешковидной, сетчатой или распадается на отдельные капсулы, содержащие 1 или несколько яиц. У Caryophyllidea, Pseudophyllidea и у части Proteocephalidea матка открывается наружу специальным отверстием, расположенным обычно на вентральной, реже правильно чередуясь на вентральной и дорсальной поверхностях члеников (Cyathocephalidea). У других цестод она замкнутая, без специального отверстия для выхода яиц; последние поступают во внешнюю среду через прорыв дивертикулами матки стенок тела и образования временных пор (часть Proteocephalidea) или через разрыв матки и стенок членика, или вместе с члениками, отрывающимися от стробилы.

В зрелых члениках матка обычно переполнена яйцами, которые у разных групп цестод имеют различное строение и находятся на разных стадиях эмбрионального развития.

У большинства видов ленточных червей (Cyclophyllidea, Proteocephalidea, часть Tetraphyllidea и у немногих Pseudophyllidea) эмбриональное развитие яиц происходит в матке; выходящие во внешнюю среду яйца имеют относительно тонкую наружную оболочку, без крышечки и содержат развивающийся или вполне развитый, вооруженный 6 крючьями эмбрион — онкосферу. При этом у высших цестод оболочки яйца имеют различные устройства: наружная нежная оболочка может быть снабжена различного вида филаментами; внутренняя — эмбриофор — может иметь полярные утолщения или свои филаменты, различную поверхностную орнаментацию или особый «грушевидный аппарат» в виде 2 рожек-видных выпячиваний на одном из полюсов.

У ряда низших червей (Caryophyllidea, Pseudophyllidea, Trypanorhyncha, часть Tetraphyllidea) выходящие во внешнюю среду яйца имеют почти правильную овальную форму, одеты твердой оболочкой и снабжены крышечкой на одном из полюсов. Эмбриональное развитие их обычно происходит во внешней среде — в воде. После завершения эмбриогенеза из яйца выходит ресничный эмбрион — корацидий (онкосфера, защищенная ресничным эмбриофором), ведущий в течение некоторого времени плавающий образ жизни (у Caryophyllidea вылупление корацидия не происходит).

У ленточных червей — сложный цикл развития, связанный со сменой 1 или 2 промежуточных и окончательного хозяев. Исключения составляют *Hymenolepis nana*, развитие которого факультативно протекает в одном хозяине (человек), но со сменой локализации (личинка живет в ворсинках кишечника, взрослый червь — в просвете кишечника), и *Archigetes*,

все развитие которого завершается в полости тела малощетинковых червей (прогенез). У цестод, паразитирующих в рыбах (Pseudophyllidea, Proteocephalidea, Tetraphyllidea и Trypanorhyncha), первыми промежуточными хозяевами чаще оказываются ракообразные — веслоногие, бокоплавы и др., а также малощетинковые черви (Caryophyllidea) и другие беспозвоночные. У Cyclophyllidea, паразитирующих на взрослой фазе у теплокровных, промежуточными хозяевами могут быть многие беспозвоночные (ракообразные, клещи, насекомые, моллюски и др.), реже позвоночные животные, в том числе и рыбы.

Плавающих корацидиев или яйца с онкосферами из внешней среды заглатывают первые промежуточные хозяева, в кишечнике которых онкосфера освобождается от оболочек и при помощи крючьев и желез проникает в их полость тела. Там из онкосферы развивается процеркоид (у низших цестод) или ларвоциста (у Cyclophyllidea), которые характеризуются наличием на заднем конце тела церкомера — различно устроенного хвостового отростка с 6 эмбриональными крючьями, реже крючья находятся в теле процеркоида.

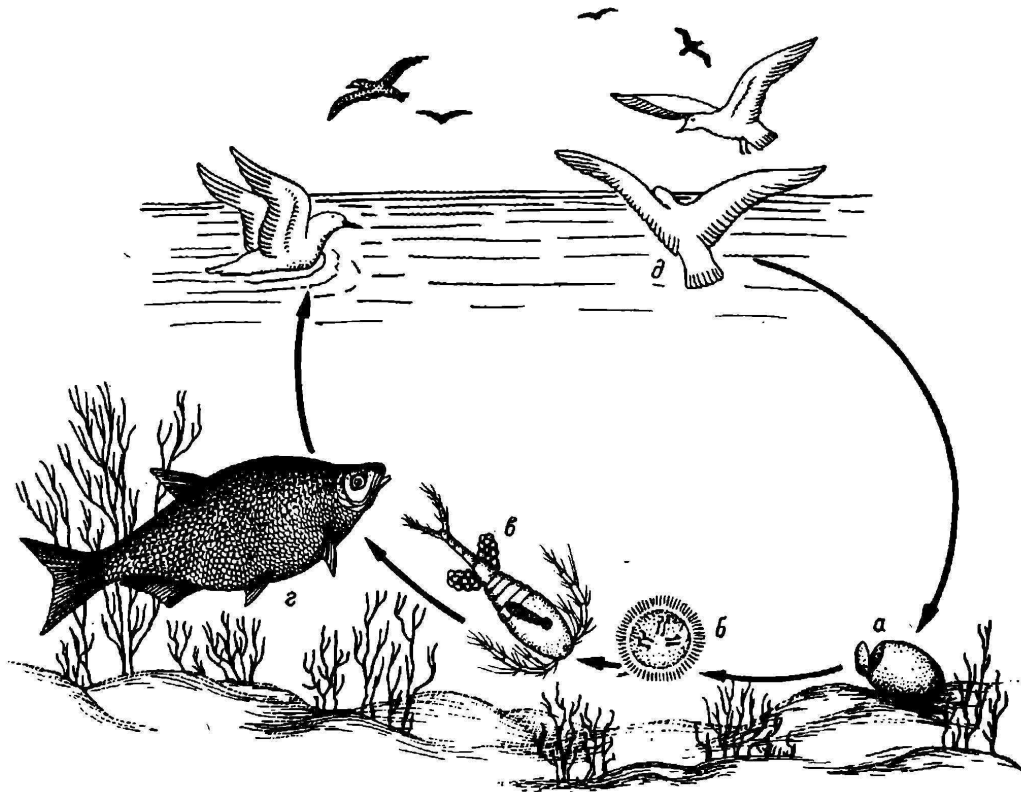


Рис. 5. Схема цикла развития *Ligula intestinalis* и *Digramma inerrupta* (из: Дубинина, 1953).

а — яйцо, б — свободноплавающий корацидий, а — процеркоид в полости тела циклопа, з — плероцеркоид в полости тела карповой рыбы (лещ), д — взрослый ремнец в кишечнике рыбоядной птицы (чайка).

У ленточных червей, цикл развития которых протекает с 1 промежуточным хозяином (Caryophyllidea, Cyclophyllidea, часть Pseudophyllidea и Proteocephalidea), на фазе процеркоида или ларвоцисты происходит окончательное формирование сколекса. У ряда представителей Caryophyllidea и Syathocerphallidae у процеркоида в промежуточном хозяине происходят закладка и значительное развитие половой системы, а у представителей рода *Archigetes* и полное половое созревание с продукцией яиц (прогенез).

У низших цестод, цикл развития которых чаще проходит с 2 промежуточными хозяевами (Pseudophyllidea, Trypanorhyncha, Tetraphyllidea, некоторые Proteocephalidea), вторыми хозяевами обычно оказываются рыбы. В этом случае процеркоид, достигший в рамках инвазионного состояния, попадая вместе с пищей во второго промежуточного хозяина (рыбу), проникает через стенки его кишечника в полость тела, мускулатуру, печень или другие внутренние органы, где и развивается в следующую личиночную фазу — плероцеркоид. Последний характеризуется значительно большими размерами тела, чем процеркоид, и развитием на головном конце органов прикрепления, соответствующих таковым их взрослой фазы. У ремнецов (Ligulidae) плероцеркоиды, развивающиеся в полости тела рыб, достигают размеров взрослых червей и одновременно, уже на этой фазе, у них происходит органогенез половой системы, а у видов рода *Schistocephalus* и расчленение тела.

Итак, сложный цикл развития низших ленточных червей протекает по следующей схеме (рис. 5): 1 — яйцо с развивающимся в нем эмбрионом и 2 — свободно плавающий корацидий — в воде; 3 — процеркоид — в I промежуточном хозяине (ракообразном); 4 — плероцеркоид во II промежуточном хозяине (рыбе); 5 — взрослый червь в окончательном хозяине (рыбе, птице или млекопитающем).

Класс ленточных червей включает 9 отрядов, из которых в костистых пресноводных рыбах на взрослой фазе встречаются представители 4 отрядов: Caryophyllidea, Pseudophyllidea, Proteocephalidea и Nippotaeniidea. Представители 4 других отрядов (Trypanorhyncha, Diphyllidea, Tetraphyllidea и Lecanicephalidea) во взрослом состоянии паразитируют в акулах и скатах (Selachia), а в костистых морских и проходных рыбах встречаются только их личинки — плероцеркоиды. Девятый отряд — Cyclophyllidea — объединяет высших цестод — паразитов теплокровных животных, у которых личиночные формы (ларвоцисты) отдельных видов могут развиваться в различных внутренних органах пресноводных рыб.¹

При отнесении найденных цестод к определенному отряду основное внимание следует обратить на характер их органов прикрепления. Каждый отряд цестод характеризуется определенным типом органов прикрепления, расположенных на сколексе по двух- или четырехлучевой симметрии. Половая система у низших отрядов цестод имеет весьма сходный тип строения, и различия между представителями разных отрядов в основном касаются расположения общей массы желточников, строения матки и расположения половых пор латерально или медианно на плоской стороне тела (Дубинина, 1974, 1980).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОТРЯДОВ КЛАССА CESTODA,
ПАЗАТИРУЮЩИХ В ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБАХ СССР

- 1 (2). Нерасчлененные плоские черви с 1 половым комплексом Caryophyllidea
- 2 (1). Обычно расчлененные, реже нерасчлененные черви с многими половыми комплексами.
- 3 (12). Тело червей плоское, сколекс более или менее обособлен от стробилы.
- 4 (5). Органы прикрепления на головке располагаются по двухлучевой симметрии. Они представлены 2 щелевидными или ямковидными углублениями с различно развитыми краями — ботриями, находящимися на вентральной и дорсальной сторонах головного конца, редко присасывательная ямка терминальная, простая или раздвоенная (сем. Syathocerphalidae). Дополнительное вооружение в виде крючьев встречается крайне редко. Половые отверстия чаще находятся на дорсальной или вентральной поверхности члеников, реже на одной из латеральных сторон Pseudophyllidea
- 5 (4). Органы прикрепления на четко отграниченной головке (сколексе) располагаются по четырехлучевой симметрии, но имеют иное строение. Половые отверстия находятся на латеральной стороне члеников.
- 6 (7). Сколекс с 4 выворачивающимися хоботками, вооруженными крючьями; дополнительными органами прикрепления служат 4 ложечковидные псевдоботридии, которые у большинства форм сливаются попарно, образуя 2, дорсальную и вентральную, псевдоботридии. Паразиты акул и скатов; в проходных и морских костистых рыбах встречаются только личиночные формы — плероцеркоиды Trypanorhyncha
- 7 (6). Органы прикрепления иного строения.
- 8 (11). Сколекс с 4 боковыми присосками.
- 9 (10). Вершина сколекса гладкая или с пятой теменной присоской, реже с хоботком, вооруженным крючьями. Желточники представлены многочисленными фолликулами, расположенными в виде 2 боковых тяжей. Матка замкнутая или с временными наружными порами на вентральной стороне Proteocephalidea
- 10 (9). Вершина сколекса чаще с выдвигающимся хоботком, вооруженным 1, 2 или несколькими рядами крючьев, реже хоботок не вооружен или редуцирован. Желточник в членике 1, компактный, обычно находится позади, реже впереди, яичника. Матка всегда замкнутая. Паразиты теплокровных, реже рептилий и амфибий, в рыбах встречаются только в стадии личинки Cyclophyllidea
- 11 (8). Сколекс с 4 сложно устроенными мускулистыми присасывательными лопастями — ботридиями, у основания которых или непосредственно на них могут находиться присоски и крючья в общем числе, кратном 4. Паразиты акул и скатов, в проходных и морских костистых рыбах встречаются только личиночные формы Tetraphyllidea
- 12 (3). Тело червей почти цилиндрическое, с небольшим числом члеников, головка сливается со стробилой. Терминально на ней находится сильная мускулистая капсула — присоска, отверстие которой окружено сфинктероподобным образованием с концентрической исчерченностью. Желточник компактный, ганглевидный . . . Nippotaeniidea

¹ У морских и проходных рыб СССР Diphyllidea и Lecanicephalidea не найдены и в описание не включены. Характеристику Trypanorhyncha, Cyclophyllidea и Tetraphyllidea см. с. 71.

Отряд CARYOPHYLLIDEA van Beneden in Carus, 1863 — Гвоздичники

Сравнительно небольшие черви длиной 2—95, шириной 0.4—5.0 мм. Половой комплекс (яичник, мужские и женские половые протоки, матка) находится в задней части тела; многочисленные семенники и желточные фолликулы расположены в основном впереди него. Головной конец прямой или веерообразно расширенный, с гладким или фестончатым передним краем, без каких-либо органов прикрепления; реже он округлый, с 2—6 слабо развитыми ямкообразными углублениями — локулами или вентральной и дорсальной ботриями. Многочисленные семенники находятся в медуллярной паренхиме, обычно располагаясь одним или двумя слоями в участке тела между головным концом и передним краем сумки цирруса. Половые отверстия (мужское и вагинально-маточное) находятся на вентральной стороне тела, впереди яичника (рис. 1).

Сумка цирруса обычно мускулистая, овальная или округлая. Подходящий к ней от зоны расположения семенников семяпровод обычно извитой.

Яичник симметричный, состоящий из 2 лопастей, соединенных в средней части мостиком. От мостика отходит короткий яйцевод, в который открывается находящийся здесь же семяприемник; в редких случаях семяприемник отсутствует.

Желточные фолликулы располагаются в медуллярной (сем. Caryophyllaeidae) или кортикальной (сем. Lytocestidae) паренхиме, либо неравномерно в обоих слоях паренхимы (сем. Caringentidae). Основная масса их располагается впереди яичника, окружая 1 более или менее равномерным слоем со всех сторон семенники; реже они сосредоточены в боковых краях тела. У большинства представителей кариофиллид скопление желточных фолликулов имеется также позади яичника (постовариальная группа) в заднем конце тела. При этом они обычно заполняют всю паренхиму, как медуллярный, так и кортикальный слои.

Матка извитым каналом проходит от оотипа, расположенного в области яичника, вперед и достигает уровня расположения сумки цирруса, реже петли ее заходят несколько дальше вперед. Матка и вагина открываются наружу одним общим утеровагинальным отверстием, расположенным кзади от отверстия сумки цирруса. Яйца толстостенные, с крыпечкой. Выходя из матки половозрелых червей, они не содержат онкосфер, и все эмбриональное развитие проходит во внешней среде.

Цикл развития протекает с 1 промежуточным хозяином — малощетинковыми червями (Oligochaeta), в полости тела которых развивается личиночная фаза — процеркоид. Окончательными хозяевами служат карпообразные (Cypriniformes) из семейств Cyprinidae, Catostomidae, Cobitidae и Siluridae. Исключение составляют представители рода *Archigetes* — прогенетические рыбы, достигающие половозрелого состояния на фазе процеркоида в полости тела малощетинковых червей. Кроме *Archigetes* высокой степени морфологического развития, вплоть до прогенетического состояния, в промежуточном хозяине могут достигать и процеркоиды родов *Biacetabulum* и *Glaridacris*, хотя обычно их половое созревание заканчивается в кишечнике рыб. У ряда видов рода *Caryophyllaeus* (*C. laticeps*, *C. fimbriceps*) степень морфологического развития инвазионных процеркоидов не стабилизирована; инвазионными для рыб могут быть процеркоиды как слабо развитые без зачатков или с уже развивающимися половыми зачатками, так и морфологически более развитые с почти заканчивающимся органо-генезом половой системы (Sekutowicz, 1934). В результате первые из них могут достигать половой зрелости в кишечнике только у определенных видов рыб (специфичных хозяев), вторые могут иметь более широкий круг окончательных хозяев, что и обеспечивает указанным выше видам рода *Caryophyllaeus* широкое распространение среди карповых.

Отряд Caryophyllidea, согласно монографической работе Мацкевича (Maskiewicz, 1972), разделяется на 3 семейства (ранее их считали подсемействами). Всего известно около 90 видов гвоздичников, представителей 36 родов. В СССР у пресноводных рыб пока обнаружено 20 видов, представителей 9 родов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ И РОДОВ ОТРЯДА CARYOPHYLLIDEA

- 1 (10). Желточные фолликулы располагаются в медуллярной паренхиме 1. Сем. *Caryophyllaeidae*
- 2 (7). Головной конец обычно расширен, реже прямой, без каких-либо органов прикрепления. Желточные фолликулы окружают семенники со всех сторон. 2. Сем. *Caryophyllaeidae*
- 3 (6). Головной конец веерообразно расширен. Семяприемник имеется. 3. Сем. *Caryophyllaeidae*
- 4 (5). Желточные фолликулы более или менее равномерно со всех сторон окружают семенники. Петли матки не заходят вперед сумки цирруса. Паразиты карповых 1. *Caryophyllaeus*
- 5 (4). Желточные фолликулы преимущественно сосредоточены в боковых краях тела. Петли матки заходят вперед сумки цирруса. Паразиты вьюновых 2. *Paracaryophyllaeus*
- 6 (3). Головной конец слабо расширен или прямой. Семяприемник отсутствует. Петли матки не заходят вперед сумки цирруса 3. *Monobothrium*
- 7 (2). Головной конец округлый с прикрепительными органами в виде слабо развитых присасывательных ямок (локуль) или ботрий. Желточные фолликулы располагаются в боковых краях тела. 4. *Caryophyllaeus*

- 8 (9). Головной конец с 6 присасывательными ямками — локулями или с 2 ботриями и 4 локулями. Петли матки не заходят или слегка заходят вперед сумки цирруса 4. *Glaridacris*
- 9 (8). Головной конец с 2 ботриями — дорсальной и вентральной, и 2 слабо заметными локулями. Петли матки заходят далеко вперед сумки цирруса 5. *Biacetabulum*
- 10 (1). Желточные фолликулы располагаются в кортикальной или в кортикальной и частично в медуллярной паренхиме.
- 11 (16). Желточные фолликулы располагаются в кортикальной паренхиме, но их постовариальная группа заполняет и медуллярную паренхиму 2. Сем. *Lytocestidae*
- 12 (13). Яичник имеет форму перевернутой буквы А. Петли матки заходят далеко вперед сумки цирруса. Головной конец прямой 1. *Caryophyllaeides*
- 13 (12). Яичник имеет форму буквы Н. Петли матки не заходят вперед сумки цирруса. Головной конец иной формы.
- 14 (15). Головной конец обычно несколько расширен, реже почти прямой без заметного шейного сужения. Желточные фолликулы окружают семенники, в области матки и яичника отсутствуют или становятся малочисленными, переходя в постовариальную группу 2. *Khawia*
- 15 (14). Головной конец в виде стреловидного расширения с заметным шейным сужением. Желточные фолликулы, окружающие семенники, в основном сосредоточены в боковых краях и, не прерываясь в области матки и яичника, переходят в большую постовариальную группу 3. *Markevitschia*
- 16 (11). Желточные фолликулы располагаются только в кортикальной паренхиме 3. Сем. *Capingentidae*

1. Сем. CARYOPHYLLAEIDAE Leuckart, 1878

1. Род CARYOPHYLLAEUS Müller, 1787

Головной конец с гладким или фестончатым передним краем. Передняя граница расположения семенников и желточных фолликулов проходит на некотором расстоянии от головного расширения или непосредственно за ним. Задняя граница семенников — на уровне переднего края сумки цирруса. Желточные фолликулы, окружающие семенники, в области матки отступают в боковые стороны тела и могут простирались назад не далее чем до переднего края лопасти яичника. Имеется относительно небольшая постовариальная их группа. Яичник двулопастной, Н-образный; задние части лопастей обычно короче передних или равные. Общее утеровагинальное отверстие находится у заднего края сумки цирруса.

Известно 10 видов этого рода; в рыбах СССР обнаружено 4 (рис. 6—9).

- 1 (4). Головной конец веерообразно расширен. Передняя граница расположения желточных фолликулов проходит на некотором расстоянии от головного расширения, а граница семенников лежит еще дальше.
- 2 (3). Передний край головного расширения гладкий или складчатый. Имеется длинная шейка. Передняя граница расположения желточных фолликулов проходит на значительном расстоянии от головного расширения. Циррус относительно короткий (менее 0.5 мм) *C. laticeps* (Pallas, 1781) (рис. 6)

Син.: *Taenia laticeps* Pallas, 1781.

Длина половозрелых червей 17—40, ширина 1.0—2.5 мм. Головное расширение с гладким или складчатым передним краем. Семенников около 400, они располагаются тремя продольными рядами впереди сумки цирруса. Передняя граница их расположения проходит на значительном расстоянии от головного расширения и на некотором расстоянии назад от передней границы желточных фолликулов. Последние со всех сторон окружают семенники, а в области матки отступают в боковые стороны и достигают переднего края лопастей яичника, позади которого образуют небольшую постовариальную группу. Сумка цирруса 0.80×0.62 мм. Циррус 0.48×0.26 мм. Яичник Н-образный. Задние части его лопастей короче передних. Вагина близ мостика яичника расширяется в большой семяприемник. Петли матки немногочисленные. Яйца овальные, 0.054—0.062×0.038—0.043 мм.

В кишечнике, главным образом леща, густеры, белоглазки, рыба, плотвы, отмечается также у голавля, язя, красноперки, жереха, усача и др. карповых; промежуточные хозяева — *Tubifex tubifex*, *T. barbatus*, *Limnodrilus claperedeanus*; многие водоемы европейской и азиатской частей СССР — Карелия, Прибалтийские республики, Белоруссия, Украина, бассейны рек Волга, Урал, водоемы Зап. Сибири (Баранские озера), Казахстана, Таджикистана и др. По направлению к востоку паразит становится редким и на Дальнем Востоке (Амурская переходная область) не обнаружен.