

# **Определители по фауне СССР**

## **Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Том 2. Паразитические многоклеточные (Первая часть)**

УДК 57  
ББК 28  
О-62

О-62    Определители по фауне СССР: Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Том 2. Паразитические многоклеточные (Первая часть) / – М.: Книга по Требованию, 2024. – 432 с.

**ISBN 978-5-458-52014-0**

В «Определителе» дается описание одного вида паразитических кишечнорастворимых, все: моногеней и амфилиний, найденных у пресноводных и заходящих в пресные воды морских рыб СССР. Определительные таблицы построены по общепринятому дихотомическому принципу, позволяющему определить все таксоны (от класса до вида включительно). В описаниях таксонов приводятся данные по строению тела, диагностические признаки, сведения о локализации, хозяевах и распространении в водоемах СССР и сопредельных стран. Для паразитов, зарегистрированных в качестве возбудителей болезней рыб, сообщается об их патогенном воздействии на организм хозяина. Описание каждого вида сопровождается рисунками.

**ISBN 978-5-458-52014-0**

© 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.



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Второй том «Определителя паразитов пресноводных рыб СССР» посвящен части подцарства многоклеточных (Metazoa). В него вошли описания единственного известного в СССР паразитического представителя типа кишечнополостных, большой группы (560 видов) плоских червей из класса моногеней, обоснованного академиком Б. Е. Быховским, и небольшого класса амфилиид, выделенного М. Н. Дубининой в результате проведенного ею фундаментального исследования.

Моногеней — ведущая группа в паразитофауне пресноводных рыб, охватывающая около трети всего ее видового состава. Подготовка к новому изданию этого раздела «Определителя» началась под руководством Б. Е. Быховского вскоре после сдачи в печать издания 1962 г., когда в процессе работы над ним выявилось много недоработок. Уточнялись морфология ряда групп, их видовой состав, распространение, встречаемость паразитов на определенных рыбах. Выявлена изменчивость моногеней, связанная с возрастом хозяев и факторами среды II порядка. Заново сделаны рисунки всех хитиноидных образований большинства видов.

В результате многолетней работы почти вдвое увеличился список палеарктических дактилогирусов. Многие из них описаны как новые, некоторые, принимавшиеся ранее за возрастные формы других видов, восстановлены в правах. Дополнены материалы по морфологии и составу амурской фауны. За последние 25 лет ее список пополнился 55 новыми видами, описанными в СССР, ЧССР, КНР и Японии с рыб, встречающихся в Амурском бассейне. В «Определителе» использованы неопубликованные ранее данные экспедиции Зоологического института АН СССР на р. Ляохэ в 1958 г. Полностью переработана таблица для определения гиродактилюсов, список которых увеличился более чем вдвое. За последнее десятилетие произведена ревизия семейства диплозид, в котором выделено несколько родов. Вместо 5 видов этой группы, описанных в «Определителе» 1962 г., современный список ее включает более 35 видов. Предложены их диагностические критерии.

Получено много новых данных о развитии, биологии, жизненных циклах, сезонной и возрастной динамике, хозяйственном значении моногеней. Разработаны и совершенствуются методы диагностики моногенеозов и меры борьбы с эпизоотиями рыб, вызываемыми этими паразитами при рыборазведении.

При любых биологических исследованиях и экспериментах необходима безупречная точность определения видов, служащих объектами изучения или моделями для выяснения тех или иных проблем. Большинство пресноводных моногеней — самые трудные в этом отношении паразиты рыб. Хотя задача любого определителя — обеспечить диагностику организмов, работа с таковым для этой группы, даже если он и удачно составлен, будет эффективной лишь при выполнении исследователями жестких требований к методике сбора и обработке материалов. Так, многие виды из некоторых морфологических групп дактилогирид и гиродактилид можно определить только после фотографически точных и крупномасштабных зарисовок их хитиноидных структур в профиль, особенно краевых крючьев гиродактилюсов. Для этого же нужны хорошие временные (из живых червей) или постоянные препараты. Методики сбора, полевой и камеральной обработки материалов по моногеням, изготовления препаратов и зарисовок изложены в специальных брошюрах (Гусев, 1978, 1983). Составители надеются, что при выполнении всех требований и с помощью настоящего «Определителя» любой ихтиопаразитолог, ихтиопатолог, рыбовод или студент сможет диагностировать встреченных им моногеней. Несомненно, «Определитель», построенный с использованием в основном лишь признаков, выявление которых доступно каждому, далек от совершенства и полноты. Некоторые частные проблемы таксономии и морфологии остались нерешенными. Первоописания ряда видов и даже некоторых родов, весьма неполные или содержащие сомнительные данные, не было возможности проверить, дополнить и снабдить новыми рисунками. Недостаточно четко дифференцируются некоторые виды обширного рода *Dactylogyrus*, например *D. vastator* и *D. crassus*, *D. parabramis*, *D. pekinensis* и ряд других. Такие роды, как *Acolpenteron* и *Pseudacolpenteron*, по-прежнему остались проблематичными. Нет полной уверенности в обоснованности некоторых выделенных родов диплозид и т. д. Кроме того, возникли новые проблемы и нерешенные вопросы. На все это обращается внимание в соответствующих местах. Тем не менее мы полагаем, что нам удалось устранить многие дефекты и неточности «Определителя» 1962 г., включить и критически переосмыслить все, что было описано и уточнено за прошедшие с того времени годы.

Терминология и измерения органов и структур в настоящем «Определителе» применяются в основном употреблявшиеся ранее (Быховский, 1957; Определитель, 1962; Гусев, 1967, 1978; Ergena, Lom, 1970, и др.). Их детализация — в разделах, посвященных разным группам.

Известная к настоящему времени фауна пресноводных моногеней СССР и прилежащих стран с общими континентальными бассейнами составляет более 530 видов. Изучена она значительно полнее, чем в других районах мира.

В подготовке второго тома «Определителя» наравне с сотрудниками Зоологического института приняли участие Е. В. Райкова (Институт цитологии АН СССР) и Р. Эргенс (Паразитологический институт АН ЧССР).

Справочные отделы (списки паразитов и рыб, литература, алфавитный указатель) составлены в основном В. А. Ободниковой по материалам авторов под руководством А. В. Гусева.

При исследовании материалов по моногенам помимо коллекций, собранных сотрудниками Зоологического института, использованы препараты, предоставленные многими паразитологами: А. И. Агаповой, А. Д. Алигаджиевым, Б. Алламуратовым, А. Х. Ахмеровым, М. Ашуровой, Б. Бабаевым, Н. Г. Гавриловой, Е. В. Гвоздевым, М. Р. Данияровым, У. Д. Джаилиловым, Ю. С. Донцовым, И. В. Екимовой, В. Е. Зайкой, Ш. Р. Ибрагимовым, Н. А. Изюмовой, Н. Ш. Казиевой, Д. Карабековой, Е. В. Картуновой, В. В. Кашковским, С. М. Коноваловым, О. П. Кулаковской, И. В. Кулеминой, А. М. Лопухиной, Е. Н. Лукьянцевой, Ю. Л. Мамаевым, В. А. Мусселиус, Т. К. Микаиловым, А. И. Мирошниченко, С. О. Османовым, А. С. Пашкевичу, О. Н. Пугачевым, В. А. Ройтманом, Е. А. Румянцевым, Е. Г. Сидоровым, Н. О. Спиранти, Ю. А. Стрелковым, Н. Б. Чернышовой, Б. Шаовой, Н. Н. Шевченко, О. Н. Юнчисом, С. С. Юхименко, Т. А. Яковчук, а также зарубежными коллегами Д. Какачевой-Аврамовой и И. Недева-Менковой (Болгария), Дж. Чаббом, Т. Мишрой, С. Ризви (J. Chubb, T. Mishra, S. Rizvi, Англия), Д. Критским, Р. Лихтенфельс (D. Kritsky, R. J. Lichtenfels, США), А. Дехтяром (A. Dechtiar, Канада), К. Молнаром (K. Molnar, Венгрия), Алварес-Пеллитеро и С. Виценте (Alvarez-Pellitero, S. Vicente, Испания), К. Огава (K. Ogawa, Япония), Чжан Цзянь-инь, Линг Мо-ен (Tchang Chien-ung, Ling Mo-en, КНР).

Авторские рисунки большинства групп моногеней скопированы художником Е. А. Бессоновым, некоторые — Л. Р. Афанасьевой; рисунки дискокотилиней и амфилиний — художниками И. Н. Клебановой, Т. А. Темкиной и Н. Н. Фузеевой, микрофотографии изготовлены фотографом Б. Т. Шапковым. В расшифровке данных из китайских статей и сводки 1973 г. оказали большую помощь С. Н. Соколов и В. Ф. Гусаров, а в решении номенклатурных вопросов — И. М. Кержнер и И. М. Лихарев.

Всем перечисленным лицам, а также В. А. Ободниковой, Е. Е. Корнаковой и Л. А. Юнчис, помогавшим в подготовке тома к печати, авторы приносят глубокую благодарность.

Все замечания, возникающие при работе с «Определителем», просьба присылать в адрес Зоологического института на имя редакторов издания и тома.

*О. Н. Бауер*

## Подцарство МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ — Metazoa

Объединяет животных, тело которых складывается из множества клеток и их производных. При этом клетки Metazoa всегда дифференцированы по строению и функции и, будучи лишь частями сложного организма, утратили свою самостоятельность.<sup>1</sup> Вторая особенность многоклеточных — наличие в их жизненном цикле сложного индивидуального развития (онтогенеза), в процессе которого из оплодотворенного яйца (при партеногенезе из неоплодотворенного) путем его дробления на много клеток и последующей дифференциации их на зародышевые листки и зачатки органов образуется взрослый организм (в отличие от онтогенеза простейших, осуществляющегося в пределах клеточной организации).

Из 18 типов подцарства (Догель, 1981) 9 содержат паразитические формы, из которых один тип включает многоклеточных, ведущих только паразитический образ жизни (скребни). Из 9 типов представители 7 обитают в рыбах.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТИПОВ  
(ПРИМЕНИТЕЛЬНО К ПАРАЗИТИЧЕСКИМ ГРУППАМ)

- 1 (12). Тело не покрыто раковиной.
- 2 (3). Животные двухслойные, в виде планулообразных личинок или столонов, не сегментированные, но с почками; в икринках осетровых рыб . . . . . *Coelenterata*
- 3 (2). Животные трехслойные, с уплощенным или цилиндрическим вытянутым телом, не расчлененным на сегменты или сегментированным; экто- или эндопаразиты разных рыб.
- 4 (5). Бесполостные животные (паренхиматозные); тело обычно дорсовентрально уплощено, не сегментированное, но иногда поделенное на членики (проглотида); кишечник отсутствует или имеется (тогда он обычно слепо замкнут); гермафродиты; экто- или эндопаразиты . . . . . *Plathelminthes*
- 5 (4). Животные полостные: тело обычно цилиндрическое, иногда немного уплощенное; не сегментированное или сегментированное; кишечника нет или имеется (тогда есть анальное отверстие); большинство раздельнополые, некоторые гермафродиты; эндо- или эктопаразиты.
- 6 (9). Тело не сегментированное; имеется первичная полость тела; кишечник есть или отсутствует; раздельнополые; эндопаразиты.
- 7 (8). Кишечник имеется; передний конец тела с ротовым отверстием, окруженным тремя губами . . . . . *Nemathelminthes*
- 8 (7). Кишечника нет; передний конец тела с вворачивающимся хоботком, снабженным рядами крючьев . . . . . *Acanthocephales*
- 9 (6). Тело сегментированное; имеется (по крайней мере в зародышевом состоянии) вторичная полость тела; кишечник имеется; гермафродиты или раздельнополые; обычно эктопаразиты.
- 10 (11). Тело покрыто тонкой кутикулой; вторичная полость тела редуцирована, сохраняясь лишь в виде кровеносных лакун; конечности отсутствуют; имеются две мускулистые присоски: передняя и задняя; гермафродиты . . . . . *Annelida* (пиявки)
- 11 (10). Тело покрыто хитиновой капсулой; вторичная полость тела сливается с остатками первичной, образуя миксоцель; имеются членистые конечности, из которых пара челюстей у карпоедов превращается в присоски, но настоящих мускулистых присосок нет; раздельнополые . . . . . *Arthropoda*
- 12 (1). Тело покрыто двустворчатой раковиной . . . . . *Mollusca* (*Bivalvia*, глохидии)

<sup>1</sup> По этому признаку, казалось бы, в подцарство многоклеточных надо включать и некоторых простейших, у которых наблюдается не только тенденция к выработке многоклеточности, выраженная умножением числа ядер в органеллах, но и образование настоящих много- и разнотканевых структур, например шестиклеточных спор миксоспоридий, разделением клеток колоннальных форм на соматические и половые и т. д. Но все эти пути тупиковые и не играют роли в становлении многоклеточных.

## Тип КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ — Coelenterata

Многоклеточные животные. Тело состоит из двух слоев клеток: наружного (эктодермы) и внутреннего (энтодермы), выстилающего внутреннюю полость тела, которая сообщается с внешней средой через ротовое отверстие.

Характерным признаком кишечнopolостных является наличие в их покровах стрекательных клеток, служащих для ловли добычи, защиты от врагов и для прикрепления к субстрату. В большинстве случаев радиально-симметричные, свободноживущие, часто колониальные организмы. Преобладают морские формы. Случаи паразитизма очень редки. В пресноводных рыбах СССР паразитирует единственный представитель типа — *Polypodium hydriforme* Ussov, 1885, более точное систематическое положение которого пока не установлено.

***Polypodium hydriforme* Ussov, 1885** (рис. 1, 2 на вкл. с. 32—33, рис. 3, 4).

Паразит локализуется в ооцитах рыб семейств Acipenseridae (осетровые) и Polyodontidae (многозубые). Заражение последних известно пока лишь для американских рыб; в СССР *Polypodium* — паразит икры осетровых.

Самые ранние стадии развития паразита — одноклеточные, но двуядерные (рис. 1, а, вкл.), встречаются в ооцитах диаметром 100—120 мкм, неразличимых или едва различимых невооруженным глазом. Вместе с ростом и созреванием ооцита растет и развивается паразит, постепенно, в ходе оогенеза, превращаясь в крупный столон (рис. 2, б, вкл.), который вымывается в воду при нересте. Соответственно длительности нормального оогенеза осетро-

Таблица 1

Соотношение стадий развития *Polypodium* и стадий роста ооцитов стерляди

Стадия зрелости рыб (?)	Диаметр зараженных ооцитов, мм	Стадия оогенеза	Стадия развития полиподия	Возможность диагностики	Время года
II	0.115	Диплотенная; ооцит без желтка	Двуядерная клетка	Только на срезах	Любое
VI—II	0.16—0.33	Та же	Начало дробления	Та же	»
II—III *	0.42	Диплотенная; первые желточные зерна в цитоплазме ооцита	Морула	» »	Май—июль
II—III * III *	} 1—1.5	Диплотенная; начало накопления желтка; постепенно ооцит заполняется желтком	Планула	Невооруженным глазом; зараженные икринки крупнее и темнее здоровых	То же
IV *	3	Диплотенная; ооцит заполнен желтком	Столон с почками без щупалец	Невооруженным глазом; зараженные икринки крупнее и светлее здоровых	Август
	3.5	Та же	Столон с почками со щупальцами	Та же	Сентябрь—май
V *	4.5	Метафаза II; нерест	Столон с почками с наружными щупальцами	» »	Май

\* Стадии зрелости рыб отражают состояние ооцитов старшей генерации. Для таких ооцитов приведены и соответствующие стадии развития паразита. Однако в самках II—III стадии зрелости ооциты дифференцируются, а в самках III, IV и V стадий ооциты уже дифференцированы на две генерации — старшую и младшую. Поэтому в самках от II—III до V стадий включительно в ооцитах старшей генерации встречаются стадии полиподия, указанные в таблице, а в ооцитах младшей генерации (не имеющих желтка) могут встретиться ранние стадии заражения — двуядерные клетки.

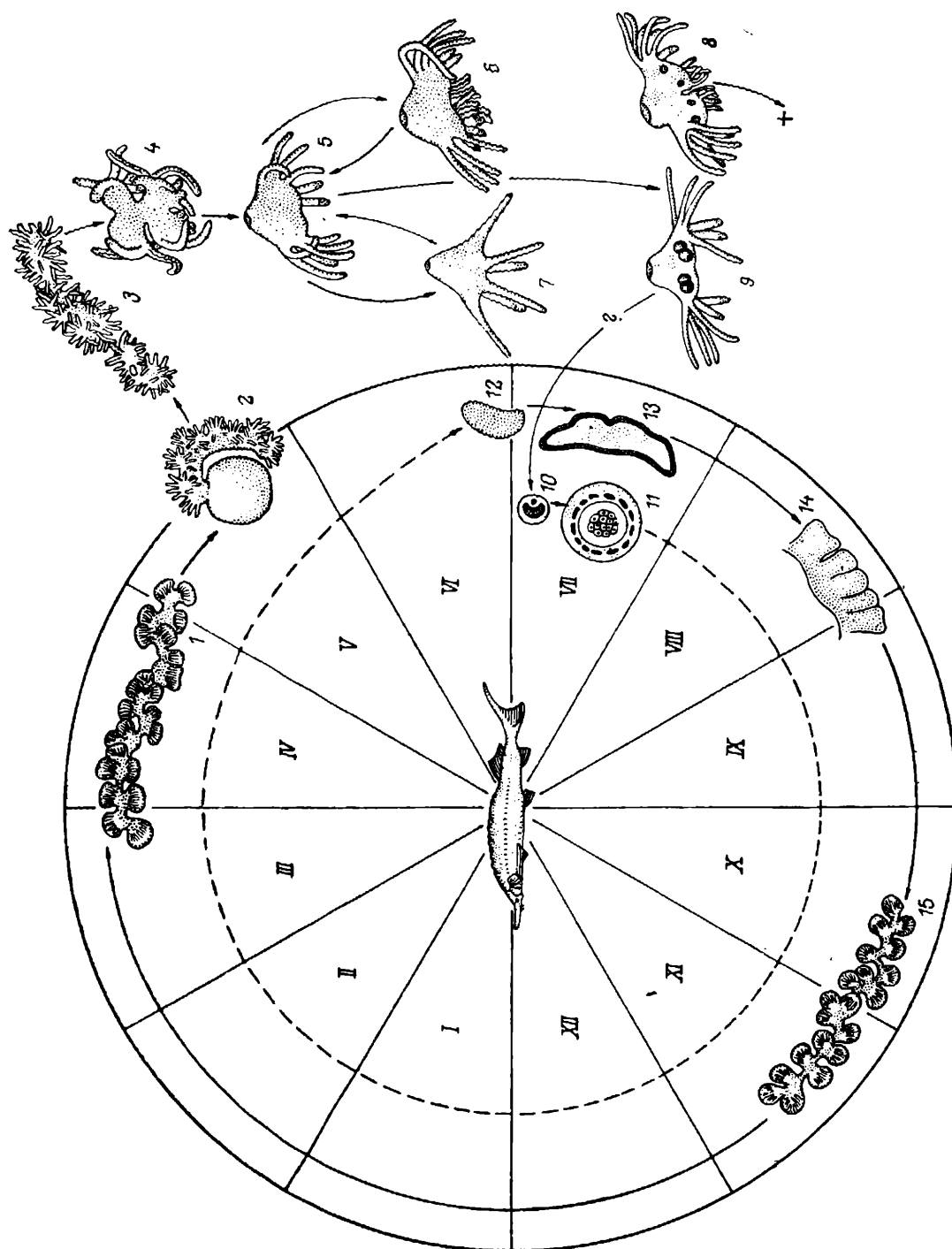


Рис. 3. Схема цикла развития *Parurodium*. Внутри круга помещены паразитические стадии развития (внутри ооцита); вне круга — свободноживущие.

1, 15 — столон с почками, щупальца внутри почек; 2 — выходящий в воду во время нереста столон с наружными щупальцами; 3 — таковой столон в воде; 4 — фрагмент столона в воде; 5 — одиночная медуза с 12 щупальцами; 6 — 24-щупальцевая медуза; 7 — 6-щупальцевая медуза; 8 — 24-щупальцевая медуза с незрелыми половыми железами первого типа, + означает, что ее половые клетки abortивны; 9 — 12-щупальцевая медуза со зрелыми половыми железами второго типа, ? означает, что неясен способ заражения ооцитов рыбой; 10 — двужерная клетка; 11 — морула; 12 — планула; 13 — столон с почками; 14 — столон с почками без щупальцев.

вых — хозяев паразита — цикл развития *Polypodium* многолетний (рис. 3). Строгая согласованность цикла развития полиподия со стадиями роста ооцитов осетровых позволяет составить таблицу, полезную для практической диагностики паразита (табл. 1). Таблица составлена на основании изучения цикла развития полиподия в ооцитах волжской и донской стерляди.

Двуядерная клетка — начальная стадия заражения *Polypodium* — характеризуется ядрами неравной величины: мелкое ядро компактное, с трудно различимым ядрышком, а крупное ядро — полиплоидное, с несколькими ядрышками и хроматином в виде рыхлых тяжей (рис. 1, а). Эмбриональное развитие паразита проходит в ооцитах, не приступивших к накоплению желтка (ооциты самок II стадии зрелости или отвергшихся самок или же ооциты младшей генерации самок III, IV и V стадий зрелости (по А. Я. Недошивину)). Перед началом дробления двуядерная клетка делится на две клетки, резко различающиеся по размерам: маленькую с малым ядром и большую с большим ядром. Маленькая клетка сразу же погружается в выемку, образованную большим ядром большой клетки (рис. 1, б). Постепенно

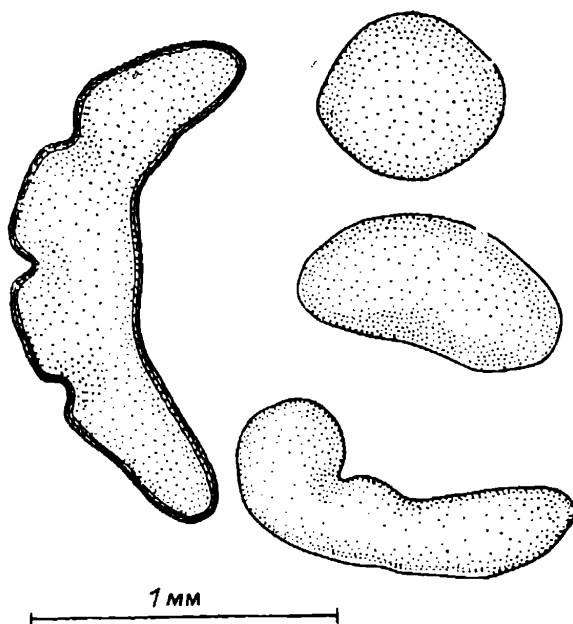


Рис. 4. Планулообразная стадия.

большая клетка со всех сторон окружает малую, образуя полость, в которой происходит дальнейшее развитие зародыша (рис. 1, в). Маленькая клетка дробится, образуя 2, 4, 8 и т. д. blastomeres (рис. 1, г). Дробление полное, равномерное. В результате дробления образуется морула (рис. 1, д), состоящая более чем из 500 клеток. Клетка с большим ядром, образующая полость дробления, разрастается и растягивается по мере роста объема паразита. Ее ядро высокополиплоидно (более 400  $n$ ). Эта клетка-оболочка, или трофамнион, выполняет питающую, защитную и опорную функции для развивающегося зародыша. Ко времени образования морулы в цитоплазме зараженного ооцита начинает накапливаться желток.

В ооцитах самок II—III и III стадий зрелости паразит достигает стадии развития планулообразной личинки (рис. 4), которая состоит из 2 слоев клеток и лежит в паразитоформной вакуоли — полости внутри трофамниона. Размеры личинки около 1 мм, ее можно увидеть невооруженным глазом после изоляции из икринок. Начиная с этой стадии развития, зараженные ооциты можно диагностировать визуально: они крупнее и более сильно пигментированы, чем здоровые. Личинка состоит из двух слоев клеток: наружного, покрытого жгутиками (они видны с помощью фазово-контрастного устройства) — энтодермы, и внутреннего, безжгутикового слоя — эктодермы. Расположение зародышевых пластов здесь обратное. Инверсия зародышевых пластов характерна и для следующей паразитической стадии — столон с почками. Столон образуется из личинки, которая растет в длину и на поверхности которой появляются вздутия — будущие почки. Количество почек — около 60 в икринках стерляди, около 90 в более крупных икринках осетра. Сначала (в августе) почки не имеют щупалец, но в конце августа — сентябре в почках закладывается по 12 щупальцев, и в таком виде (рис. 1, е) стolon зимует внутри ооцитов с желтком (IV стадия зрелости). Столон с почками превышает размер икринок и спирально закручивается в ней, оттесняя желток к центру. Оболочка зараженной икринок истончается, и через нее стolon хорошо просвечивает на фоне темного желтка, остающегося только в промежутках между витками столон. Икринка приобретает характерный «полосатый» вид. На этой стадии зараженные икринки диагностируются<sup>2</sup> легче всего (рис. 2, а, вкл. на с. 32—33).

Выворачивание столон эктодермой наружу, т. е. переход к нормальному расположению

<sup>2</sup> Весьма часто зараженные *Polypodium* икринки путают с ооцитами, зараженными микроспоридиями *Pleistophora* (= *Cocconema*) и особенно с резорбирующимися икринками. Для диагностики нужно осторожно в воде разорвать оболочку икринок. При заражении *Polypodium* из нее выходит видимое невооруженным глазом прозрачное тело паразита (личинка или стolon — в зависимости от стадии развития). В случае же резорбции или заражения микроспоридиями из разорванной оболочки вытекает лишь мутная жидкость. Резорбирующиеся икринки никогда не имеют полосатого рисунка и часто немного деформированы. Икринки, зараженные микроспоридиями, обычно чисто белого цвета и одинакового размера со здоровыми. Икринки же, зараженные *Polypodium*, всегда круглые и крупные и никогда не имеют однородной окраски.

зародышевых пластов, происходит внутри икринки, непосредственно перед нерестом. Паразиты (столоны с наружными щупальцами, — рис. 2, б) выметываются вместе со здоровой икрой и становятся свободноживущими особями. Свободноживущие особи имеют двулученую симметрию, 12 щупалец, по 6 с каждой стороны, 2 из которых (опорные) служат для передвижения, а 4 осязательных — для захвата добычи. Рот у свободноживущих особей обращен вверх. Они размножаются продольным делением надвое. В середине лета у *Polypodium* развиваются половые железы двух типов. Половые железы первого типа не достигают полного развития и резорбируются. В них наблюдаются лишь незрелые половые клетки, не проходящие мейоза, — вероятно абортивные. Половые железы второго типа заполняются двуждерными гаметами (рис. 2, в). Ко времени созревания этих своеобразных гамет содержимое гонады как бы закупоривается снизу эктодермальной пластинкой со зрелыми стрекательными капсулами. Образуется подобие кокона (рис. 2, в, вкл. на с. 32—33).

Затем свободноживущие особи, по-видимому, откладывают такие коконы на какой-либо субстрат. Известны случаи откладывания коконов на тело предличинки волжской севрюги. Вероятно, существуют и другие субстраты для прикрепления коконов. Пока не известно, каким образом осевшие в составе коконов на тело предличинки осетровой рыбы двуждерные гаметы полиподия попадают затем в ооциты.

В водоемах СССР *Polypodium hydriiforme* паразитирует в икре стерляди, осетра, севрюги, шипа, белуги и калуги; реки Сев. Двина, Дунай, Днестр, Днепр, Дон, Кубань, Сулак, оз. Балхаш, бассейны рек Волги, Сырдарьи, Амура.

## Тип ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ — Plathelminthes

Тело плоских червей обычно вытянуто в длину, обладает билатеральной симметрией и сплющено в спинно-брюшном направлении. Оно имеет форму листа, пластинки или ленты (у большинства Cestoda поделенной на членики), реже почти цилиндрическое. Кожно-мускульный мешок хорошо развит. У исходных, свободноживущих форм (Turbellaria) он обычно представлен ресничным эпителием, подостланым базальной мембраной, за которой следуют слои кольцевых, диагональных и продольных мускульных волокон. У представителей всех паразитических классов червей покровы устроены по типу погруженного эпителия. Наружный слой у них представлен безъядерным цитоплазматическим синцитием, который многочисленными тонкими выростами цитоплазмы, пронизывающими базальную мембрану и слои мускульных волокон, соединяется с погруженными в паренхиму клеточными телами, содержащими ядра. Поверхность покровов у представителей большинства паразитических классов имеет микроскопические выросты — микровиллы (у Monogenea, Gyrocotylida, Amphilipnida) или более сложно устроенные микротрихии (Cestoda), участвующие в пищеварении. Полость тела отсутствует, пространство между покровами и внутренними органами заполнено паренхимой. Пищеварительная система (если имеется) представлена мускулистой глоткой, эктодермальной передней кишкой и энтодермальной мешковидной или разветвленной средней кишкой, обычно слепо замкнутой. У Acoela (Turbellaria), Gyrocotylida, Amphilipnida и Cestoda кишечника нет. Нервная система состоит из парного мозгового ганглия и идущих от него назад различного числа нервных стволов, соединенных тонкими перемычками, образующими сложное нервное сплетение. Из органов чувств имеются инвертированные пигментные глазки и сенсиллы. Органы выделения устроены по типу протонефридиев, они представлены ветвистыми каналами, замкнутыми на концах мерцательными клетками. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Половая система в огромном большинстве случаев гермафродитная, сложно устроенная. Она состоит из яичника, семенников, желточников, копулятивного аппарата, различных дополнительных желез, половых протоков и резервуаров, служащих для приема, сохранения и выделения продуктов половых желез. Почти все представители паразитических классов, как правило, обладают разнообразными органами прикрепления, расположенными на переднем или заднем концах тела и обычно представленными присасывательными лопастями, присосками, присасывательными дисками, клапанами или различного типа крючьями, шипами в разных комбинациях.

Тип включает 7 классов, полностью или частично представленных паразитическими формами (кроме Turbellaria, в большинстве случаев свободноживущими). Паразитами пресноводных рыб являются широко распространенные в СССР представители 5 классов: Monogenea, Amphilipnida, Cestoda, Trematoda, Aspidogastrea.

### ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КЛАССОВ

- 1 (6). Кишечник имеется, он представлен передней и неразветвленной или двуветвистой средней кишкой, обычно слепо замкнутой.
- 2 (3). Кишечник неразветвленный, мешковидный. Органы прикрепления представлены ротовой воронкой и особым диском, занимающим почти всю брюшную поверхность тела и несущим 3—4 ряда присасывательных ямок. Эндопаразиты пресноводных и морских моллюсков, рыб и черепах . . . . . Aspidogastrea

- 3 (2). Кишечник обычно двуветвистый, реже неразветвленный. Органы прикрепления иного строения. Эндо- или эктопаразиты разных животных.
- 4 (5). Тело чаще листовидное или овальное, уплощенное, реже цилиндрическое или витевидное. Органы прикрепления обычно представлены двумя присосками, ротовой и брюшной, последняя иногда смещена к заднему концу тела; еще реже одна из присосок может отсутствовать. Эндопаразиты различных органов позвоночных. **Trematoda**
- 5 (4). Тело сигаровидное или веретеновидное, реже округлое, более или менее уплощенное. Органы прикрепления представлены расположенным на заднем конце тела диском (иногда принимающим вид мощной присоски), обычно вооруженным 7—8 или 5 парами краевых (личиночных) и 1—3 парами срединных крючьев; реже крючья частично или полностью замещены присосками или клапанами. Обычно эктопаразиты (на жабрах, плавниках, кожных покровах) рыб, реже эндопаразиты рыб, амфибий, рептилий . . . . . **Monogenea**
- 6 (1). Кишечник отсутствует.
- 7 (8). Тело листовидное, реже лентовидное, нерасчлененное; с одним половым комплексом. Органы прикрепления отсутствуют. У личинок на заднем конце имеется 5 пар мелких крючьев, которые втягиваются внутрь тела и сохраняются там у взрослых червей. Эндопаразиты (в полости тела, легких) пресноводных рыб и черепаха, реже морских рыб . . . . . **Amphilinida**
- 8 (7). Тело обычно лентовидное, чаще поделенное на членики, реже нерасчлененное; с многочисленными половыми комплексами или с одним комплексом (*Caryophyllidea*). Органы прикрепления располагаются на головном конце — сколексе и представлены различными присасывательными образованиями (ямки, ботрии, ботриды, присоски), хоботками, крючьями и шипами. У эмбриона и личинки на заднем конце находятся 3 пары крючьев, которые у взрослых червей не сохраняются . . . . . **Cestoda**

## Класс МОНОГЕНЕИ—MONOGENEA (Van Beneden, 1858) Bychowsky, 1937

Моногенеи — плоские паразитические черви, имеющие обычно вытянутое, сплющенное в спинно-брюшном направлении тело, длиной 0.15—20.0 мм (в отдельных случаях до 30.0 мм). Форма тела чаще всего сигаровидная или веретеновидная, иногда листовидная, более или менее уплощенная. Передний конец имеет 2—6 лопастей, на которых открываются протоки головных желез, реже однолопастной или снабжен присоской. Иногда лопасти несут ямки или присоски, или преобразуются в железистые валики. Задний, более или менее обособленный от тела конец представляет собой прикрепительный диск, снабженный разного типа хитиноидными (кератиновыми) образованиями — крючьями, краевыми и срединными, соединительными пластинками, клапанами и мускулистыми септами, ямками, присосками, шипами, выростами, дополнительными дисками; иногда весь диск превращается в мощную присоску. Число и форма крючьев, морфология хитиноидных и мускулистых прикрепительных образований являются важными систематическими признаками.

Покровы тела представлены погруженным эпителием (цитоплазматическим эпидермисом), несущим ворсинки (микровилли). За базальной мембраной следуют обычно мускульные слои из кольцевых, диагональных и продольных волокон. Последние нередко образуют мощные пучки, служащие для движения прикрепительных образований диска. Паренхиматозные мускульные волокна развиты слабее, кроме мышц специального назначения, обеспечивающих функционирование половых протоков и органов. Нередко покровы образуют кольцевую складчатость, «чешую» или шипы, позволяющие червям лучше закрепляться на жабрах рыб (амурские дактилогирсы, диплектаниды и др.). Промежутки между органами заполнены паренхимой.

Ротовое отверстие обычно расположено субтерминально и ведет в окологлоточную воронку, на стенках которой у ряда групп высших моногеней развиваются две присоски. Ротовая воронка переходит в окологлоточную сумку, в которую вдается мускулистая эктодермальная глотка. Пищевод имеется или отсутствует; в последнем случае за глоткой следует сразу энтодермальный кишечник. У высших моногеней и у полистоматид имеется букко-интестинальный канал — особый проток пиясной функции, огибающий глотку и соединяющий ротовую полость с кишечником. Последний состоит из одного или чаще из двух стволов, идущих к заднему концу тела. Кишечные стволы бывают гладкие, в виде цилиндрических трубок или имеют боковые ветви, сливающиеся иногда друг с другом и образующие сеть; стволы могут заканчиваться слепо или сливаться у заднего конца тела, образуя таким образом вытянутое кольцо (рис. 5, А, Б, 11 и др.).

Выделительная система представлена протонефридиями и системой длинных протоков и каналов, открывающихся двумя отверстиями по бокам тела на уровне глотки.

Нервная система состоит из парного головного подглоточного ганглия или окологлоточного кольца и отходящих от них вперед 3—4 и назад 2—3 пар нервных стволов. Над глоткой или впереди от нее у *Polyonchoinea* и *Diclybothriidae* имеются две (реже одна) пары глаз («глазных пятен»), построенных по типу инвертированных глаз турбеллярий. Каждый глаз представляет собой скопление пигментных бокалов, перед которым большей частью имеется

светопреломляющая линзочка. У большинства Oligonchoinea и некоторых Polyonchoinea глаза имеются только в личиночной фазе, у взрослых они распадаются на отдельные пигментные «зерна», рассеянные по переднему концу тела (*Acolpenteron*, *Bychowskyella*), или исчезают совсем. В отдельных случаях глаза отсутствуют на всех фазах развития. По телу в покровах разбросаны сосочки, папиллы, сенсиллы. Последние имеют характерное для каждой группы число и расположение. По-видимому, эти придатки — органы механо- и хеморецепции.

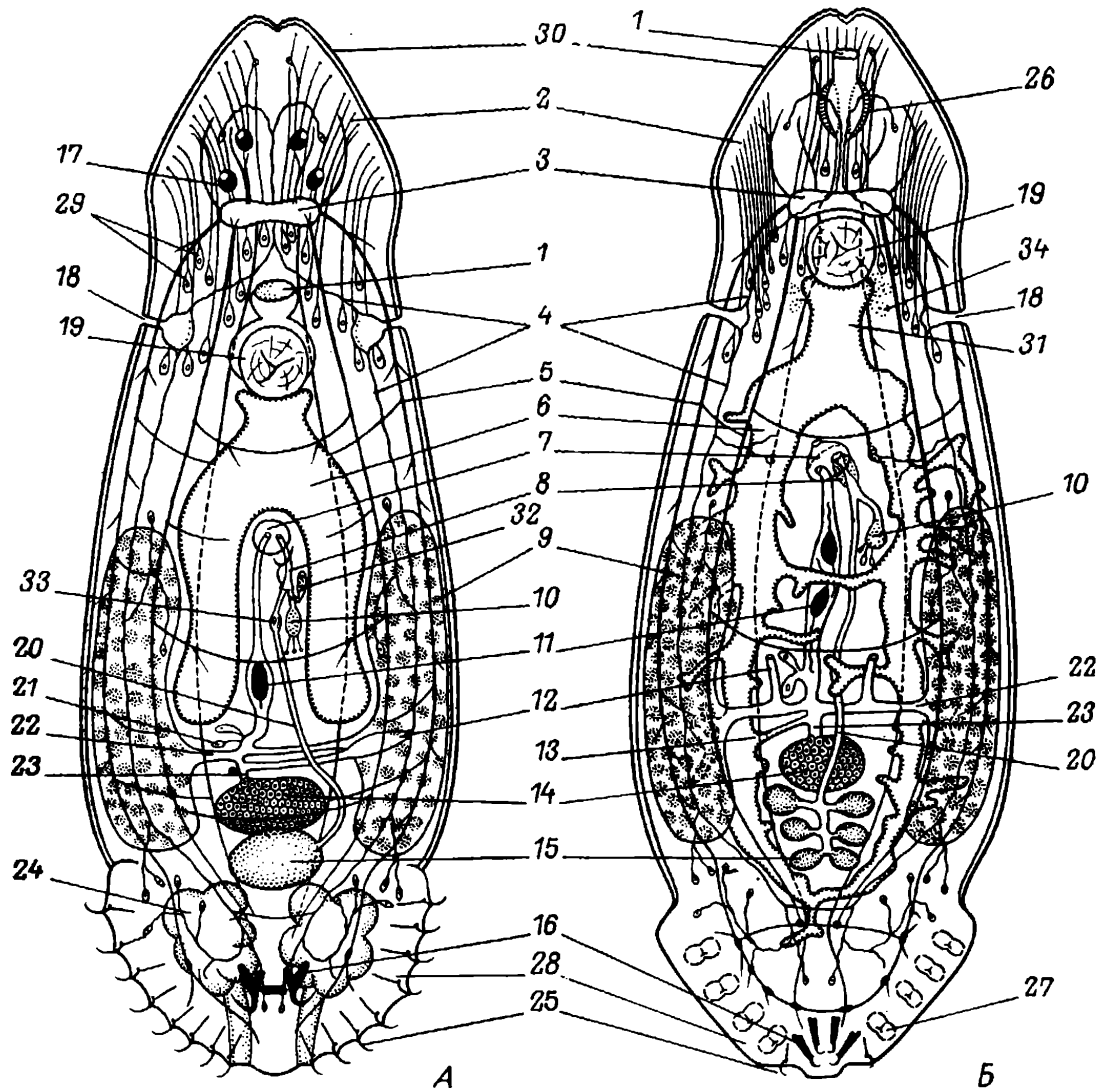


Рис. 5. План строения моногеней (из: Гусев, 1962 с изменениями).

А — низшие (Polyonchoinea); Б — высшие (Oligonchoinea). 1 — ротовое отверстие, 2 — протоки желез головного конца, 3 — головные ганглии, 4 — выделительная система, 5 — нервные стволы с комиссурами, 6 — кишечник, 7 — половой атриум, 8 — копулятивный орган, 9 — желточники, 10 — резервуар простатических желез, 11 — матка (оотип) с яйцами, 12 — вагинальные протоки, 13 — киечно-половой канал, 14 — яичник, 15 — семенники, 16 — срединные крючья (anchors) прикрепительного диска, 17 — глаза, 18 — отверстие выделительной системы, 19 — глотка, 20 — семяпровод, 21 — скорлуповые железы, 22 — желточные протоки, 23 — яйцевод, 24 — железы заднего конца тела и прикрепительного диска, 25 — краевые крючья прикрепительного диска (hooks), 26 — присоски ротовой воронки, 27 — прикрепительные клапаны (clamps), 28 — прикрепительный диск (haptor), 29 — головные железы, 30 — головные лопасти, 31 — пищевод, 32 — резервуар железы гранулированного секрета, 33 — семенной пузырек.

Моногеней — гермафродиты. Семенников один, два или много, расположены они обычно в задней половине тела, позади яичника, иногда налегая на яичник, реже впереди и позади, или в отдельных случаях только впереди яичника. От них вперед, прямо или огибая левый ствол кишечника, отходит семяпровод (у *Paradiclybothrium* раздвоенный), переходящий в семяизвергательный канал. Перед последним семяпровод образует семенной пузырек, а затем семяизвергательный канал вместе с протоками простатических и других желез открывается через копулятивный орган в половой атриум. Копулятивный орган в виде мускули-

стого пениса (иногда выворачивающегося цирруса), снабженного нередко хитиновыми крючками, или в виде хитиновой трубки с хитиновым поддерживающим аппаратом. Строение и форма копулятивного органа наряду с вооружением прикрепительного диска являются важнейшими диагностическими признаками. Яичник всегда один, обычно расположен перед семенниками. У ряда групп яичник огибают правый кишечный ствол (у *Pseudomurgatrematidae* из пресных вод Сев. Америки, у *Diplectanidae*, *Monocotylidae*, *Montchadskyellidae*, *Amphibdellidae*, приуроченных к морским рыбам). В короткий яйцевод впадают протоки желточников — влагалищный и кишечно-половой. Желточники представляют собой две, реже одну или больше фолликулярных желез, занимающих обычно почти все пространство от глотки до прикрепительного диска между кишкой, половыми железами, протоками и копулятивным органом. Протоки правой и левой желточных желез обычно объединяются в один общий канал. Влагалищный проток (вагина) большей частью имеется; как правило, он одиночный, реже раздвоенный или парный, иногда отходит не от яйцевода, а от желточных протоков. Вагинальное отверстие находится обычно на боку тела, но нередко перемещено на спинную или брюшную сторону. Иногда вагинальный проток образует расширение — семяземник. У многих форм имеется специальное хитиновое вооружение вагинального протока, часто в виде трубки или воронки. Этот проток гомологичен таковому у турбеллярий, цестод и Лаурерову каналу трематод. Кишечно-половой канал имеется у всех *Oligonchoinea* и у части высших *Polyonchoinea* (у полистоматид). Оотип, в который переходит яйцевод, служит для формирования яиц. В него впадают протоки одноклеточных скорлуповых желез (желез Мелиса). У ряда групп формирующиеся яйца, не задерживаясь надолго в оотипе, выводятся через половой атриум наружу. В этих случаях оотип является одновременно и маткой. У других групп за оотипом следует настоящая матка, содержащая вполне сформированные яйца иногда длительное время, в течение которого происходит эмбриогенез (частично или полностью), в связи с чем у некоторых видов имеет место яйцеживорождение. Яйца очень варьируют по форме: шаровидные, овальные, пирамидальные и т. п. На одном полюсе яйцо снабжено крышечкой, на одном или обоих полюсах — ножкой и филламентом. Отростки на обоих полюсах могут отсутствовать.

У *Gyrodactylidae* сложные яйца не формируются, а в матке развивается эмбрион, который по достижении зрелости выходит наружу (см. дополнение на с. 347). Еще до этого в эмбрионе закладываются 1—2 следующих внучатых поколения. В связи с живорождением эти формы имеют необычные для остальных моногеней желточники в виде желточных камер, расположенных по бокам от задней части ветвей кишечника и позади гонад.

У яйцекладущих форм яйца либо попадают в воду, либо задерживаются на жабрах или коже рыб, цепляясь или приклеиваясь к ткани хозяина филламентом и ножками (у некоторых морских групп). Сроки их развития при оптимальных температурных условиях, характерных для данного вида, колеблются от двух суток до трех недель (редко больше). Из яиц выходят сигарообразные, обычно свободноплавающие личинки (онкомирацидии), покрытые характерно для каждой группы расположенными ресничными клетками и сенсиллами. Личинки снабжены головными железами, 2—4 глазками иногда отсутствующими, глоткой, мешковидным или кольцевым кишечником и слабо развитыми нервной и выделительной системами. На заднем конце, за исключением *Diplozoidae*, имеются краевые крючья, иногда зачатки срединных крючьев и клапанов. Число краевых крючьев у личинок *Polyonchoinea* обычно равно 14—16 (чаще 14), у *Oligonchoinea* 10 (иногда 14—16).

Личинка, найдя подходящего хозяина, активно или пассивно (с током воды) проникает к месту своего обитания, прикрепляется, сбрасывает ресничные клетки и переходит к паразитическому образу жизни. По мере ее роста происходит окончательная дифференцировка органов.

Таким образом, у моногеней — прямой цикл развития без смены хозяев и чередования поколений.

Моногеней паразитируют на водных холоднокровных позвоночных, в большинстве случаев на их коже или жабрах, некоторые группы приурочены к головоногим моллюскам, к водным млекопитающим (к гипподаме). Отдельные виды или группы перешли к жизни во внутренних органах — в выделительной системе, полости тела, кишечнике, яйцекладе, сердце. Моногеней свойственна ярко выраженная приуроченность к определенным хозяевам, т. е. специфичность.

Подавляющее большинство специалистов различают среди паразитов экто- и эндопаразитов. Несмотря на такое их разделение, и те и другие олицетворяют единое явление паразитизма. Однако некоторые паразитологи вслед за Фейзуллаевым (1971) начинают относить паразитов, «места обитания которых связаны с полостями, открывающимися во внешнюю среду» (с ротовой, носовой, глазной, жаберной полостями, с клоакой и т. д.), к категории мезопаразитов, а в явлении паразитизма различают экто-, мезо- и эндопаразитизм. С этим трудно согласиться. Хотя внутриклеточное, тканевое, полостное, наружное обитание и накладывает свои особенности на характер взаимоотношений между паразитами и их двойной средой обитания (Гусев, Полянский, 1978), но все это единое явление паразитизма, дробить которое методологически неправильно, как ошибочно говорить об экто- и эндопаразитозах. Кроме того, если принять идею и формулировку Фейзуллаева, то к числу мезопаразитов надо относить обитателей кишечника, легких, мочевого пузыря и мочеточников, зооцедии, перьевых клещей (они изолированы от внешней среды не менее, чем живущие в желудке или кишке) и т. д. Тогда эндопаразитами следует считать только клеточных и тканевых обитателей. Такая точка зрения более чем сомнительна. Моногеней, живущие в жаберной, ротовой,