

**И. Хотеновский**

**Фауна СССР. Моногенеи**  
**Подотряд Octomacrinea Khotenovsky**

**Москва**  
**«Книга по Требованию»**

УДК 57  
ББК 28  
И11

И11 **И. Хотеновский**  
Фауна СССР. Моногенеи: Подотряд Ostromacrinea Khotenovsky / И. Хотеновский – М.: Книга по Требованию, 2013. – 264 с.

**ISBN 978-5-458-51506-1**

Монография состоит из двух частей. Общая часть содержит данные по морфологии взрослых и преимагинальных фаз моногенеи семейств Ostromacridae Yam. и Diplozoidae Pal., их образу жизни, системе, филогении, распространению и практическому значению, а также подробные описания применявшихся методов исследования. В систематической части приведены описания всех рассмотренных таксонов. Из 58 видов изученных моногенеи 34 относятся к фауне СССР.

**ISBN 978-5-458-51506-1**

© Издание на русском языке, оформление  
«YOYO Media», 2013  
© Издание на русском языке, оцифровка,  
«Книга по Требованию», 2013

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.



зьев приведены с авторами, за исключением случаев, когда таковых не удалось установить. Коллекция Зоологического института АН СССР в тексте упоминается как коллекция ЗИН. Сведения о распространении видов при описаниях даны в обобщающей форме. Подробные указания мест находок отдельных видов моногеней приведены в «Списке видов рыб с указанием найденных у них моногеней». Данные по типам, за исключением случаев, когда сведения об их местонахождении отсутствовали, приведены после описаний видов. Результаты статистической обработки размеров взрослых червей даны в таблицах при описаниях видов.

Основными материалами для исследования послужили сборы диплозоид из различных районов страны, а также коллекция ЗИН. Кроме того, были обработаны препараты из коллекций ГосНИОРХ НПО «Промрыбвод», Института зоологии и паразитологии АН ТаджССР и Института паразитологии Чехословацкой АН. Автор приносит глубокую благодарность кураторам и владельцам указанных коллекций за предоставленную возможность их изучения.

Автор приносит также сердечную благодарность академику А. В. Иванову, докторам наук И. Е. Быховской, С. С. Шульману и кандидатам наук П. И. Герасеву, И. М. Кержнеру, О. Н. Пугачеву за их полезные советы и консультации, а также за проведенные по его просьбе кандидатом наук Е. А. Котиковой исследование нервной системы диплозоид и Е. Е. Корнаковой изучение строения переднего отдела пищеварительной системы этих червей. Автор благодарит И. Ю. Гавриченко и Н. Б. Чернышеву за помощь при обработке и сборах материалов по диплозоидам.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ

Подотряд **OCTOMACRINEA** Khotenovsky

## I. Сем. **OCTOMACRIDAE** Yamaguti, 1963

### 1. Род **Octomaerum** Mueller, 1934

1. <i>O. europaeum</i> Roman et Bychowsky, 1956	99
2. <i>O. spinum</i> Dansby et Shoemaker, 1973	100
3. <i>O. lanceatum</i> Mueller, 1934	101
4. <i>O. microconfibula</i> Hargis, 1952	103
5. <i>O. semotili</i> Dechtiar, 1960	104

## II. Сем. **DIPLOZOIDAE** Palombi, 1949

### I. Подсем. **DIPLOZOINAE** Palombi, 1949

#### 1. Род **Paradiplozoon** Achmerov, 1974

1. <i>P. soni</i> (Tripathi, 1959)	110
2. <i>P. barbi</i> (Reichenbach-Klinke, 1951)	112
3. <i>P. tetragonopterini</i> (Sterba, 1957)	113
4. <i>P. cauveryi</i> (Tripathi, 1959)	115
5. <i>P. microlampi</i> (Kulkarni, 1971)	115
6. <i>P. indicum</i> (Dayal, 1941)	115
7. <i>P. magnum</i> Lim Lee Hong et Khotenovsky, 1984	120
8. <i>P. aegyptense</i> (Fishthal et Kuntz, 1963)	121
9. <i>P. ghanense</i> (Thomas, 1957)	121
10. <i>P. kashmirensis</i> (Kaw, 1950)	124
11. <i>P. vietnamicum</i> Khotenovsky, 1982	124
12. <i>P. doi</i> (Ha Ky, 1974)	126
13. <i>P. malayense</i> Lim Lee Hong et Khotenovsky, 1984	130
14. <i>P. parabramisi</i> (Ling, 1973)	132
15. <i>P. marinae</i> (Achmerov, 1974)	133
16. <i>P. cyprini</i> Khotenovsky, 1982	137
17. <i>P. megalobramae</i> Khotenovsky, 1982	140
18. <i>P. hemiculteri</i> (Ling, 1973)	144
19. <i>P. amurense</i> (Achmerov, 1974)	145
20. <i>P. skrjabini</i> (Achmerov, 1974)	147
21. <i>P. schizothorazi</i> (Iksanov, 1965)	151
22. <i>P. capoetobrama</i> (Gavrilova, 1964)	154
23. <i>P. tadzhikistanicum</i> (Gavrilova et Dzhililov, 1965)	156
24. <i>P. minutum</i> (Paperna, 1964)	160
25. <i>P. megan</i> (Bychowsky et Nagibina, 1959)	160
26. <i>P. rutili</i> (Gläser, 1967)	166
27. <i>P. nagibinae</i> (Gläser, 1965)	169
28. <i>P. sapae</i> (Reichenbach-Klinke, 1961)	173
29. <i>P. bliccae</i> (Reichenbach-Klinke, 1961)	176
30. <i>P. pavlovskii</i> (Bychowsky et Nagibina, 1959)	179
31. <i>P. ergensi</i> (Pejčoch, 1968)	182
32. <i>P. vojteki</i> (Pejčoch, 1968)	185
33. <i>P. tisae</i> Khotenovsky, 1982	189
34. <i>P. leucisci</i> Khotenovsky, 1982	192
35. <i>P. zeller</i> (Gyntovt, 1967)	196
36. <i>P. alburni</i> Khotenovsky, 1982	198

37. *P. homoion* (Bychowsky et Nagibina, 1959) . 200  
 37a. *P. h. homoion* (Bychowsky et Nagibina, 1959) 202  
 37b. *P. h. gracile* (Reichenbach-Klinke, 1961) 202

## «Species inquirenda»

1. *P. agdamicum* (Mikailov, 1973) 206  
 2. *P. chazaricum* (Mikailov, 1973) 207  
 3. *P. erithrocultoris* (Achmerov, 1974) 207  
 4. *P. kasimii* (Rahemo, 1980) 208  
 5. *P. kuthkaschenicum* (Mikailov, 1973) 208  
 6. *P. schulmani* (Mikailov, 1973) 208

2. Род *Inustiatus* Khotenovsky, 1978

1. *I. inustiatus* (Nagibina, 1965) 209

3. Род *Eudiplozoon* Khotenovsky gen. n.

1. *E. nipponicum* (Goto, 1891) 215

4. Род *Sindiplozoon* Khotenovsky, 1981

1. *S. strelkowi* (Nagibina, 1965) 219  
 2. *S. diplodiscus* (Nagibina, 1965) 222

5. Род *Diplozoon* Nordmann, 1832

1. *D. paradoxum* Nordmann, 1832 227  
 2. *D. scardinii* Komarova, 1966 231

## II. Подсем. NEODIPLOZOINAE Khotenovsky, 1980

6. Род *Neodiplozoon* Tripathi, 1960

1. *N. barbi* (Tripathi, 1959) 235

7. Род *Afrodiplozoon* Khotenovsky, 1981

1. *A. polycotyleus* (Paperna, 1973) 238

# ОБЩАЯ ЧАСТЬ

## МОРФОЛОГИЯ

В настоящем разделе при рассмотрении личинок и дипорп разбираются только характерные для них морфологические структуры.

**Внешняя морфология.** Для октомакрид характерны небольшие размеры тела (0.7—6 мм длины). Передняя часть тела содержит все системы жизнеобеспечения червя, задняя представляет собой прикрепительный диск, отделенный от передней части тела небольшим сужением.

Тело диплозоид достигает 0.3—14.9 мм длины. Для них характерно попарное, крест-накрест, сращение двух особей (рис. 1). Передняя часть каждой особи, лежащая впереди от места сращения, ланцетовидной или листовидной формы. В связи с большой подвижностью ее форма подвержена значительной изменчивости. С ней связаны основная часть пищеварительной системы и многочисленные желточные фолликулы. Позади передней части тела лежит область сращения червей, где у некоторых видов расположены гонады. Далее следует задняя часть тела (рис. 2), в которой находятся конечная часть кишки, а у большинства видов — гонады. У диплозоид она может быть условно подразделена еще на два или три отдела: передний, обычно имеющий на поверхности складчатость; средний, у некоторых видов дискообразно расширенный и имеющий в этом случае различные дополнительные валики, впадины, гребневидные образования или зубцевидные складки (при отсутствии расширений средний отдел морфологически неотличим от переднего); задний, представляющий собой прикрепительный диск, несущий клапаны и срединные крючья. Степень выраженности последнего отдела может быть различной — он может быть несколько шире лежащего от него впереди участка тела, быть равным с ним по ширине или может быть представлен лишь очень небольшим участком.

Данные о строении покровов у исследуемых нами моногеней отсутствуют. Известно, что у морских моногеней через покровы тела происходит усвоение растворенных в воде аминокислот и глюкозы (Halton, 1977). Вероятно, что и у пресноводных моногеней покровы тела принимают участие в усвоении растворенных в воде различных органических соединений.

**Прикрепительные образования.** Как уже отмечалось, прикрепительные образования расположены на задней части тела моногеней и связаны между собой в единую систему, обеспечивающую прикрепление к жабрам рыб. Эти образования можно разделить на две группы: имеющие склеротизированный характер (клапаны, крючья) и имеющие паренхиматозно-мышечный характер (расширения, складки, отростки задней части тела). Образования второй группы встречаются только у диплозоид и являются по своему происхождению вторичными по отношению к клапанам и крючьям.

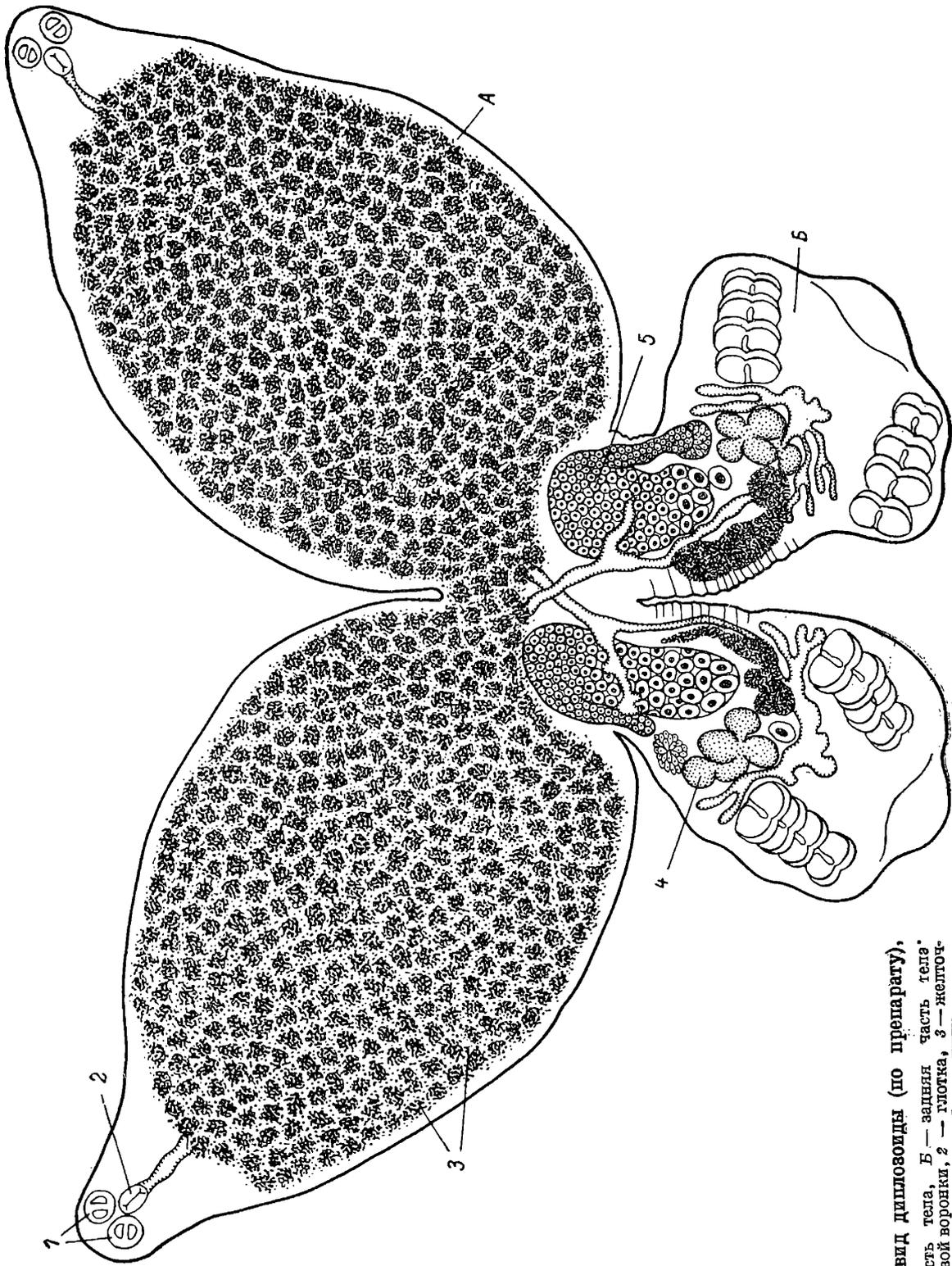


Рис. 1. Общий вид диатомиды (по препарату).  
 А — передняя часть тела, Б — задняя часть тела.  
 1 — присоски ротовой воронки, 2 — глотка, 3 — желточ-  
 ные клетки, 4 — соевики, 5 — ножка.

Для октомакрид и подавляющего большинства диплозоид характерно расположение четырех пар клапанов двумя латеральными рядами, находящимися на подвижных выростах прикрепительного диска. У прикрепленной к жабрам особи выросты с клапанами почти всегда расположены асимметрично по отношению друг к другу, но при этом клапаны

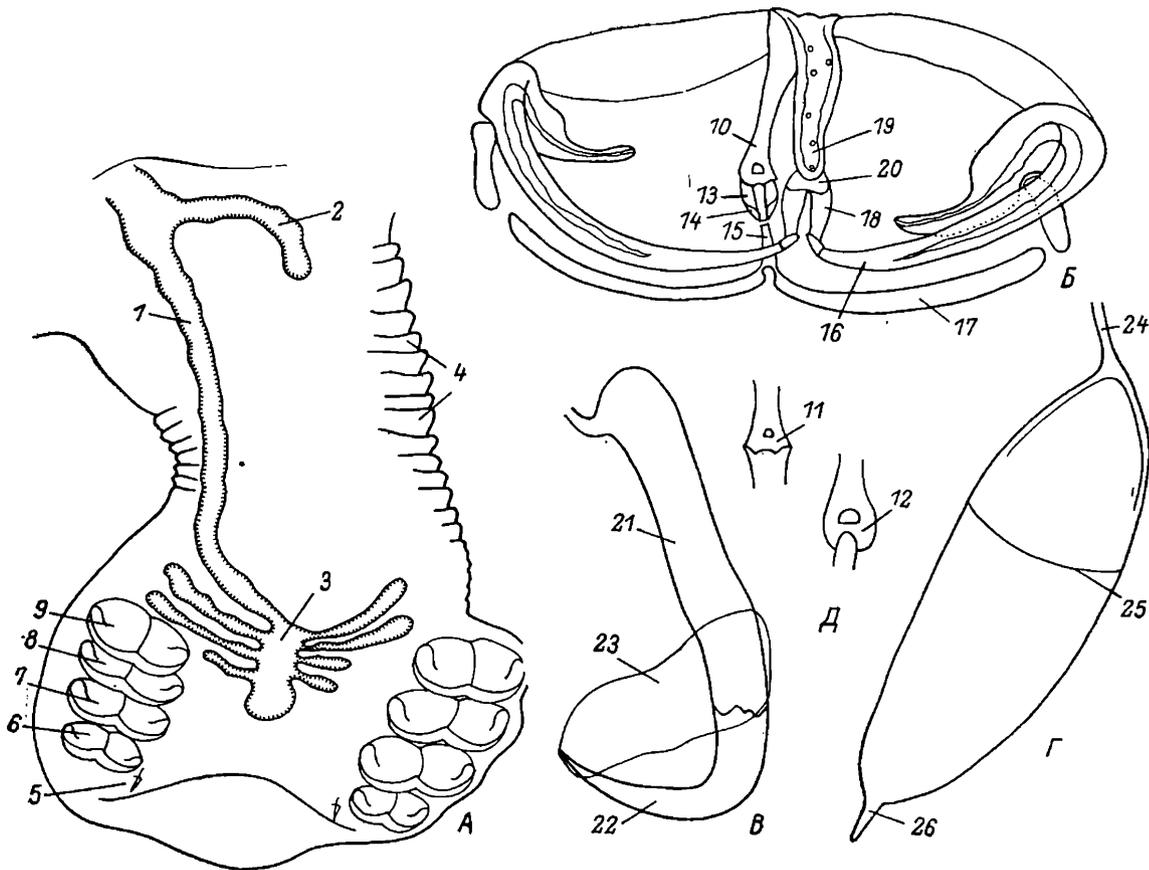


Рис. 2. Детали строения диплозоиды.

А — задняя часть тела, Б — прикрепительный клапан, В — срединный крючок, Г — яйцо. 1 — кишка, 2 — рудимент второй кишечной ветви, 3 — задняя часть кишки, 4 — складки вентральной поверхности, 5 — срединный крючок, 6 — клапан I, 7 — клапан II, 8 — клапан III, 9 — клапан IV, 10 — задний конец срединной пластинки, 11 — то же, срезанный под углом край, 12 — то же, закругленный край, 13 — передний дополнительный склерит, 14 — латеральные утолщения склерита, 15 — задний дополнительный склерит, 16 — передняя дуга клапана, 17 — задняя дуга клапана, 18 — склериты, соединяющие передний конец срединной пластинки с дугами клапана, 19 — передний конец срединной пластинки, 20 — трапециевидный вырост переднего конца пластинки, 21 — тело срединного крючка, 22 — острое крючка, 23 — связка, 24 — филамент яйца, 25 — шов крышечки, 26 — остроконечный вырост яйцевой скорлупы.

каждой стороны прикрепляются к респираторным складкам параллельно оси жаберных лепестков. Взрослые диплозоиды как бы сидят верхом на межлепестковой перегородке, что вынуждает их принимать наклонное положение. При этом ряды клапанов смещаются таким образом, что ряд, сдвинутый более вперед, прикреплен ближе к наружному краю лепестка, а сдвинутый назад — ближе к его внутреннему краю (рис. 3). Это явление асимметрии обеспечивается за счет подвижности клапанных выростов. На тотальных препаратах приходилось наблюдать настолько сильное смещение выростов с клапанами, что они располагались друг за другом (рис. 4). По мнению Оуэна (Owen, 1963a) и Бове (Bovet, 1967), асимметрия положения клапанных рядов вызывается тем, что продольная ось тела червей совпадает с направлением вентилирующего тока

воды и находится под углом в  $30-40^\circ$  по отношению к продольной оси жаберных лепестков.

Взрослые диплозоиды чаще всего прикрепляются к респираторным складкам жаберного лепестка с двух сторон его или к одинаковым сторонам двух жаберных лепестков одной полужабры (рис. 5).

У индийского рода *Neodiplozoon* многочисленные клапаны расположены вдоль заднего края тела, разделенного на две горизонтальные лопасти, а у африканского рода *Afrodiplozoon* лопасти заднего конца тела отсутствуют и клапаны в числе 8—10 пар лежат двумя рядами вдоль латеральных краев задней части тела червя.

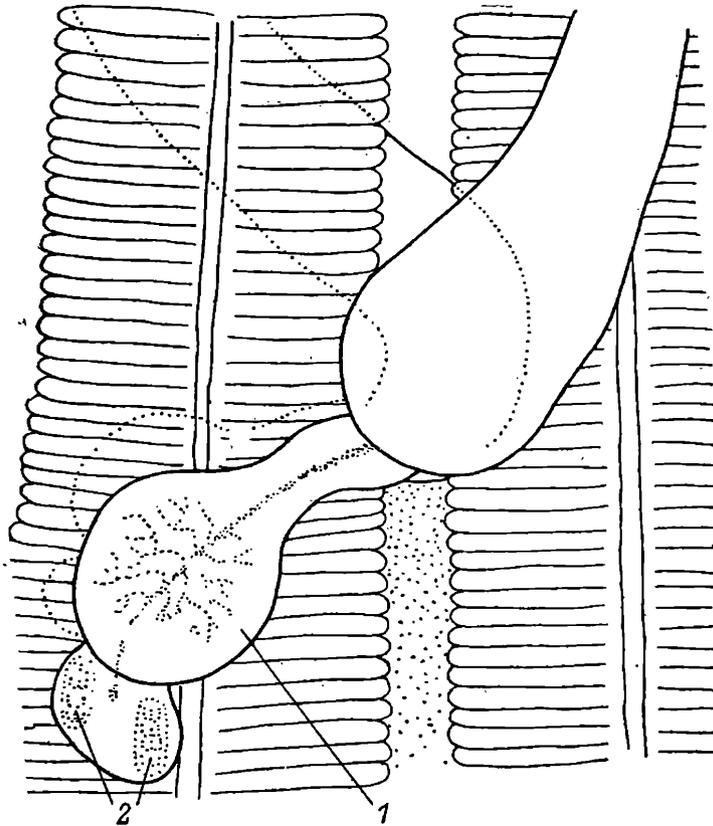


Рис. 3. Прикрепление *Diplozoon paradoxum* к жабрам леща.

1 — задняя часть тела червя, 2 — поля клапанов (по: Хотеновский, 1980).

Каждый прикрепительный клапан представляет собой чашевидное образование, отделенное от подстилающей его паренхимы базальной пластинкой. Аналогичная пластинка выстилает его с внешней стороны. С чашевидным образованием связана система склеритов, выполняющих роль скелета клапана.

По данным Бове (Bovet, 1967) и Шоу (Shaw, 1979a), стенки чашевидного образования состоят преимущественно из радиальных мышечных волокон, закрепленных между базальными пластинками. Гото (Goto, 1895), а также Ин и Спростон (Yin, Sproston, 1948) считали, что эти образования не сокращаются. Бове (Bovet, 1967) экспериментально доказал, что они могут сокращаться, способствуя созданию жесткости всей конструкции клапана.

Шоу (Shaw, 1979b, 1979c) исследовал возникновение и развитие клапанов моногеней. По его данным, первые признаки дифференциации стенок чашевидного образования возникают в области, заключенной между базальными пластинками. Стенки содержат многочисленные элек-

электронно-прозрачные пузырьки, которые мигрируют по направлению к месту возникновения склеритов. По мнению Шоу, эти пузырьки функционируют как переносчики протеинов, необходимых для образования склеритов. Последние на ранних стадиях представляют собой скопления пустотелых трубочек, между которыми располагается электронно-плотный материал. Дальнейший рост клапанных склеритов происходит путем

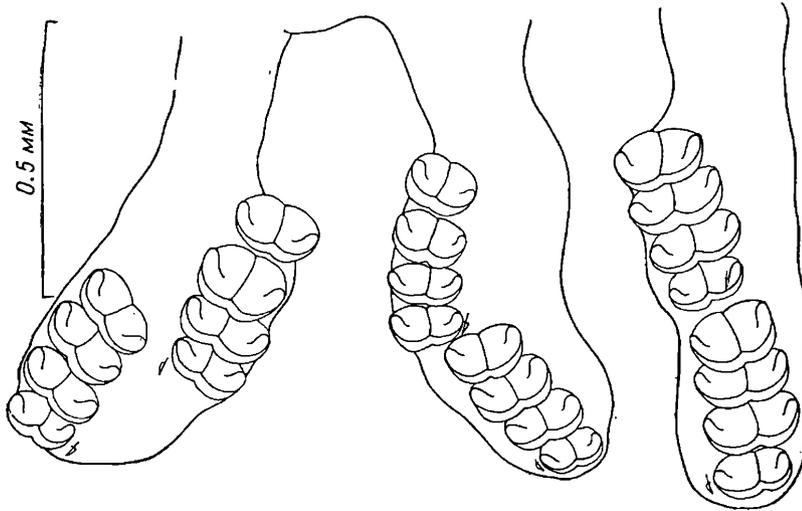


Рис. 4. *Paradiplozoon doi*. Изменчивость положения полей клапанов и формы задней части тела.

прибавления материала к их поверхности. По данным Лайонс (Lyons, 1966) и Рамалингама (Ramalingam, 1973), изучавших химический состав клапанных склеритов, составляющие их вещества не являются хитиноподобными, а состоят из склеропротеинов.

По нашим наблюдениям, в онтогенезе в области формирования клапанов первоначально возникает скопление клеток, окрашивающихся на препаратах более интенсивно по сравнению с окружающими клетками

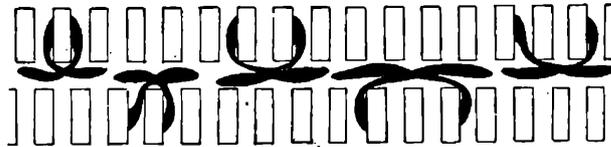


Рис. 5. Типы прикрепления взрослых диплозоидов к жабрам рыб. Схема (по: Bovet, 1967).

паренхимы (рис. 6). Затем среди этих клеток появляются отдельные склериты, из которых формируется маленький клапан, постепенно увеличивающийся за счет роста склеритов.

Б. Е. Быховский (1957) высказал предположение, что прикрепительные клапаны первых четырех пар закладываются на базе краевых крючьев, которые, возможно, входят в их состав. Исследованиями Лайонс (Lyons, 1966) установлено, что химический состав краевых и срединных крючьев отличается от состава склеритов клапанов. Данные Шоу (Shaw, 1979a, 1979b, 1979c) и других авторов говорят о том, что пути возникновения крючьев и клапанов различны. Эту точку зрения подтверждают и указанные выше наши наблюдения за особенностями формирования клапанов. Не вызывает сомнений, что возникновение клапанов — процесс самостоя-

тельный и вторичный по отношению к крючьям. Краевые крючья участия в нем не принимают.

Характерной чертой строения клапанов октомакрид является отсутствие разделения их задних дуг на отдельные склериты. Медианные концы передних дуг нередко несут дополнительные отростки, а задний конец срединной пластинки имеет различную форму у разных видов. Дуги клапанов и срединная пластинка могут быть покрыты мелкими шипиками.

По мнению Б. Е. Быховского (1957), одним из путей усложнения примитивного клапана является увеличение числа или размеров входящих в него склеритов. В ходе эволюции задняя дуга клапана диплозоид

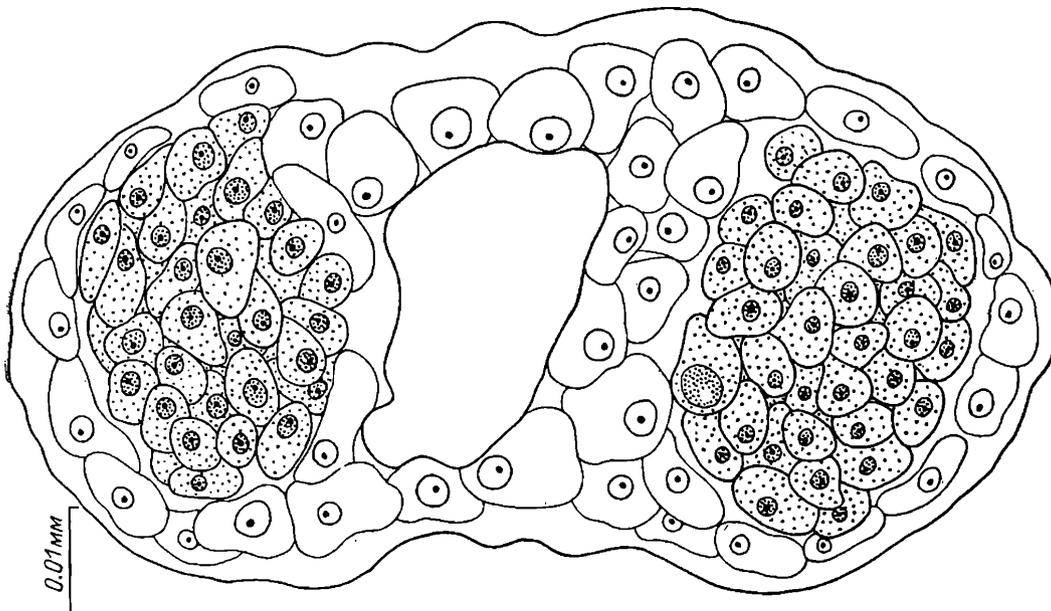


Рис. 6. *Paradiplozoon rutili*. Дипорпа. Скопление клеток в месте закладки клапанов. Поперечный срез.

разделилась на два склерита, дополнительные отростки медианных концов передних дуг истончились и превратились в гребень, расширение заднего конца срединной пластинки стабилизировалось по форме и размерам, на клапанах исчезли шипики. Строение клапанов октомакрид по сравнению с таковым у диплозоид, вероятно, следует считать более примитивным.

Общие сведения о строении прикрепительных клапанов диплозоид приведены в монографии Б. Е. Быховского (1957). Детали их строения были рассмотрены в одной из наших работ (Хотеновский, 1980). Срединная пластинка  $a^1$  (рис. 7, А) имеет в средней части внутреннюю полость, открывающуюся наружу мелкими отверстиями, расположенными в один или два ряда. Число их различно у разных видов. Передний конец пластинки соединяется со склеритами  $g$  передних дуг клапана небольшими склеритами  $h$ . Задний конец срединной пластинки образует небольшое расширение  $w$ , через которое проходит короткий канал. Эта часть срединной пластинки соединяется с передним дополнительным склеритом  $e$ . Последний соединен суженным на дистальном конце задним дополнительным склеритом  $f$ , играющим роль своеобразного шарнира. Форма допол-

<sup>1</sup> В целях унификации наименований мы обозначаем детали клапанов латинскими буквами.

нительных склеритов, переднего конца срединной пластинки и характер ее соединения с дугами клапана у разных видов может быть различным.

Дуги задней створки клапана состоят каждая из двух склеритов *c* и *d*, из которых медианный *d* очень хрупкий и на препаратах часто ломается. На поперечном срезе он имеет клювовидную форму и острым углом направлен в сторону противоположной створки клапана (рис. 7, Б). Латеральные концы склеритов *d* соединены подвижно со склеритами *c*, осуществляющими соединение дуг передней и задней створок клапана. Склериты *c* в проксимальной части утолщаются, изгибаются в направле-

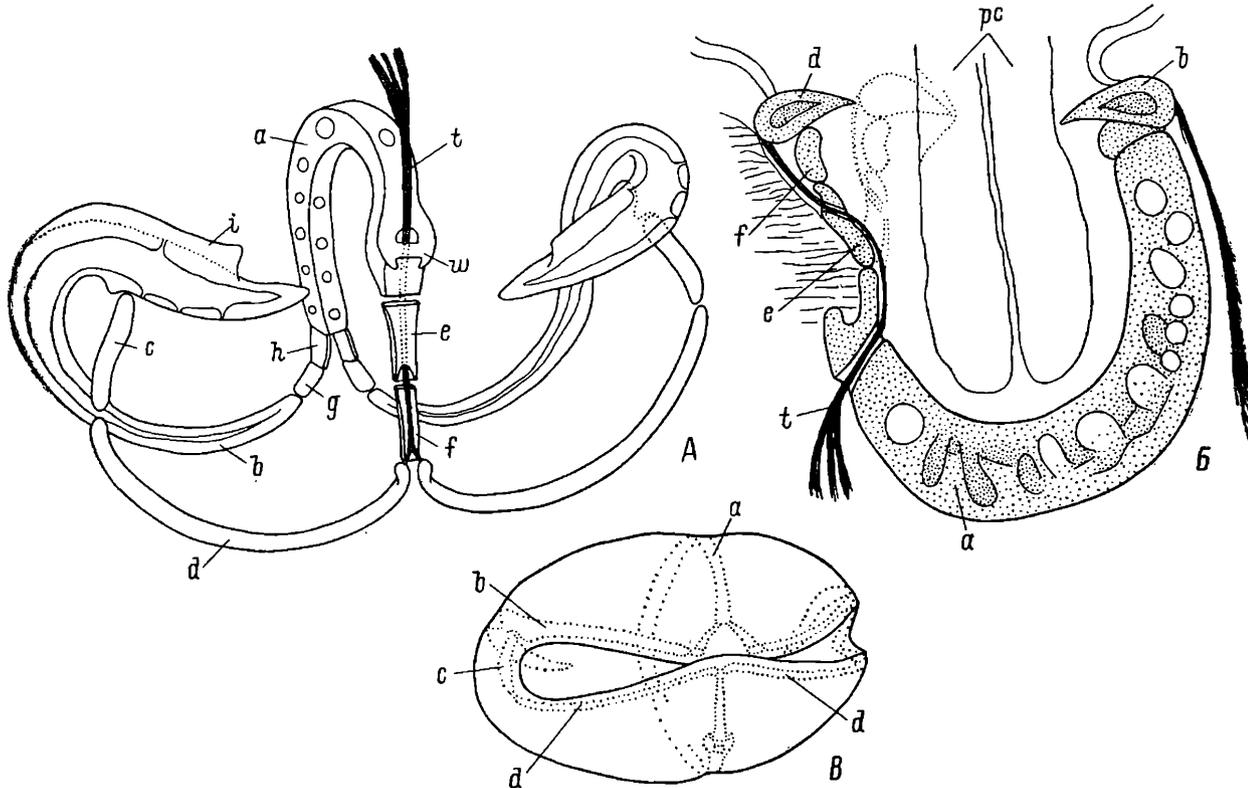


Рис. 7. Схема строения прикрепительных клапанов диплозоид.

А — строение клапана, Б — сагиттальный срез через клапан, В — закрытый клапан. *a-h* — склериты клапана, *i* — гребень, *t* — связка, *w* — расширение заднего конца срединной пластинки, *pc* — респираторные складки (по: Хотеновский, 1980).

нии срединной пластинки и заостряются на конце. В утолщенной части они имеют полость, открывающуюся наружу несколькими порами, и несут тонкий гребень *i*. Они соединены со склеритами *b* передней дуги эластичным сращением (рис. 8). Склериты *b* соединены с небольшими склеритами *g*, которые могут срастаться со склеритами *h*.

Через упомянутый выше канал заднего конца срединной пластинки проходит связка *t*, которая далее идет с внутренней стороны склерита *e*, имеющего на дистальном конце небольшой желобок. Через него связка выходит наружу и проходит вдоль склерита *f*, затем раздваивается и присоединяется короткими ветвями к дугам *d* задней створки клапана. Противоположный конец связки соединяется с приводящим мускулом, делящимся на три пучка. При их сокращении задняя створка клапана смыкается с передней (рис. 7, А, Б).

Оуэн (Owen, 1963b) описал у клапанов диплозоидов мускульное соединение склеритов *b* и *c*. Бове (Bovet, 1967) при исследовании клапанов диплозоид не обнаружил этих мышц. Мы также не установили их.