

На правах рукописи

МАКАРИКОВ
Арсений Анатольевич

**Цестоды семейства Hymenolepididae Perrier, 1897
(Cyclophyllidea) грызунов азиатской части России**

Специальность 03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2008 г.

Работа выполнена в лаборатории паразитоценологии и ихтиологии Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Гуляев Владимир Дмитриевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Федоров Константин Петрович
(Новосибирский государственный аграрный университет)

кандидат биологических наук, доцент
Аниканова Валентина Семеновна
(Институт биологии КНЦ РАН)

Ведущая организация: Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН (г. Москва)

Защита диссертации состоится 28 октября 2008 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН.

Отзывы на автореферат просим присылать по адресу: 630091, Россия, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Диссертационный совет.
Факс: (383)2170-973
e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН

Автореферат разослан: «18» августа 2008 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В настоящее время семейство Hymenolepididae насчитывает более 100 валидных родов, но только представители 12 из них паразитируют в грызунах (Спасский, 1954, 1992; Czaplinski, Vaucher, 1994; Georgiev, 2006), причем гименолепидиды доминируют в эндопаразитоценозах микромаммалий. До наших исследований гименолепидид грызунов, обнаруженных на территории России, относили к родам *Hymenolepis*, *Arostrilepis* и *Rodentolepis* (Определитель ..., 1978; Федоров, 1989; Gulyaev, Chechulin, 1997), либо к родам *Passerilepis* и *Limnolepis*, — облигатным паразитам птиц (Спасский, Спасская, 1960; Спасская, 1966; Спасский, Меркушева, 1967).

Несмотря на интенсивные паразитологические исследования млекопитающих, проводимые у нас в стране, видовое богатство Hymenolepididae и таксономическая структура этой группы цестод остаются слабо изученными. В многочисленных статьях и сводках имеются лишь фрагментарные данные об их видовом разнообразии (Скрябин, Матевосян, 1948; Schiller, 1952; Спасский, 1954; Токобаев, 1966; Ваг, Tenora, 1970; Hunkeler, 1984; Федоров, 1975, 1986; Tenora, 1999, 2003).

Последняя сводка «Keys to cestode parasites of vertebrates» (1994) содержит лишь диагнозы родов. Отечественный «Определитель гельминтов грызунов фауны СССР» (1978) составлен по устаревшим сводкам Скрябина, Матевосян (1948) и Спасского (1954) и основан на неполных и часто ошибочных сведениях, содержащихся в библиографических источниках конца XIX и начала XX столетий. Это привело к тому, что морфологические описания большинства гименолепидид оказались неполными, что затруднило их точную видовую диагностику и синонимию. Использование этого определителя в фаунистических исследованиях цестод грызунов часто приводит к неправильному определению гименолепидид. Очевиден поиск новых подходов к морфологическим критериям и связанных с ними переописаниями ранее выявленных в России видов.

Филогенетические отношения среди таксонов Hymenolepidoidea высокого ранга также слабо исследованы. Согласно наиболее разработанной системе надсемейства Спасского (1992а, 1992б, 1995) трехсемянниковые цестоды млекопитающих выделены в семейство Hymenolepididae, в котором цепни грызунов образуют подсемейство Hymenolepidinae Perrier, 1897, а паразиты насекомоядных обособлены в подсемейство Pseudhymenolepidinae Joyeux et Ваг, 1935. Подсемейство Hymenolepidinae рассматривается автором как монофилетическая группа, связанная своим происхождением с грызунами и эволюционировавшая параллельно с ними. Между тем, представление о монофилии Hymenolepidinae не согласуется с глубоким морфологическим сходством ряда таксонов подсемейства с Pseudhymenolepidinae и Aploraksinae, и, следовательно, остается дискуссионным.

Все это делает ревизию видового разнообразия и таксономической структуры гименолепидид грызунов приоритетной для развития систематики гименолепидоидных цестод.

Целью данной работы было изучение видового разнообразия, таксономической структуры, морфологической эволюции, филогении цестод семейства Hymenolepididae, паразитирующих у грызунов азиатской части России. При этом были поставлены следующие **задачи**:

1. Провести инвентаризацию видового богатства Hymenolepidinae грызунов азиатской части России.

2. Уточнить морфологические критерии видов, выполнив их полные морфологические описания.

3. Выявить таксономическую структуру Hymenolepidinae грызунов.

4. Исследовать филогенетические отношения таксонов данной экологической группы Hymenolepididae и реконструировать процесс колонизации грызунов представителями семейства.

Научная новизна. Получены новые данные о видовом разнообразии сем. Hymenolepididae — автохтонных паразитов грызунов фауны России. У грызунов России зарегистрировано 17 видов, относящихся к 8 родам. Описано 7 новых видов и обосновано 4 новых рода Hymenolepididae. Впервые обоснована важная роль симметрии копулятивных органов в таксономии гименолепидид. Показана необоснованность выделения таксонов цестод по приуроченности к той или иной таксономической группе хозяев. Доказано, что Hymenolepididae грызунов являются филогенетически неоднородной группой цестод, сформировавшейся в ходе колонизации грызунов представителями разных филумов семейства — Hymenolepidinae, Pseudhymenolepidinae, Aploparaksinae. Установлено, что подсемейство Hymenolepidinae включает невооруженных цестод грызунов, кротов и рукокрылых. Выявлены филогенетические связи трибы Rodentolepidini с гименолепидидами подсемейства Pseudhymenolepidinae — триба Rodentolepidini переведена в Pseudhymenolepidinae.

Теоретическая и практическая ценность работы. В работе впервые приводится обоснованный таксономический анализ Hymenolepididae грызунов фауны России. Описание новых видов, уточнение таксономического статуса и морфологических критериев известных видов расширяют возможности при проведении эколого-популяционных исследований. Полученные нами результаты могут быть использованы в курсе лекций зоологии беспозвоночных, спецкурсах по паразитологии в университетах и институтах.

Апробация работы и публикации. Материалы диссертации изложены на международной научно-практической конференции «Взаимовлияние народов России и Казахстана» (историко-культурологический аспект) (Павлодар, 2004); конференции «Осенние Зоологические Сессии памяти И.И. Шмальгаузена» (Новосибирск, 2004); II Межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2005); IV Всероссийском Съезде Паразитологического общества при РАН (Санкт-Петербург, 2008). По теме диссертации опубликовано 6 научных работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы. Содержание диссертации изложено на 179 страни-

цах машинописного текста. Работа проиллюстрирована 185 рисунками. Список литературы включает 148 работ, в том числе 69 на иностранных языках.

Благодарности. Автор искренне благодарен своему научному руководителю д.б.н. В.Д. Гуляеву за всестороннюю помощь, рекомендации и ценные советы, к.б.н. А.И. Чечулину, С.В. Коняеву за обучение методике сбора гельминтов. А также всем остальным сотрудникам лаборатории паразитологии и ихтиологии за поддержку и участие в выполнении работы. Особую признательность автор выражает д.б.н. К.П. Федорову, к.б.н. А.И. Чечулину и к.б.н. С.В. Карпенко, создавшим коллекцию гименолепидид грызунов азиатской части России, а также д.б.н. Н.Е. Докучаеву за предоставленный гельминтологический материал и помощь в определении грызунов. Автор признателен сотрудникам заповедников: Поронайский, Курильский и Уссурийский за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 02-04-49055; 02-04-49010).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История разработки зоологической системы семейства *Hymenolepididae* Perrier, 1897

Проанализированы основные литературные источники, посвященные систематике и морфологии *Hymenolepidinae*. Данное подсемейство, в составе которого Спасским (1991, 1992а, 1992б, 1995) выделены трибы *Hymenolepidini*, *Rodentolepidini*, *Sudarikovinini*, объединяет преимущественно цестод грызунов и рассматривается автором как монофилетическая группа, связанная своим происхождением с грызунами и эволюционировавшая параллельно с ними.

Глава 2. Материал и методы исследования

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы цестод семейства *Hymenolepididae* от грызунов Юга Западной Сибири и Дальнего Востока. Материал от грызунов Чукотки, Колымского нагорья, Охотского побережья, Шантарских о-вов передан д.б.н. Н.Е. Докучаевым (ИБПС ДВО РАН). Сборы гименолепидид грызунов Центрального Кавказа предоставлены С.В. Иржавским (Кабардино-Балкарский университет). Цестоды от полевок из Тюменской области получены от к.б.н. М.Г. Мальковой (Омский НИИ природно-очаговых инфекций). Кроме того, изучалась коллекция гименолепидид (680 препаратов) из зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН, собранная сотрудниками лаборатории паразитологии и ихтиологии с 1955 по 2002 гг. в следующих географических областях России: Кабардино-Балкарская Республика; Новосибирская обл.; Республика Алтай; Бурятия; Таймырский авт. округ; Якутия; Амурская обл.; Хабаровский край; Приморский край; Камчатка; о-в Кунашир. В данной работе использованы коллекционные материалы: К.П. Федорова;

А.И. Чечулина; С.В. Иржавского; В.И. Шахматовой; В.Д. Гуляева; С.В. Карпенко; А.В. Кривопалова; С.А. Корниенко (рис. 1).

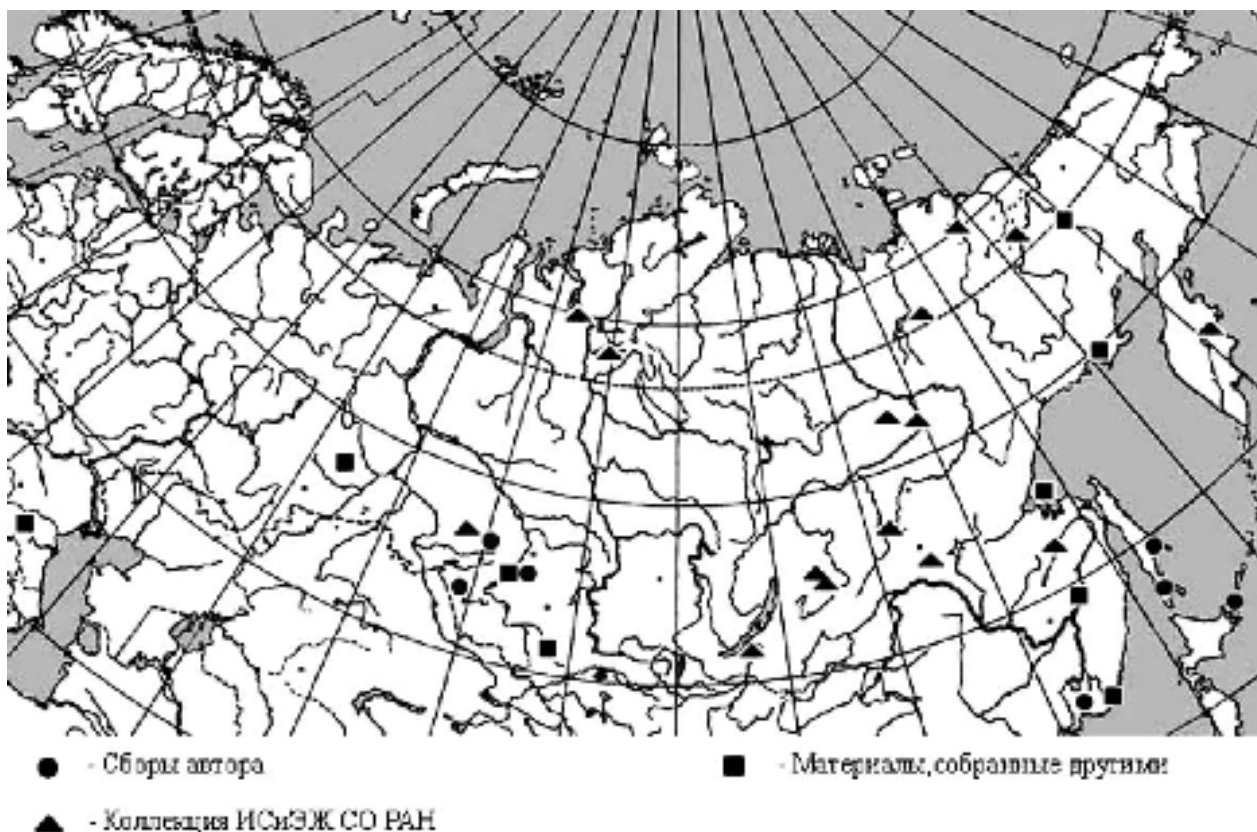


Рис. 1. Районы исследования цестод семейства Hymenolepididae от Rodentia

Географическое распространение гименолепидид грызунов составлено по собственным и литературным данным (Сулимов, 1947; Губанов, Федоров 1970; Сурков, Надточий, 1970; Егорова, Надточий, 1975; Определитель ..., 1978; Плещев, 1979; Чечулин, 1989; Федоров, 1975, 1989; Гуляев, Чечулин, 1996, 1997).

Места сбора Hymenolepididae приурочены к следующим физико-географическим районам России (Мильков, Гвоздецкий, 1969; Раковская, Давыдова, 2001; 2003): I. Кавказ, 1) Большой Кавказ, Северо-Кавказская провинция - Кабардино-Балкарская Республика: Зольский р-н, Урванский р-н, вскрыто 97 грызунов; II. Западная Сибирь, 2) Юг Западной Сибири, Барабинская провинция: Убинский р-н (деревня Лисьи Норки), вскрыто 75 грызунов; Кулундинская провинция: Карасукский р-н (Карасукский стационар ИСиЭЖ), вскрыто 223 грызуна; Туринско-тавдинская провинция: Ярковский р-н, вскрыто 105 грызунов; III. Северо-восток Сибири, 3) Юагирская обл. - среднее течение р. Омолон, вскрыто 36 грызунов, 4) Притихоокеанская обл. - г. Магадан, вскрыто 46 грызунов; IV. Корякско-Камчатско-Курильская страна, 5) Курильская обл., о. Кунашир (Курильский ГПЗ), вскрыто 26 грызунов; V. Амуро-Сахалинская страна, 7) Удско-Джагдинская обл.: Тугуро-Чумиканский р-н, о. Большой Шан-

тар, вскрыто 72 грызуна; 8) Приамурские равнины: Хабаровский р-н (г. Хабаровск), вскрыто 86 грызунов, Нижнеамурская обл.: Большехехцирский ГПЗ, вскрыто 298 грызунов; Уссурийский ГПЗ, вскрыто 38 грызунов; 9) Сихотэалинская обл.: Лазовский р-н, Лазовский ГПЗ, вскрыто 248 грызунов, Партизанский р-н (хр. Чандалаз), вскрыт 31 грызун; 10) Сахалинская обл.: о. Монохерон; п. Сокол; Поронайский ГПЗ, вскрыто 126 грызунов, и VI. Алтайско-Саянская страна, 11) Алтай - ТНПФ ИСиЭЖ (пос. Артыбаш), вскрыто 180 грызунов (см. рис. 1).

Вскрытие грызунов проводили по методу полного вскрытия отдельных органов (Ивашкин, Контримавичус, Назарова, 1971). Сбор гельминтов осуществлялся при помощи бинокулярной лупы МБС-10. Цестод фиксировали по общепринятым методикам (Дубинина, 1955; Mas-Coma, Galan-Puchades, 1991), обычно в 70% этаноле.

Изучение морфологии гименолепидид проводили на тотальных препаратах с помощью фазово-контрастного микроскопа Axiolab и светового микроскопа Axioskop 40 фирмы Zeiss. При приготовлении постоянных препаратов цестод окрашивали уксуснокислым гематоксилином Эрлиха, дифференцировали 0.2-0.5%-ным водным раствором железоаммонийных квасцов и спиртом, подкисленным ледяной уксусной кислотой. Затем червей обезвоживали в спиртах возрастающей крепости, просветляли в гвоздичном масле и заключали в канадский бальзам. Изучение хоботковых крючьев, вооружения копулятивных аппаратов и гексакантов проводили в жидкости Фора-Берлезе.

Рисунки выполнены с помощью фазово-контрастного микроскопа Axiolab с телесистемой Sony Donpisha. Размеры в описаниях цестод приведены в мм.

Глава 3. Цестоды семейства Hymenolepididae грызунов азиатской части России

3.1. Систематический обзор гименолепидид грызунов азиатской части России

В данной главе приведены описания 17 видов гименолепидид грызунов азиатской части России, в том числе 7 новых, согласно системе Hymenolepidinae, отражающей проведенные нами таксономические преобразования. Для каждого вида приводятся: историческая справка, распространение и дефинитивные хозяева. Приведены диагнозы надвидовых таксонов Hymenolepidinae грызунов: 2 подродов, 8 родов и 3 триб.

Семейство Hymenolepididae Perrier, 1897

Подсемейство Hymenolepidinae Perrier, 1897

Триба Hymenolepidini Perrier, 1897

Род *Hymenolepis* Weinland, 1858

Подрод *H.* (*Hymenolepis*) Weinland, 1858

H. diminuta Rudolphi, 1819

H. pseudodiminuta Tenora et al., 1994

- Подрод *H. (Hymenolepidoides)* subgen. n.*
H. megaloon (Linstow, 1901) comb. n.
Род *Arostrilepis* Mas-Coma et Tenora, 1997
A. macrocirrosa sp. n.*
A. tenuicirrosa sp. n.*
A. intermedia sp. n.*
A. microtis Gulyaev et Chechulin, 1997
A. beringiensis (Kontrimavichus et Smirnova, 1991)
Триба Sudarikovini Spassky, 1991
Род *Paraoligorchis* Wason et Johnson, 1977
P. skrjabiniana (Akhumian, 1947)
Триба Rodentolepidini Spassky, 1992
Род *Rodentolepis* Spassky, 1954
R. straminea (Goeze, 1792)
R. microstoma (Dujardin, 1845)
R. microcantha sp. n.*
Род *Pararodentolepis* gen. n.*
P. sinistra sp. n.*
P. nana (Siebold, 1852) comb. n.
Род *Interolepis* gen. n.*
I. ellobii sp. n.*
Семейство Aploraksidae Mayhew, 1925
Подсемейство Aploraksinae Mayhew, 1925
Род *Arvicolepis* Makarikov, Gulyaev et Chechulin, 2005*
A. transfuga (Spassky et Merkusheva, 1967)
Род *Relictolepis* Gulyaev et Makarikov, 2007*
R. feodorovi Gulyaev et Makarikov, 2007*

*– таксон описан впервые

3.2. Определительные таблицы Hymenolepididae грызунов азиатской части России

Приведены определительные таблицы триб, родов и видов, составленные на основе уточненных и дополненных морфологических характеристик.

3.3. Обоснование производимых таксономических преобразований

На территории азиатской части России нами зарегистрированы два представителя номинативного рода трибы Hymenolepidini Perrier, 1897 — *Hymenolepis* Weinland, 1858: *H. diminuta* (Rudolphi, 1819) и *H. pseudodiminuta* Tenora et al., 1994. В текст диагноза рода внесены следующие изменения. Сколекс невооруженный с рудиментарным хоботком (rhynchus), инвагинированным в железистое хоботковое влагалище. Ростеллюм (rostellum) полностью редуцирован. Вентральные экскреторные сосуды с анастомозами. Половые

поры правосторонние. Бурса цирруса с экстрамуральной мускулатурой. Циррус вооружен мелкими шипиками. Вагина с внутренней стороны выстлана ламеллами. Матка перфорированная, с многочисленными вентральными дивертикулами. Зрелая матка полностью заполняет членики, пересекая экскреторные сосуды, заходит в латеральные поля сегментов.

При изучении *H. megaloon* (Linstow, 1901) от сусликов установлен ряд существенных отличий от типичных *Hymenolepis*: яичник и желточник *H. megaloon* компактные, матка мешковидная, без дивертикул, не заходит за экскреторные сосуды, а только налегает на них. Учитывая аналогичное строение сколекса, гексакантов и топографию гонад этих видов, *H. megaloon* обособлен от типичных *Hymenolepis* в составе рода. Для него создан новый подрод *H. (Hymenolepidoides)* subgen. n.

В роде *Hymenolepis* (s. str.), после выделения из него видов от кротов в род *Talpolepis* Gulyaev et Melnikova, 2005: *T. peipingensis* Hsu, 1935; *T. scalopi* Schultz, 1939; *T. mogerae* Sawada et Koyasu, 1999, *T. dymecodontis* Sawada et Harada, 1990 (Гуляев, Мельникова, 2005), продолжают числиться не только паразиты грызунов (мурид и сусликов), но также ежей (*H. erinacei* Gmelin, 1790) и рукокрылых (*H. parva* Sawada, 1967; *H. odaensis* Sawada, 1968; *H. subrostellata* Sawada, 1970; *H. iriei* Sawada, 1972; *H. tsuzurasensis* Sawada, 1972 и др.). Для них характерно значительное морфологическое сходство с *H. diminuta* — типовым видом рода. Все они имеют сколекс с хоботковым влагалищем, преобразованным в железистый апикальный орган, диминутоидную топографию гонад (семенники расположены в ряд) и плотную склеротизированную наружную эмбриональную оболочку гексакантов. Кроме того, у них присутствуют анастомозы между вентральными сосудами. Поэтому выделение в трибу *Hymenolepidini* только цестод грызунов нам представляется необоснованным.

Ранее Мас-Кома и Тенора (Mas-Coma, Tenora, 1997) выделили из состава *Hymenolepis* (s. l.) цепней без следов хоботкового аппарата, с сетчатой маткой и эмбриофором с полярными отростками в род *Arostrilepis* Mas-Coma et Tenora, 1997. Его типовым видом избран *A. horrida* (s. l.), в действительности являющийся комплексом близких видов. Даже после выделения из него *A. beringiensis* (Kontrimavichus et Smirnova, 1991) и *A. microtis* Gulyaev et Chechulin, 1997 этот вид остается сборным (Контримавичус, 1991; Gulyaev, Chechulin, 1997). Нами были найдены еще три вида (*A. macrocirrosa* sp. n., *A. tenuicirrosa* sp. n., *A. intermedia* sp. n.) от полевков Сибири и Дальнего Востока, которых раньше определяли как *A. horrida* (s. l.), четко различающихся по форме и размерам присосок, по размеру и вооружению цирруса, анатомии внутренних органов.

Предложен новый диагноз *Arostrilepis*, основными признаками которого являются отсутствие следов хоботкового аппарата, правосторонние половые поры, захождение лабиринтной матки в латеральные поля членика, нерегулярное (дорсально и между) положение половых протоков относительно экскреторных сосудов, кольцевая мускулатура внутреннего семенного пузырька.

В составе рода *Arostrilepis* также числится вид *A. neurotrichi* (Rausch, 1962) от землеройкового крота *Neurotrichus gibbsii* (Baird, 1858) Северной Америки

(Mas-Coma et Tenora, 1997). Ранее эта цестода была избрана типовым видом рода *Corderolepis* Mas-Coma, 1982 (Mas-Coma, 1982). Однако, имея семяприемник трубчатого строения, матку, развивающуюся в среднем поле проглоттид, эта гименолепидида существенно отличается от типичных *Arostrilepis*. Поэтому мы восстанавливаем самостоятельность *Corderolepis* Mas-Coma, 1982. Значительное морфологическое сходство *Corderolepis* с *Arostrilepis* говорит о существующем родстве между ними, но наличие у *C. neurotrichi* ряда примитивных признаков (трубчатый семяприемник, матка, развивающаяся в среднем поле членика) свидетельствует о филогенетической древности этой цестоды по отношению к арострилеписам грызунов.

Род *Arostrilepis* как филогенетически близкий к *Hymenolepis*, мы числим в составе трибы *Hymenolepidini*.

Исследуя представителей трибы *Rodentolepidini* Spassky, 1992, объединяющей вооруженных цепней грызунов, мы установили, что ее номинативный род *Rodentolepis* Spassky, 1954 (Спасский, 1954, 1992; Czaplinski, Vaucher, 1994) является сборным таксоном, включающим в себя, по меньшей мере, 3 группы видов, каждой из которых может быть присвоен статус рода. Изучив морфологию типового вида рода *Rodentolepis* — *R. straminea* (Goeze, 1792), мы пришли к выводу, что к *Rodentolepis* (s. str.) относятся цепни с лабиринтной маткой, выходящей в латеральные поля проглоттид, правосторонними половыми порами, крицетоидными хоботковыми крючьями и семенниками, расположенными треугольником.

Вторая группа видов *Rodentolepis* (s. l.), у которых матка развивается в среднем поле члеников, фратерноидные хоботковые крючья, семенники, расположены в один ряд и левосторонние половые поры, была выведена нами в род *Pararodentolepis* gen. n., с типовым видом *P. sinistra* sp. n. от серой крысы. Существенно, что новый род отличается от *Rodentolepis* (s. str.) характером симметрии копулятивных органов. До настоящего времени этот признак не применялся в систематике циклофиллид.

Аналогичную морфологию мы обнаружили у космополитной цестоды *Rodentolepis nana* (Siebold, 1852), которую мы переводим в *Pararodentolepis*, после чего она получает обозначение *P. nana* (Siebold, 1852) comb. n.

К *Pararodentolepis* gen. n. морфологически близки гименолепидиды рукокрылых *Vampirolepis* Spassky, 1954 с типовым видом *V. skrjabinariana* (Skarbilovitsch, 1946). Они обладают подобным *Pararodentolepis* строением сколекса и стробилы, но четко дифференцированы от него правосторонними половыми порами. Морфологическое сходство *Pararodentolepis* и *Vampirolepis* указывает на филогенетическую близость этих гименолепидид от *Rodentia* и *Chiroptera*.

Нами также обнаружены вооруженные *Hymenolepidinae*, занимающие промежуточное положение между *Pararodentolepis* и *Rodentolepis*. Имея фратерноидные хоботковые крючья, матку, не выходящую за экскреторные сосуды, правосторонние половые отверстия, семенники, расположенные треугольником, они в то же время сохраняют примитивную организацию экскреторной системы. В некоторых члениках этих цестод присутствуют анастомозы между вен-

тральными экскреторными сосудами, что является признаком, указывающим на филогенетическую древность этих цепней по отношению к первым двум родам. На основе этого мы выделяем их в самостоятельный род и вид — *Interolepis ellobii* gen. et sp. n.

Эти три рода представляют единую филогенетическую ветвь гименолепидин. Об этом свидетельствует наличие общего для них типа хоботкового аппарата — защемляющего, стафилоцистоидного. Данный тип хоботкового аппарата был впервые описан для *Staphylocystis* Villot, 1883, паразитов землероек, а также свойственен *Vampirolepis* Spassky, 1954, от рукокрылых (Vaucher, 1971; Гуляев, 1998). На основании этого к трибе Rodentolepidini, помимо типового, мы относим три вышеуказанных рода.

Значительное морфологическое сходство *Rodentolepis* (s. str.), *Pararodentolepis* gen. n., *Interolepis* gen. n. и *Armadolepis* с цестодами насекомоядных (*Staphylocystis*) и рукокрылых (*Vampirolepis*) свидетельствует о родстве между ними. Поскольку наибольшим видовым разнообразием этой группы цестод обладают насекомоядные, можно предположить, что Rodentolepidini вторично освоили грызунов в процессе гостальной радиации. Вследствие очевидной филогенетической связи перечисленных родов вооруженных цестод грызунов, насекомоядных и рукокрылых мы включаем их в состав одной трибы Rodentolepidini, которую исключаем из подсемейства Hymenolepidinae и переводим в подсемейство Pseudhymenolepidinae.

Кроме Rodentolepidini у грызунов России паразитируют представители еще двух родов с вооруженным сколексом — *Arvicolespis* и *Relictolepis* (Макариков и др., 2005; Гуляев, Макариков, 2007). Однако последние имеют аплопараксоидный хоботковый аппарат с инвагинирующим конусом ростеллюма, вследствие чего хоботковые крючья инвертируются при втягивании хоботка. Поскольку тип хоботкового аппарата является признаком, маркирующим таксоны высокого таксономического ранга (Спасский, 1987; Vona, 1994), *Arvicolespis* и *Relictolepis* не могут находиться в трибе Rodentolepidini.

Типовой вид первого рода — *Arvicolespis transfuga* (Spassky et Merkusheva, 1967) от водяной полевки (*Arvicola terrestris* L., 1758) был выведен из *Limnolepis* Spassky et Spasskaja, 1954, паразитов куликов (Макариков и др., 2005). Вид *A. transfuga*, являясь специфичным паразитом грызунов (подсем. Microtinae), возник в процессе гостальной радиации гименолепидид лимнофильных птиц при освоении ими новой группы хозяев — грызунов. По этой причине мы включаем данный род в подсемейство Aploraksinae Mayhew, 1925.

Паразитирующая у полевок Дальнего Востока цестода *Relictolepis feodorovi* Gulyaev et Makarikov, 2007 (Гуляев, Макариков, 2007) обладает редким для гименолепидид сидячим хоботком с инвагинирующим ростеллюмом и хоботковыми крючьями в виде шипов розы. Филогенетические связи *R. feodorovi* пока не выявлены. По всей вероятности, ее предковые формы паразитировали в сухопутных птицах. Об этом свидетельствует склеротизированная плотная наружная эмбриональная оболочка гексакантов.

Триба *Sudarikovinini* Spassky, 1991 включает два рода многосемянниковых цестод — *Sudarikovina* Spassky, 1951 и *Paraoligorchis* Wason et Johnson, 1977, обладающих своеобразным набором признаков: апикальной железистой ямкой на сколексе, лабиринтной маткой, не заходящей за латеральные экскреторные сосуды. Дефинитивными хозяевами для этих паразитов являются беличьи (*Sciuridae*) и песчанки (*Gerbillinae*) Африки, Передней Азии и Индии (Гуляев, Чечулин, 1996). Представители трибы *Sudarikovinini* не регистрировались на территории России. Однако на юге и юго-востоке России следует ожидать присутствие *P. skrjabiniana* (Akhumian, 1947) от песчанок Передней Азии в местах проживания его дефинитивных хозяев (Соколов, 1977; Виноградов, Громов, 1984). Поэтому мы рассматриваем данный таксон в нашей работе.

Глава 4. Филогенетическая гетерогенность цестод грызунов

Представители 7 из 15 семейств циклофиллидных цестод паразитируют в грызунах — *Davaineidae*, *Hymenolepididae*, *Mesocestoididae*, *Catenotaeniidae*, *Dilepididae*, *Anoplocephalidae*, *Paruterinidae* (Czaplinski, Vaucher, 1994). Большая их часть, за исключением семейства *Catenotaeniidae*, которое объединяет исключительно паразитов грызунов, включают в круг своих дефинитивных хозяев представителей не только различных отрядов млекопитающих, но и из других классов позвоночных. Причем основное ядро видового богатства этих семейств находится за пределами отряда *Rodentia*. Следовательно, очевидно, что эти группы цепней не связаны своим происхождением с грызунами. Скорее всего, эти семейства сформировались в других группах животных, а грызуны приобрели эту паразитофауну в результате гостальной радиации этих гельминтов.

Реконструированы пути колонизации грызунов *Hymenolepididae*. Большую часть родов этого семейства (52) составляют цестоды птиц и, гораздо меньшую, — гельминты млекопитающих (40) (Czaplinski, Vaucher, 1994). Несмотря на то, что грызуны представляют собой самый обширный отряд млекопитающих по числу семейств (35), родов (355) и видов (1597) (Соколов, 1977), с учетом наших данных, они являются окончательными хозяевами лишь 15 из 40 родов гименолепидид млекопитающих. Такая относительно небольшая доля гименолепидид грызунов может быть связана с тем, что эта группа паразитов заимствована от других животных с более разнообразной фауной этих цестод.

Подсемейство *Hymenolepidinae* в понимании Спасского (1992а, 1992б, 1995) является гетерогенной группой, включающей в себя таксоны, резко отличающиеся между собой морфо-анатомическими и экологическими особенностями. Среди гименолепидид млекопитающих есть цестоды с вооруженным хоботком, с рудиментарным хоботковым аппаратом, а также формы, полностью утратившие последний. В свою очередь, у вооруженных цепней обнаруживаются два типа хоботкового аппарата: стафилоцистоидный (*Rodentolepis*, *Pararodentolepis*, *Interolepis* и *Armadolepis*) и аплопараксоидный (*Arvicolepis* и *Relictolepis*), схожий с таковым паразитов птиц (*Wardium*). Анатомия проглот-

тид гименолепидин также разнообразна. Форма и топография матки отличаются значительным разнообразием, в данном подсемействе представлено большинство типов маток, характерных для Hymenolepididae. Начиная от самой примитивной мешковидной (*Arvicolepis*), двукрылой (*Pararodentolepis*), лопастной (*Relictolepis*), более специализированной дивертикулярной с перфорацией (*Hymenolepis*) и лабиринтной (*Paraoligorchis*, *Rodentolepis*, *Arostrilepis*). В свою очередь, матка может располагаться в среднем поле, не пересекая экскреторные сосуды, и только налегать на них, а также выходить за их пределы, занимая всю проглоттиду целиком, и даже проникать в кортекс латеральных отростков.

С другой стороны, это подсемейство характеризуется значительной однотипной морфологией видов в рамках конкретных таксонов, (Voge, 1952; Schiller, 1952; Casanova et al., 2001). Морфологическое единообразие, дублирование по многим признакам близких видов в одном роде гименолепидин может быть связано либо с тем, что паразиты, находясь в схожих условиях, эволюционируют параллельно, либо с тем, что процесс видообразования в этой группе начался относительно недавно. Второе предположение нам кажется более убедительным, поскольку виды гименолепидин с очень схожей морфологией живут в широком спектре окончательных хозяев, что означает наличие больших различий в средах обитания паразита, как 1-го, так и 2-го порядка. Так, для цестод рода *Arostrilepis* дефинитивными хозяевами выступают грызуны подсемейства полевоочьих и беличьих (рис. 2). Представители этого рода характеризуются довольно однотипной морфологией с широким размахом внутривидовой изменчивости и перекрыванием значений по многим метрическим признакам (Schiller, 1952), поэтому эти виды долгое время входили в состав группы сборного вида *A. horrida* (s. l.). Таксоны хомяковых (*Clethrionomys*, *Lemmus*, *Microtus*, *Peromyscus*, *Eothenomys*), в которых паразитируют арострилеписы, сильно отличаются между собой по морфологическим и экологическим особенностям, что не могло не оказать влияние на дивергенцию гельминтов в филогенезе (Догель, 1962). По нашему мнению, это объясняется интенсивно идущим процессом видообразования и относительно недавней колонизацией гименолепидидами отряда Rodentia.

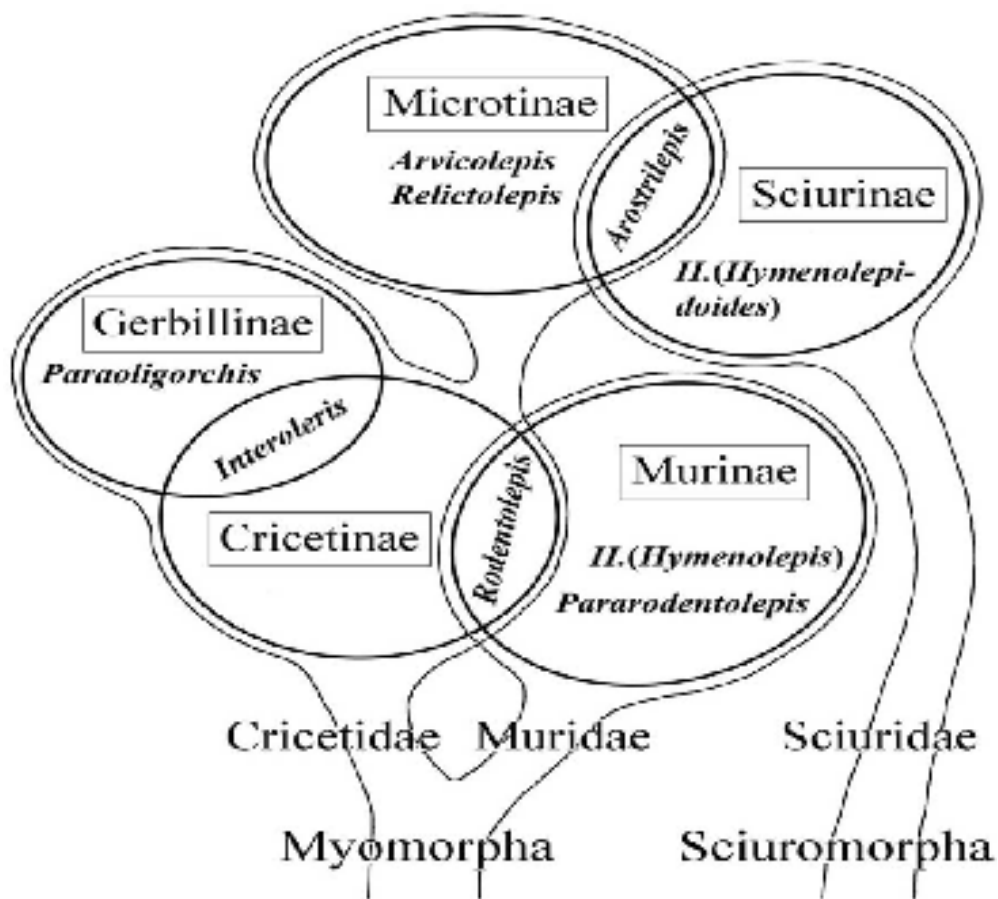


Рис. 2. Схема распределения представителей семейства Hymenolepididae в отряде Rodentia

При проведении сравнительного морфо-анатомического анализа гимнолепидид грызунов и цестод этого семейства от других систематических групп животных мы выявили филогенетические связи между ними, что позволило нам выстроить гипотетическую схему колонизации грызунов гимнолепидидами.

Невооруженные гимнолепидины грызунов представлены 2 родами трибы Hymenolepidini: *Hymenolepis* и *Arostrilepis*. Причем представители этих таксонов специализируются на разных группах грызунов; род *Arostrilepis*, паразитирует в основном у подсемейства полеvoчьих (Microtinae) и беличьих (Sciurinae), а *Hymenolepis* (s. str.) приурочен к мышинным (Murinae) (рис. 2). Однако наши исследования показали, что цестоды трибы Hymenolepidini паразитируют не только в грызунах, но и у насекомоядных (кротов, ежей) и у рукокрылых.

Hymenolepis (s. str.) объединяет цестод грызунов с невооруженным сколексом без хоботка, но сохранивших железистое хоботковое влагалище, диминутоидным расположением гонад, поперечными анастомозами между вентральными сосудами и дивертикулярной маткой (Спасский, 1992; Czaplinski, Vaucher, 1994; Mas-Coma, Tenora, 1997). Цестоды от кротов на основании асимметричного положения экскреторных сосудов и мешковидного строения матки выведены из *Hymenolepis* в *Talpolepis* Gulyaev et Melnikova, 2005 с типовым видом *T. peipingensis* (Hsu, 1935) (Гуляев, Мельникова, 2005). *Talpolepis* отличает-

ся от *Hymenolepis* (s. str.) еще и отсутствием экстрамуральной (наружной) мускулатуры бурсы цирруса.

Среди *Hymenolepis* — паразитов грызунов — только у *H. megaloon* Linstow, 1901 от сусликов (*Citellus*) отсутствует экстрамуральная мускулатура бурсы цирруса, и морфология матки аналогична таковой *Talpolepis*. Причем матка у этого вида содержит небольшое число гексакантов (не более 100), и, в отличие от типичных гименолеписов и *Talpolepis*, она закладывается и развивается в пределах среднего поля, лишь налегая на экскреторные сосуды. В связи с этим для *H. megaloon* мы создали подрод *H. (Hymenolepidoides)* subgen. n.

Промежуточное положение между *Hymenolepis* и *Talpolepis* занимает *H. erinacei* Gmelin, 1790 от ежей. У этой цестоды, как показали наши исследования, матка имеет такую же морфологию, как и у *T. peipingensis*, но асимметрия дорсальных экскреторных сосудов иная: поральный дорсальный сосуд проходит латеральнее вентрального, тогда как апоральные вентральный и дорсальный сосуды расположены друг над другом. В то же время у *H. erinacei*, как и у *Hymenolepis*, на поверхности бурсы цирруса развита экстрамуральная мускулатура. По этой причине *H. erinacei* нельзя отнести ни в род *Hymenolepis*, ни в род *Talpolepis*, предполагая, что он заслуживает выделения в самостоятельный род.

Исходя из того, что среди гименолепидин грызунов лишь *H. megaloon* сохранил морфологию, близкую к таковой цестод кротов и ежей, можно предположить, что, во-первых, гименолепидиды грызунов возникли в результате колонизации цестодами насекомоядных представителей отряда Rodentia, а во-вторых, род *Hymenolepis* (s. str.) возник вторично, после освоения примитивными *Hymenolepidini* семейства беличьих, а затем мышинных и отряда рукокрылых (рис. 3).

Род *Arostrilepis* своим происхождением, также как и *Hymenolepis*, по-видимому, связан с цестодами насекомоядных, а именно с невооруженными паразитами кротов — *Corderolepis neurotrichi* (Rausch, 1962) comb. n., имеющими аналогичное строение сколекса, стробилы и гексакантов. Наличие у *Corderolepis* примитивных признаков: трубчатого семяприемника и матки, развивающейся в среднем поле, не пересекая экскреторные сосуды, позволяет рассматривать его в качестве исходного для *Arostrilepis*.

Эти два рода являются наиболее прогрессивными и специализированными паразитами грызунов в подсемействе *Hymenolepidinae*. В их эволюции произошла утрата хоботкового аппарата (вооруженного хоботка), что было обусловлено избеганием иммунореактивности хозяина (Шульц, Гвоздев, 1970). Кроме того, изменилось строение их матки, обусловленное отбором на повышение плодовитости — матки выходят за пределы экскреторных сосудов и более сложно устроены (перфорированная дивертикулярная у *Hymenolepis* и лабиринтная у *Arostrilepis*).

Таким образом, в подсемействе *Hymenolepidinae* лишь два наиболее специализированных рода являются паразитами отряда Rodentia, тогда как наиболее примитивные таксоны паразитируют у кротов и ежей. Тем самым, пред-

ставление о возникновении Hymenolepidinae при освоении гиленолепидидами грызунов нам представляется ошибочным.

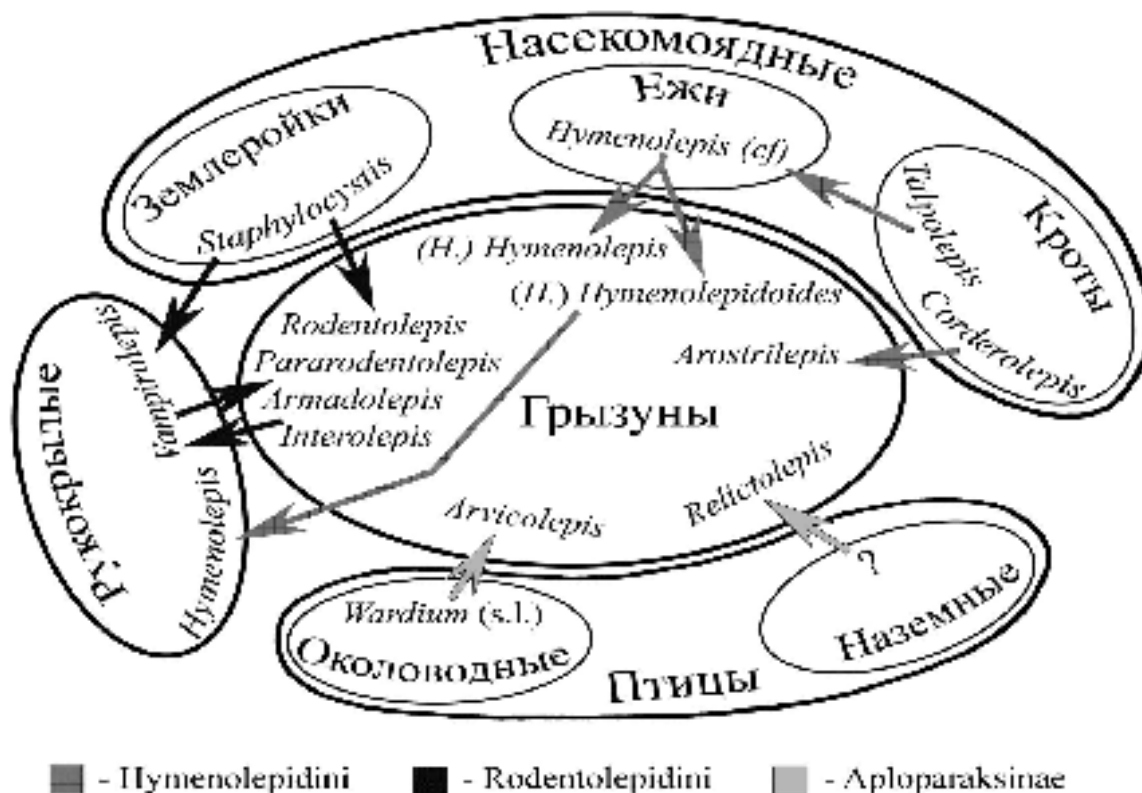


Рис. 3. Схема колонизации грызунов гиленолепидидами

Другой филум невооруженных Hymenolepididae представляет триба Sudarikovini. Данная триба отдифференцирована от Hymenolepidini рядом примитивных признаков: аполизия зрелых маточных члеников и расположение экскреторных сосудов рядом с латеральными пучками внутренней продольной мускулатуры, благодаря чему матка в течение своего морфогенеза не выходит за экскреторные сосуды (Гуляев, Чечулин, 1996). В свою очередь, эти признаки полностью утрачены у Hymenolepidini в процессе эволюции. По-разному у представителей этих триб протекала и редукция хоботкового аппарата. Если у судариковинин возникновение апикальной железистой структуры привело к полной редукции ростеллюма и хоботковой сумки, то у гиленолепидин апикальный орган сформировался на основе последней. Помимо морфологического своеобразия судариковинины имеют и четко выраженную экологическую специфику, паразитируя исключительно у хомяковых грызунов подсем. Gerbillinae, обитающих в аридных и семиаридных ландшафтах (рис. 2). Все это свидетельствует, по-видимому, о достаточно ранней дивергенции Sudarikovini от основания гиленолепидидного ствола. По своеобразному набору признаков представителей этой трибы пока не удастся выявить их филогенетические связи с другими гиленолепидидами.

У цепней со стафилоцистоидным хоботковым аппаратом трибы Rodentolepidini (*Rodentolepis* (s. str.), *Pararodentolepis*, *Interolepis*, *Armadolepis*, *Staphylo-*

cystis, *Vampirolepis*) отмечается похожая ситуация, как и у рассмотренных выше невооруженных гименолепидид. Наличие у всех этих таксонов одного типа хоботкового аппарата, а также сходство в строении маточных и гермафродитных проглоттид убеждает нас в том, что цепни от грызунов, насекомоядных и рукокрылых принадлежат к одной филогенетической линии. Особенно близки по морфо-анатомическому строению представители *Vampirolepis* и *Pararodentolepis*, из этого можно заключить, что между цестодами рукокрылых и грызунов происходили взаимные обмены.

Ядро таксономического разнообразия цестод трибы *Rodentolepidini* приурочено к паразитам землероек (Czaplinski, Vaucher, 1994), что позволяет рассматривать их в качестве исходных для остальных представителей трибы. Очевидно, что цестоды землероек с защемляющим хоботковым аппаратом (*Staphylocystis*) в ходе гостальной радиации освоили грызунов, и в результате коэволюции этой ветви гименолепидид и грызунов вторично возникли *Rodentolepis*, *Pararodentolepis*, *Interolepis* и *Armadolepis*.

Наиболее специализированным таксоном *Rodentolepidini* является *Rodentolepis*. По сравнению с другими родами трибы у его представителей матка более сложного строения (лабиринтная, выходит за экскреторные сосуды). При этом сама стробила относительно крупных размеров, с многочисленными проглоттидами, что обеспечивает высокую яйцепродукцию. Вследствие гостальной специализации произошло уменьшение рукоятки хоботковых крючьев. У типичных родентолеписов крючья очень мелкие, крицетоидного типа; с относительно тонким и коротким лезвием и длинным корневым отростком (Спасский, 1987). Такое вооружение хоботка обеспечивает менее травматическую фиксацию цестоды, практически не повреждая слизистую кишечника хозяина.

Другое направление специализации *Rodentolepidini* связано с упрощением жизненного цикла в связи с выпадением из онтогенеза стадии развития в беспозвоночном животном как промежуточном хозяине (*P. nana*). Позвоночное животное посредством аутоинвазии одновременно играет роль и промежуточного, и окончательного хозяина (Скрябин, Матевосян, 1948; Спасский, 1954; Macnich, 2001). При этом произошла минимизация стробилы и, как следствие, уменьшение числа продуцируемых яиц.

Гименолепидиды грызунов с аплопараксоидным типом хоботкового аппарата филогенетически связаны с цестодами птиц. Причем *Arvicolepis*, чей жизненный цикл протекает с участием остракод (Гуляев, Чечулин, в печати), произошел от паразитов околоводных птиц. В пользу этого говорит сходство в морфологии стробилы и строении фиксаторного аппарата с цестодами лимнофильных птиц (*Wardium* Mayhew, 1925, *Dicranotaenia* Railliet, 1982), что также подтверждено молекулярно-генетическими данными, полученными нами совместно с доктором В.В. Ткачом (Университет Северной Дакоты, США). Напротив, *Relictolepis*, исходя из строения гексакантов, по-видимому, тяготеет к примитивным гименолепидидам наземных птиц. Поэтому эти два рода мы перевели в подсемейство *Aploparaksinae* Mayhew, 1925.

Расширение гименолепидидными цестодами круга своих дефинитивных хозяев и адаптация к паразитированию в новых группах животных — грызунах стало возможным благодаря тому, что грызуны повсеместно распространены, обитают в самых разнообразных биотопах и имеют трофические связи со многими группами животных, являющимися промежуточными хозяевами гименолепидид. Совместное обитание грызунов с другими позвоночными животными, создает предпосылки к попаданию в первых личинок этих цестод. Из правила Эйхлера следует, что организмы, относящиеся к разным отрядам, но живущие в одном биотопе, питающиеся схожей пищей, имеют больше общих паразитов, чем филогенетически близкие хозяева, но обитающие в разных условиях (Догель, 1962). Это правило объясняет механизм перехода паразитов от одной группы позвоночных животных к другой.

Как известно, жизненные циклы большинства гименолепидид протекают с участием промежуточных хозяев, каковыми являются беспозвоночные животные (моллюски, кольчатые черви, членистоногие). Грызуны в основном являются фитофагами, среди них в меньшей степени присутствуют группы со смешанным типом питания или питающихся исключительно белковой пищей (Воронцов, 1967). Но даже при клетчатковом типе питания их рацион не ограничивается только растительной пищей, у разных групп в разной степени в рационе присутствует белковая пища, в которой значительная доля принадлежит беспозвоночным животным (Млекопитающие Якутии, 1971). Кроме того, мелкие беспозвоночные могут случайно проглатываться вместе с растительной пищей или при рытье нор (Airoldi, 1976). Таким образом, всеядность грызунов сыграла большую роль в развитии новых паразито-хозяйинных отношений с участием гименолепидид.

В отряде Rodentia представители подсемейства Murinae выделяются своей политрофностью. Смешанный тип питания напрямую отразился на строении их пищеварительной системы, которая совмещает в себе особенности пищеварительного тракта грызунов с клетчатковым и белковым типом питания (Воронцов, 1967). Этой их особенностью объясняется то, что в роде лесных мышей (*Apodemus*) встречаются представители всех 7 семейств циклофиллидных цестод, паразитирующих в грызунах. Кишечные паразиты животного напрямую зависят от характера его пищи, определяющей механический состав и химическую среду в их пищеварительном тракте и выступающей для них в качестве среды обитания 1-го порядка. У животных употребление одинаковых кормов приводит к сходному химизму кишечной среды, что создает условия для заселения одинаковыми паразитами (Догель, 1962). Поэтому, благодаря всеядности, лесные мыши являются не только облигатными хозяевами многих цестод, но также выступают в качестве «хозяев-ловушек» для неспециализированных на них ленточных червей. Так, нередко случаи паразитирования в лесных мышцах цестод облигатных паразитов воробьиных птиц из родов *Passerilepis* (Спасская, 1966) и *Polycercus* (Спаская, Спасский, 1977). Также в аподемусах неоднократно регистрировались взрослые стадии Mesocestoididae — паразитов хищных млекопитающих (Черткова, Косупко, 1978).

С другой стороны, сами гименолепидиды, колонизируя грызунов, адаптировались к изменившимся условиям; для снижения иммунного ответа хозяина на паразита произошла частичная или полная редукция хоботкового аппарата цестод (*Hymenolepis*, *Chitinolepis*, *Hymenandrya*, *Arostrilepis*), а также усложнение матки.

Таким образом, представление о гименолепидинах, как о монофилетической группе, возникшей в процессе освоения грызунов и эволюционировавшей параллельно с ними, противоречит фактам. Подсемейство Hymenolepidinae sensu Spassky, 1992, 1995 представляет собой гетерогенный конгломерат видов из родов с резко отличающимися между собой морфо-анатомическими и экологическими особенностями, поскольку составляющие его таксоны были заимствованы грызунами от различных групп животных. Тем самым попытки обоснования таксонов цестод по приуроченности к той или иной группе хозяев несостоятельны.

Принимая во внимание гетерогенность Hymenolepidinae sensu Spassky, 1992, 1995, в данном подсемействе мы оставляем лишь невооруженных цестод грызунов, кротов и рукокрылых с типовым родом семейства — *Hymenolepis*. Помимо гименолепидид насекомоядных (*Talpolepis*), которые филогенетически связаны с типовым родом, в его состав мы включаем *Arostrilepis*, *Chitinolepis* и *Hymenandrya* — паразитов грызунов. Вооруженных цестод трибы Rodentolepidini со стафилоцистоидным хоботковым аппаратом (*Rodentolepis*, *Pararodentolepis*, *Interolepis*, *Armadolepis*), которые были привнесены от насекомоядных и рукокрылых, мы переводим в подсемейство Pseudhymenolepidinae. Кроме данных таксонов к этой трибе также следует относить близкие к ним роды *Staphylocystis* от землероек и *Vampirolepis* от рукокрылых. Цепней с аплопаракоидным хоботковым аппаратом *Arvicolepis* и *Relictolepis*, филогенетически связанных гельминтами птиц, включаем в подсемейство Aploraksinae. Цестод с повышенным числом семенников и апикальной железистой ямкой на сколексе — *Sudarikovina* и *Paraoligorchis* относим к трибе Sudarikovini.

ВЫВОДЫ

1. Получены новые данные о видовом разнообразии Hymenolepididae грызунов фауны России. У грызунов азиатской части России зарегистрировано 17 видов гименолепидид относящихся к 8 родам. Описано 7 новых видов: *Arostrilepis macrocirrosa* sp. n.; *A. tenuicirrosa* sp. n.; *A. intermedia* sp. n.; *Interolepis ellobii* gen et sp. n.; *Pararodentolepis sinistra* gen et sp. n.; *Relictolepis feodorovi* Gulyaev et Makarikov, 2007; *Rodentolepis microcantha* sp. n. Обосновано 4 новых рода: *Relictolepis* Gulyaev et Makarikov, 2007; *Interolepis* gen. n.; *Pararodentolepis* gen. n.; *Arvicolepis* Makarikov, Gulyaev et Chechulin, 2005, и подрод: *H. (Hymenolepidoides)* subgen. n.

2. Уточнены и дополнены морфологические характеристики известных к настоящему времени видов семейства Hymenolepididae грызунов фауны Рос-

сии. Впервые обоснована важная роль симметрии копулятивных органов в таксономии гименолепидид, проявляющаяся в левосторонности или правосторонности половых атриумов. Впервые у циклофиллидных цестод (*Arostrilepis*) описан феномен нерегулярного прохождения половых протоков по отношению к экскреторным сосудам стробилы. Выявлен комплекс признаков, позволяющих более точно описывать морфогенез матки гименолепидид.

3. Проведена ревизия сборного рода *Rodentolepis* (s. l.). В составе рода сохранены виды с крицетоидными хоботковыми крючьями, коллароидным типом расположения семенников, правосторонними половыми порами и маткой, пересекающей экскреторные сосуды. *Rodentolepis nana* переведен в род *Pararodentolepis* gen. n., а *R. merionis* в род *Interolepis* gen. n.

4. Уточнен диагноз номинативного рода семейства — *Hymenolepis* (s. str.). Его представители обладают рудиментарным хоботком, инвагинированным в хоботковое влагалище, вооруженным циррусом, перфорированной маткой с многочисленными вентральными дивертикулами, пересекающей экскреторные сосуды. Для цестоды *H. megaloon*, имеющей матку без дивертикулов в среднем поле проглоттид, создан подрод *H. (Hymenolepidoides)* subgen. n.

5. Выявлены филогенетические связи трибы *Rodentolepidini* с гименолепидидами подсемейства *Pseudhymenolepidinae* — триба *Rodentolepidini* переведена в подсемейство *Pseudhymenolepidinae*.

6. Доказано, что *Hymenolepididae* грызунов являются филогенетически неоднородной группой цестод, сформировавшейся в ходе колонизации грызунов представителями разных филумов семейства — *Hymenolepidinae*, *Pseudhymenolepidinae*, *Arloparaksinae*. Показана необоснованность выделения таксонов цестод по приуроченности к той или иной таксономической группе хозяев. Подсемейство *Hymenolepidinae* включает невооруженных цестод грызунов, кротов и рукокрылых.

Список публикаций по теме диссертации

1. Макариков А.А., Чечулин А.И. Гельминты водяной полевки (*Arvicola terrestris*) Убинского района Новосибирской области // Материалы научно-практической конференции «Взаимовлияние народов России и Казахстана» (историко-культурологический аспект). - Павлодар, 2004. - С. 150-152.

2. Макариков А.А. Гельминты белых лабораторных мышей (*Mus musculus*) // Материалы конференции «Осенние Зоологические Сессии памяти И.И. Шмальгаузена». - Новосибирск, 2004. - С. 59-61.

3. Макариков А.А., Гуляев В.Д., Чечулин А.И. *Arvicolepis* gen. n. — новый род цестод грызунов и переописание вида *Arvicolepis transfuga* (Spassky et Merkusheva, 1976) comb. nov. (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) // Проблемы цестодологии. - С-Пб, 2005. - Выпуск 3. - С. 178-186.

4. Макариков А.А., Гуляев В.Д., Мельникова Ю.А. О филогенетической неоднородности гименолепидид грызунов // Материалы II межрегиональной

конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». - Новосибирск, 2005. - С. 124-126.

5. Гуляев В.Д., Макариков А.А. *Relictolepis* gen. n. — Новый род цестод (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) от грызунов Дальнего Востока и описание *R. feodorovi* sp. n. // Паразитология. - 2007. - Т. 32, № 6. - С. 399-405.

6. Макариков А.А., Гуляев В.Д. Видовое разнообразие и таксономия гименолепидид грызунов России // Материалы «IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при РАН». - Санкт-Петербург, 2008.