

На правах рукописи

КОНЯЕВ
Сергей Владимирович

Цестоды семейства Schistotaeniidae Johri, 1959
(Cyclophyllidea) Евразии

Специальность 03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2008

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)

доктор биологических наук
Корнева Жанетта Вячеславовна
(Институт биологии внутренних вод РАН)

Ведущая организация: Институт биологических проблем Крайнего Севера ДВО РАН (г. Магадан)

Защита диссертации состоится 28 октября 2008 года в 12 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: «___» сентября 2008 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Цестоды семейства Schistotaeniidae Johri, 1959 – специфические паразиты поганок (Podicipediformes), имеющие всесветное распространение. В мировой фауне известно 37 видов этой группы циклофиллид. При этом Евразия отличается наибольшим видовым разнообразием (31 вид) шистотениид (Рыжиков, Толкачева, 1981).

Сведения о специфической морфологии Schistotaeniidae, из-за которой их часто называют аберрантными цестодами, остаются до настоящего времени весьма противоречивыми. Это связано с тем, что, в отличие от типично гермафродитных цестод, эта уникальная группа облигатно бипарентальных циклофиллид утратила латеральное женское половое отверстие и приобрела общий вагинальный проток, связывающий членики стробилы (Рыжиков, Толкачева, 1981; Fuhrmann, 1932; Jones, 1994). Однако организация женских половых протоков Schistotaeniidae до сих пор остается наименее изученной.

Несмотря на более чем столетний период изучения Schistotaeniidae, представления о положении этой группы цестод в составе Cyclophyllidea, морфологических критериях таксонов подчиненного ранга, ее таксономической структуре, остаются неоднозначными. Одни авторы размещают шистотениид в ранге подсемейства в семействе Amabiliidae (Jones, 1994; Vasileva et al., 2004; 2004b), другие рассматривают их в качестве самостоятельного семейства (Спасский, 1992). При этом ни одно из этих таксономических действий не подкреплено достаточно весомыми сравнительно морфологическими исследованиями. Система Schistotaeniidae претерпела несколько ревизий (Рыжиков, Толкачёва, 1981; Спасский, 1992; Jones, 1994). Все они противоречивы. Причиной тому является то, что эти ревизии базировались не на изучении морфологии представителей таксона, а часто на устаревших литературных данных.

При этом подавляющее большинство описаний морфологии различных таксонов шистотениид ориентировано на традиционно используемые в систематике цестод признаки (число и размеры хоботковых крючьев, семенников, яичника и бурсы цирруса). Сведения же о морфологии женских половых протоков, организации сколекса носят фрагментарный характер. Между тем именно они характеризуют таксоны шистотениид разного ранга.

Очевидно, что дальнейший прогресс в изучении становления и эволюции семейства находится в прямой зависимости от использования идей и подходов эволюционной морфологии, рассматривающей филогенез таксона в форме адаптивного процесса. Это требует изучения морфофункциональных и морфоэкологических особенностей организации его представителей. Данный подход является основным в настоящей работе.

Целью наших исследований является изучение видового разнообразия, морфологии, таксономии и эволюции цестод семейства Schistotaeniidae Евразии. При этом были поставлены следующие **задачи**:

1. Провести инвентаризацию видового богатства Schistotaeniidae

2. Уточнить морфологические критерии таксонов изучаемой группы, на основе чего выявить таксономическую структуру семейства
3. Исследовать филогенетические отношения между таксонами всех рангов
4. Изучить становление и этапы преобразования основных морфологических структур в филогенезе группы.

Научная новизна. Проведена инвентаризация видового богатства семейства Schistotaeniidae Johri, 1959, паразитирующих у поганок Евразии. Получены полные морфологические характеристики 23 установленных видов, относящихся к 9 родам таксона, что составляет 70% палеарктической фауны этой группы цестод, 5 из которых установлены впервые, 5 видов семейства описаны в качестве новых, 1 вид впервые обнаружен у поганок Палеарктики.

Проведена ревизия семейства, результатом которой является кардинальная перестройка системы таксона. Обоснована самостоятельность семейства Schistotaeniidae, созданы 2 новые трибы (Tatriini tr. nov., Laterorchitiini tr. nov.) и 5 новых родов (*Isezhia* Gulyaev et Konyaev, 2004; *Decarabia* Konyaev et Gulyaev, 2005; *Mircia* Konyaev et Gulyaev, 2006; *Gelania* gen. n.; *Neoschistotaenia* gen. n.). Восстановлена видовая самостоятельность 3 видов шистотениид. Для 13 видов изменена таксономическая принадлежность. Пересмотрены и уточнены морфологические критерии всех таксонов групп семейства, рода и вида, составлены определительные таблицы.

Реконструированы становление и этапы преобразования общего вагинального протока в филогенезе шистотениид. Получены новые для эволюционной морфологии цестод выводы о гомологии структур общего вагинального протока (ОВП) шистотениид, об архаичности синусоидального ОВП, о возможности реверсии неправильного чередования половых атриумов в филогенезе цестод. Впервые исследована роль способов травматической копуляции в формировании морфо-биологического облика цестод.

Теоретическая и практическая ценность работы. Описание новых видов, уточнение таксономического статуса и морфологических критериев известных видов расширяют возможности при проведении эколого-популяционных исследований. Полученные результаты могут быть использованы в курсах лекций по паразитологии, гельминтологии, зоологии и эволюции беспозвоночных в университетах и пединститутах.

Апробация работы и публикации. Материалы работы были изложены на первой и второй Межрегиональных научных конференциях «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке» (Новосибирск, 2002, 2005), Сибирской Зоологической конференции (Новосибирск, 2004), Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика А.В. Иванова «Проблемы эволюционной морфологии животных» (Санкт-Петербург, 2006). По теме диссертации опубликовано 7 научных работ, одна из списка рецензируемых журналов, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы. Содержание диссертации изложено на 214 страни-

цах машинописного текста. Работа проиллюстрирована 161 рисунком. Список литературы включает 133 работы, в том числе 71 на иностранных языках.

Благодарности. Глубокую признательность автор выражает своему научному руководителю д.б.н. В.Д. Гуляеву за руководство и ценные советы. Автор выражает благодарность всем сотрудникам лаборатории Паразитологии и ихтиологии ИСиЭЖ СО РАН, особенно С.Н. Водяницкой за помощь в сборе материалов от поганок оз. Чаны, С.А. Корниенко за ценные советы и труд ознакомится с работой. Особую признательность автор выражает докторам Стиву Эптону и Эрику Хобергу за предоставленный материал из Национальной коллекции Соединённых Штатов и Канады от поганок Северной Америки. Автор признателен своим первым преподавателям паразитологии, научившим основам исследовательской работы и пробудившим интерес к научному поиску – д.б.н. К.П. Фёдорову и к.б.н. И.М. Зубаревой. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 02-04-48046).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История разработки зоологической системы *Schistotaeniidae*

Проанализированы литературные источники, посвященные систематике и морфологии *Schistotaeniidae*. Выявлен сборный характер некоторых родов и видов семейства.

Глава 2. Материалы и методы исследования

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы *Schistotaeniidae* от 78 экз. 5 видов поганок (*Podicipediformes*), обитающих на территории Южного Урала и Западной Сибири: малая поганка (*Tachybaptus ruficollis* (Pallas, 1764)), большая поганка (*Podiceps cristatus* (Linnaeus, 1758)), красношейная поганка (*P. auritus* Linnaeus, 1758), черношейная поганка *P. nigricollis* C.L. Brehm, 1831, серощёкая поганка (*P. grisegena* Boddaert, 1783). Кроме того, исследованы коллекции *Schistotaeniidae* лаборатории паразитологии Института систематики и экологии животных от поганок Южного Урала, оз. Байкал и Таджикистана (заповедника «Тигровая балка», Нурекского водохранилища), а также коллекционные материалы Гельминтологического музея Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, Музея ВИГИС, Музея гельминтологической лаборатории Чешской Республики, Музея паразитологии Мегуро (Япония) и Национальной паразитологической коллекции США и Канады.

Поиск гельминтов осуществлялся при помощи бинокулярной лупы МБС-10. Собранные гельминты фиксировались по общепринятым методикам (Дубинина, 1955; Волкова, Елецкий, 1982; Быховская-Павловская, 1985), обычно в 70% этаноле. Дальнейшая обработка собранных гельминтов проводилась в лабораторных условиях, при этом изучение морфологии и определение паразитов проводилось по постоянным препаратам. При изготовлении постоянных препаратов цестод окрашивали уксуснокислым гематоксилином Эрлиха и дифференцировали 0,2–0,5%-ным водным раствором железоаммонийных квасцов. Чер-

вей обезвоживали в спиртах возрастающей крепости (70%,80%,96%), просветляли в гвоздичном масле и заключали в канадский бальзам. Для изучения строения копулятивных аппаратов и вооружения хоботка цестод заключали в жидкость Фора-Берлезе.

Изучение морфологии цестод проводилось на тотальных препаратах с помощью бинокулярной лупы МБС-10, светового микроскопа Ergoval и фазово-контрастного микроскопа AxioLab. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 и на фазово-контрастном микроскопе AxioLab с помощью телесистемы Sony Donpisha. Все размеры в видовых описаниях червей приведены в миллиметрах.

При анализе географического распространения цестод подсемейства использовались также и литературные данные. Для изучения филогении был использован сравнительный материал от *Tachybaptus dominicus* (Linnaeus, 1766) с Кубы, *Podilymbus podiceps* (Linnaeus, 1758) из Северной Америки.

Глава 3. Цестоды семейства Schistotaeniidae

Всего в мире от поганок с учётом наших данных описано 37 видов Schistotaeniidae. Среди них 31 вид зарегистрирован на территории Евразии. У поганок Южной и Северной Америки отмечены: *Schistotaenia scolopendra*, *S. macrocirrus*, *Tatria appendiculata*, *T. duodecacantha*, *Laterorchites bilateralis*. Один вид *Gelania fuhrmanni* comb. n. описан от поганки из Восточной Африки. Общими для фаун Северной Америки и Евразии являются виды: *Neoschistotaenia srivastavai* comb. n., *Schistotaenia macrorhyncha*, *S. (Paraschistotaenia) colymba*, *T. biremis*, *T. gulyaevi*, *R. dubininae*, а для Евразии и Африки - *Joyeuxilepis biuncinata*.

3.1 Обоснование производимых таксономических преобразований

В наиболее разработанной системе цепней подотряда Acoleata Рыжикова и Толкачёвой (1981) представители Schistotaeniidae (s. str.) находятся в составе семейства Amabiliidae в подсемействах Schistotaeniinae и Diporotaeniinae

Семейство Amabiliidae (Braun, 1900)

Подсемейство Amabiliinae Johri, 1959

Род *Amabilia* Diamare, 1893

Подсемейство Diporotaeniinae Ryjikov et Tolkatscheva, 1975

Род *Diporotaenia* Spasskaja, Spassky et Borgarenko, 1971

Подсемейство Schistotaeniinae Johri, 1959

Род *Schistotaenia* Cohn, 1900

Род *Laterorchites* Fuhrmann, 1932

Род *Pseudoschistotaenia* Fotedar et Chishti, 1976

Род *Tatria* Kowalewski, 1904

Эта система в последующем была изменена А.А. Спасским (1992), который, не находя убедительных доказательств принадлежности подсемейств Diporotaeniinae и Schistotaeniinae (паразитов поганок) к одному семейству с *Ama-*

bilia Diamare, 1893 (паразитов фламинго), рассматривает Schistotaeniidae Johri, 1959 как самостоятельное семейство с двумя подсемействами Schistotaeniinae (типовое) и Diporotaeniinae. Спасский (1992) пересмотрел распределение родов в указанных подсемействах. Ниже мы приводим схему его представлений о системе таксона.

Семейство Amabiliidae (Braun, 1900)

Род *Amabilia* Diamare, 1893

Семейство Schistotaeniidae Johri, 1959

Подсемейство Schistotaeniinae Johri, 1959

Род *Schistotaenia* Cohn, 1900

Род *Pseudoschistotaenia* Fotedar et Chishti, 1976

Подсемейство Diporotaeniinae Ryjikov et Tolkatscheva, 1975

Род *Diporotaenia* Spasskaja, Spassky et Borgarenko, 1971

Род *Tatria* Kowalewski, 1904

Род *Joyeuxilepis* Spassky, 1947

Род *Laterorchites* Fuhrmann, 1932

Эти таксономические преобразования не нашли отражение в сводке «Keys to the cestodes parasites of Vertebrates» (1994), в которой Schistotaeniinae вместе с Amabiliinae объединены в семейство Amabiliidae.

Основной синапоморфией Schistotaeniidae, отличающей его от прочих Cyclophyllidea, в том числе и от Amabiliidae, служит вторичный общий вагинальный проток (ОВП), связывающий членики стробилы между собой. У представителей разных родов он имеет различную форму и строение. Выделяют два морфологических типа ОВП: синусоидальный и медианный (Рыжиков, Толкачева, 1978). Как показали наши исследования, первый характерен для *Diporotaenia*, *Tatria*, *Joyeuxilepis*, *Ryjikovilepis*, *Mircia*, *Decarabia*, *Gelania* gen. n. и *Neoschistotaenia* gen. n. Медианный вагинальный проток характерен для *Schistotaenia* (*Schistotaenia*), *S.* (*Paraschistotaenia*), *Laterorchites*. Причем синусоидальная форма ОВП у шистотениид является первичной (Гуляев, Коняев, 2002).

Ранее вагинальный проток у *Schistotaenia*, *Joyeuxilepis* и *Tatria gulyaevi* описывался как медианный (Рыжиков, Толкачева, 1981; Vasileva and all, 2002). Действительно, у первых двух родов семяприемники соседних члеников у этих цестод соприкасаются между собой (Рыжиков, Толкачева, 1981). Однако мы установили, что семяприемники этих цестод никогда не сообщаются друг с другом и перенос спермы осуществляется по общей синусоидальной «вагине» благодаря сохраняющимся латеральным протокам между семяприемниками. Ложный медианный проток этих шистотениид на самом деле является вторичной многокамерной вагиной, в которую, при копуляции вводится гипертрофированный циррус, пронзающий одновременно семяприемники нескольких члеников. Лишь у *Schistotaenia* и *Laterorchites* латеральные протоки между семяприемниками отсутствуют и есть настоящий медианный вагинальный проток, который, по-видимому, в каждой группе возник независимо.

Нами установлено, что представители подсемейств *Diporotaeniinae* и *Schistotaeniinae* четко различаются строением сложных (с хоботковым влагалищем) хоботковых аппаратов, что тесно связано с двумя различными способами фиксации в кишечнике птиц. Первый морфофункциональный тип характерен для *Schistotaeniinae* (s. str.) – *Schistotaenia* и *Neoschistotaenia* gen. n. Вопреки общепризнанным представлениям (Рыжиков, Толкачева, 1981) о наличии у них мощного толстого хоботка представители *Schistotaenia* (s. l.) имеют сидячий хоботок (rhynchus), расположенный на вершине крупного рострума, вооруженного крупными шипами. Кроме того, оказалось, что ростеллюм *Schistotaenia* и *Neoschistotaenia* gen. n. с инвагинирующим конусом, сращенным с апексом хоботка, благодаря чему при втягивании хоботка в хоботковое влагалище хоботковые крючья инвертируются. Напротив, у *Diporotaeniinae* имеется очень длинный и тонкий хоботок (rhynchus) с грибовидным апексом. Конус ростеллюма не срастается с апексом, при втягивании хоботка конус ростеллюма инвагинирует независимо от апекса, несущего крючья и поэтому хоботковые крючья не меняют своей ориентации.

Типовой род подсемейства *Diporotaeniinae* – *Diporotaenia*, имеет два наиболее ярких признака, отличающих его от представителей других родов, отнесенных Спасским (1992) к данному подсемейству. Прежде всего, это наличие метасколекса. Кроме того, у *Diporotaenia* на крае членика, противоположном мужской половой поре, сохраняется женский половой атриум, вследствие чего копуляция происходит в латеральном поле проглоттиды. Принимая во внимание кардинальные отличия этих двух групп, мы разделяем их на две самостоятельные трибы: *Diporotaeniini* (с типовым родом *Diporotaenia* Spasskaja, Spassky et Borgarenko, 1971) и *Tatriini* tr. nov. (с типовым родом *Tatria* Kowalewski, 1904). В составе *Tatriini* tr. nov. мы объединяем *Diporotaeniinae* с длинным хоботком с эвертильным пробоскусом и травматическим ведением цирруса в семяприемник через тегумент средней части членика.

Ознакомившись с препаратами *Laterorchites bilateralis* и уточнив его морфологию, мы рассматриваем, вслед за Спасским (1992), данный род в составе подсемейства *Diporotaeniinae*, но обособляем его в трибе *Laterorchitini* tr. nov. Наиболее существенными отличительными признаками трибы являются форма яичника, циркумовариальное расположение семенников, а также медианный вагинальный проток и неправильное чередование мужских половых пор.

В составе трибы *Tatriini* tr. nov. нами произведены следующие таксономические изменения. Выведение из состава рода *Tatria* инородных видов сделало последний мономорфной группой, объединяющей виды с ростеллоидным типом крючьев. Полный морфологический анализ *T. biremis*, *T. minor*, *T. appendiculata*, *T. duodecakantha*, *T. gulyaevi* были произведены Васильевой и др. (2003). Наиболее надёжный признак рода – ростеллоидная форма хоботковых крючьев. Крючья всех видов *Tatria* (s. str.) имеют длинное лезвие, прямые рукоятки почти той же длины, или немного длиннее первых, а также корневые

отростки, длина которых короче, чем лезвия. Мы пополняем данный род ещё одним видом – *Tatria vasilevae* sp. n. (syn.: *T. biremis* sensu Gulyaev, 1992).

Виды *Tatria* (s. l.) с аканторинхоидными хоботковыми крючьями ранее были переведены в род *Joyeuxilepis* (Гуляев, 1989). Однако до наших исследований *Joyeuxilepis* включал в себя гетероморфные виды, объединённые лишь по одному признаку – форме хоботковых крючьев.

В составе *Joyeuxilepis* Василевой и др. (Vasileva and all, 2004) указывается на наличие четырёх мономорфных групп: 1. *J. biuncinata* Joyeux et Baer, 1943, *J. octacantha* (Rees, 1973); 2. *J. decacantha* (Fuhrmann, 1913), *J. decacanthoides* Borgarenko et Gulyaev, 1991, *J. fimbriata* (Borgarenko, Spassky et Spasskaja, 1972); 3. *J. fuhrmanni* (Solomon, 1932), *J. acanthorhyncha* (Weld, 1855), *J. azerbaijanica* (Mathevossian et Sailov, 1963); 4. *J. pilatus* Borgarenko et Gulyaev, 1991.

Виды одной из них, *J. decacantha* (Fuhrmann, 1913), *J. fimbriata* (Borgarenko, Spasskaja et Spassky, 1972) и *J. decacanthoides* Borgarenko et Gulyaev, 1991, характеризуются функционально протандрическим типом развития половой системы проглоттид, субсферической формой медианного семяприемника, специфическим строением цирруса, парабазальное сферическое вздутие которого несет крупные крючья, обращенные лезвиями к вершине. Эти виды, по нашему мнению, являются отдельной ветвью Schistotaeniidae. Мы выделили их в род *Mircia* Konyaev et Gulyaev, 2006, типовым видом которого избран вид *Mircia shigini* Konyaev et Gulyaev, 2006 (Коняев, Гуляев, 2006).

Joyeuxilepis pilatus Borgarenko et Gulyaev, 1991, в отличие от прочих *Joyeuxilepis* имеет субсферический семяприемник, расположенный у заднего края членика (Боргаренко, Гуляев, 1991). При первоописании (Боргаренко, Гуляев, 1991) и в последующих описаниях *J. pilatus* (Гребень, Корнюшин, 2001; Vasileva et all, 2003б) протоки между семяприемниками соседних члеников стробилы не были обнаружены. Принимая во внимание ключевую роль морфологических изменений общего вагинального протока между семяприемниками в эволюции шистотениид (Гуляев, Коняев, 2002а), мы вновь исследовали морфологию женских половых протоков *J. pilatus*. Как показали наши исследования, субсферический, имеющий железисто-мышечные стенки, семяприемник *J. pilatus* расположен медианно у заднего края членика, как и у остальных шистотениид, имеется общий синусоидальный вагинальный проток между семяприемниками смежных члеников. Однако дополнительные женские протоки *J. pilatus* вторично изменены: смещение семяприемника к заднему краю членика вызвало координированное изменение формы общего вагинального протока, а женское половое отверстие и половой атриум были утрачены.

Морфологический тип женских половых протоков *J. pilatus* существенно отличается от такового *J. biuncinata* (Joyeux & Baer, 1943) - типового вида *Joyeuxilepis* (Боргаренко, Гуляев, 1990; Vasileva and all, 2003б). В отличие от субсферических семяприемников *J. pilatus*, продольно вытянутые семяприемники соседних члеников *J. biuncinata*, соприкасающиеся друг с другом, образуют медианный «суставчатый» ствол семяприемников. Причем семяприемники

соседних члеников напрямую друг с другом не сообщаются, перенос спермы между ними происходит по латеральному протоку. Кроме того, у *J. biuncinata* семяприемник имеет тонкую мембраноподобную стенку. Наконец, у *J. biuncinata* сохраняется рудиментарный женский половой атриум и женское половое отверстие (Боргаренко, Гуляев, 1990; Vasileva and all, 2003b). Помимо различий в строении женских половых протоков *J. pilatus* существенно отличается от *J. biuncinata* формой и вооружением цирруса (Боргаренко, Гуляев, 1990; Vasileva and all, 2003b). В связи с этим *J. pilatus* был выведен нами за пределы рода *Joyeuxilepis*, для него создан новый монотипический род *Decarabia* Konyaev et Gulyaev, 2005 (Коняев, Гуляев, 2005).

Виды с 14 хоботковыми крючьями – *J. acanthorhyncha* (Wedl, 1855), *J. azerbaijanica* (Mathevossian et Sailov, 1963), *J. fuhrmanni* (Solomon, 1932) – которые, образуют морфологически однородную группировку, отличаются от *J. biuncinata* также характером дополнительного вооружения хоботка и присосок, строением наружного семенного пузырька и семяприемников. Кроме того, у них очень специфично строение цирруса: в основании очень длинного цирруса имеется чашевидное базальное вздутие вооруженное, ассиметрично расположенными гетероморфными крючьями. Совокупность этих признаков четко отличает эту группу видов от типового вида *Joyeuxilepis*. По нашему мнению, эти виды принадлежат к самостоятельной ветви эволюции шистотениин. Мы выделяем их в самостоятельный род *Gelania* gen. n., типовым видом которого избираем *Gelania mrazeki* sp. n.

Таким образом, после разукрупнения рода *Joyeuxilepis* и выведения из его состава чужеродных видов, в составе рода осталось два близкородственных вида, имеющих сходную морфологию – *J. biuncinata*, *J. octacantha*.

В составе Tatriini tr. nov. нами был описан новый вид и новый род *Isezhia golovkova* Gulyaev et Konyaev, 2004. Уникальное сочетание морфологических признаков не позволило отнести эту цестоду ни к одному из известных родов семейства Schistotaeniidae. Среди них типовой вид рода *Isezhia* Gulyaev et Konyaev, 2004 по морфологии сколекса и полового аппарата проглоттид наиболее близок к роду *Gelania* gen. n. Однако *I. golovkova* существенно отличается от этих видов интрузией матки в латеральные отростки в процессе созревания проглоттид. С этим специфическим морфогенезом матки у описываемого вида связано формирование длинных языковидных латеральных отростков проглоттид, придающей стробиле своеобразный габитус (Гуляев, Коняев, 2004).

В составе подсемейства Schistotaeniinae мы сохраняем два рода: типовой – *Schistotaenia* Cohn, 1900 и *Pseudoschistotaenia* Fotedar et Chishti, 1976.

Номинативный род *Schistotaenia* включает два подрода (Рыжиков, Толкачёва, 1977) – *Schistotaenia* (*Schistotaenia*) и *S.* (*Paraschistotaenia*), которые отличаются характером чередования мужских половых пор. Нами установлено, что разные виды *S.* (*Paraschistotaenia*) образуют две обособленные группы, отличающиеся формой общего вагинального протока. У *S.* (*P.*) *srivastavai*, *S.* (*P.*) *jubileae*, *S.* (*P.*) *ershovi* (видовая самостоятельность последних двух видов нами восстановлена) обнаружены латеральные протоки между семяприемника-

ми, тем самым показано, что ОВП этих видов относится к синусоидальному типу. Кроме того, у *S. (P.) srivastavai* сохранён рудимент женского полового атриума в виде ампулообразного расширения у передней границы края членика.

Напротив, у типового вида *S. (Paraschistotaenia) - S. (P.) colymba* – нами доказано присутствие медианного общего вагинального протока. Медианный вагинальный проток характерен и для типового вида – *S. (Schistotaenia) - S. macrorhyncha* (Rudolphi, 1810). Поэтому виды *S. (P.) jubileae*, *S. (P.) srivastavai* Rausch, 1970 и *S. (P.) ershovi* (Mathevossian et Okorokov, 1959), имеющие правильное чередование половых атриумов и синусоидальный ОВП выведены за пределы *Schistotaenia*. Для них создан род *Neoschistotaenia* gen. n. с типовым видом *Neoschistotaenia jubileae* (Okorokov et Tkatshev, 1973) comb. n. К этому же роду мы относим *N. srivastavai* (Rausch 1970) comb. n и *N. ershovi* (Mathevossian et Okorokov, 1959) comb.n.

Таким образом, после произведённых таксономических преобразований род *Schistotaenia* (s. l.) включает себя виды с медианным вагинальным протоком. Виды, имеющие неправильное чередование половых отверстий составляют подрод *Schistotaenia*: *S. macrorhyncha* (Rudolphi, 1810); *S. indica* Johri, 1959; *S. macrocirrus* Chandler, 1948; *S. scolopendra* (Diesing, 1856). Подрод *Paraschistotaenia* включает три вида, имеющие правильное чередование пор – *S. (P.) colymba*, *S. (P.) rufi* (Sulgostowska, Korpaczewska, 1969) comb. n., *S. (P.) antipini* (Mathevossian et Okorokov, 1959) comb. n.. Для последнего обоснована видовая самостоятельность.

Мнение Джоунз (Jones, 1994), рассматривавшей *Pseudoschistotaenia* в качестве синонима *Schistotaenia* мы считаем ошибочным. Несмотря на неполное и часто неточное описание морфологии половой системы проглоттид типового вида – *Pseudoschistotaenia indica* Fotedar et Chishti, 1976 – морфология сколекса позволяет четко дифференцировать эти два рода. Согласно авторам вида (Fotedar et Chishti, 1976) хоботковые крючья *P. indica* аканторинхоидного типа, тогда как представители *Schistotaenia* имеют хоботковые крючья, по форме напоминающие таковые у Taeniidae. В кратком диагнозе рода *Pseudoschistotaenia* отмечено, что семяприемники сообщаются друг с другом, а хоботок, вооружен многочисленными (до 42) крючьями (Fotedar, Chishti, 1977). Большое количество крючьев и семенников, морфология половой системы сближают *Pseudoschistotaenia* с шистотениинами. Мы рассматриваем род *Pseudoschistotaenia* в составе подсемейства Schistotaeniinae, однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Положение двух видов *Tatria iunii* Korpaczewska et Sulgostowska, 1974 и *Tatria incognita* Spassky, 1992 требует дальнейших исследований. Первый из них, описан недостаточно полно, а второй обнаружен только в личиночной форме, что затрудняет их размещение в системе шистотениид. Однако, учитывая строение хоботкового аппарата, их размещение в подсемействе Diporotaeniinae мы считаем бесспорным.

После проведённых преобразований система семейства нам представляется в следующем виде:

СЕМЕЙСТВО SCHISTOTAENIIDAE JOHRI, 1959²

Подсемейство Schistotaeniinae Johri, 1959

Род *Schistotaenia* Cohn, 1900

Подрод *Schistotaenia* Ryjikov et Tolkatscheva, 1977

S. (Schistotaenia) macrorhyncha (Rudolphi, 1810)

S. (Schistotaenia) indica Johri, 1959

S. (Schistotaenia) macrocirrus Chandler, 1948

S. (Schistotaenia) scolopendra (Diesing, 1856)

Подрод *Paraschistotaenia* Ryjikov et Tolkatscheva, 1977

S. (Paraschistotaenia) colymba Schell, 1955³

S. (Paraschistotaenia) antipini Mathevossian et Okorokov, 1959^{2 3}

S. (Paraschistotaenia) rufi (Sulgostowska, Korpaczewska, 1969) comb. n.

Род *Neoschistotaenia* gen. n.¹

N. jubileae (Okorokov et Tkatshev, 1973) comb. n.^{2 3}

N. srivastavai (Rausch 1970) comb. n.³

N. ershovi (Mathevossian et Okorokov, 1959) comb. n.^{2 3}

Род *Pseudoschistotaenia* Fotedar et Chishti, 1976²

Pseudoschistotaenia indica Fotedar et Chishti, 1976

Pseudoschistotaenia pindchii Fotedar et Chishti, 1977

Подсемейство Diporotaeniinae Ryjikov et Tolkatscheva, 1975

Триба Diporotaeniini Ryjikov et Tolkatscheva, 1975

Род *Diporotaenia* Spasskaja, Spassky et Borgarenko, 1971

D. colymbi Spasskaja, Spassky et Borgarenko, 1971³

Триба Tatriini tr. nov.¹

Род *Tatria* Kowalewski, 1904

T. biremis Kowalewski, 1904³

T. minor Kowalewski, 1904³

T. vasilevae sp. n.^{1 3}

T. appendiculata Fuhrmann, 1908

T. duodecakantha Olsen, 1939

T. gulyaevi Vasileva et al., 2003³

Род *Joyeuxilepis* Spassky, 1947

J. biuncinata (Joyeux et Baer, 1943) Spassky, 1947³

J. octacantha Rees, 1973³

Род *Ryjikovilepis* Gulyaev et Tolkatscheva, 1987

R. dubininae (Ryjikov et Tolkatscheva, 1981) Gulyaev et Tolkatscheva, 1987³

Род *Decarabia* Konyaev et Gulyaev, 2005.¹

D. pilatus (Borgarenko et Gulyaev, 1991) Konyaev et Gulyaev, 2005³

Род *Gelania* gen. n.¹

G. mrazeki sp. n.^{1 3}

G. tolkatschevae sp. n. ^{1 3}

G. acanthorhyncha (Weld, 1855) comb. n.

G. azerbaijanica (Mathevossian et Sailov, 1963) comb. n.

G. fuhrmanni (Solomon, 1932) comb. n.

Род *Mircia* Konyaev et Gulyaev, 2006 ¹

M. shigini Konyaev et Gulyaev, 2006^{1 3}

M. decacantha (Fuhrmann, 1913) Konyaev et Gulyaev, 2006 ³

M. decacanthoides (Borgarenko et Gulyaev, 1991) Konyaev et Gulyaev, 2006 ³

M. fimbriata (Borgarenko, Spassky et Spasskaja, 1972) Konyaev et Gulyaev, 2006 ³

M. uralensis (Gulyaev, 1989) Konyaev et Gulyaev, 2006 ³

Род *Isezhia*, Gulyaev et Konyaev, 2004 ¹

I. golovkovaе Gulyaev et Konyaev, 2004 ^{1 3}

Триба Laterorchitiini tr. nov.

Род *Laterorchites* Fuhrmann, 1932

L. bilateralis Fuhrmann, 1932

Виды incerto sedis

Tatria iunii Korpaczewska et Sulgostowska, 1974

Tatria incognita Spassky, 1992 ³

¹ – таксон описан впервые

² – самостоятельность таксона восстановлена

³ – вид, зарегистрированный нами на территории Евразии

3.2 Систематический обзор семейства Schistotaeniidae Johri, 1959

Данная глава содержит уточненные и дополненные описания, оригинальные рисунки 22 видов шистотениид поганок Евразии. Для каждого вида приводится историческая справка, распространение и круг дефинитивных хозяев. Приведены диагнозы, определительные таблицы подсемейств, триб, родов, подродов и видов, составленных на основе уточнённых и дополненных морфологических характеристик Schistotaeniidae мировой фауны.

Глава 4. Перестройки организации в эволюции шистотениид

4.1 Прикрепительный аппарат

У Schistotaeniidae выявлены два основных морфо-функциональных типа сложных (с хоботковым влагалищем) хоботковых аппаратов, что тесно связано с двумя различными способами фиксации в кишечнике птиц.

Первый характерен для Schistotaeniinae - *Schistotaenia* и *Neoshistotaenia* gen. n. Вопреки общепризнанным представлениям (Рыжиков, Толкачева, 1981) о наличии у них мощного толстого хоботка представители этих родов имеют сидячий хоботок (rhynchus), расположенный на вершине крупного эвертильного рострума, вооруженного крупными шипами. Мышечная стенка хоботкового влагалища прикреплена к ростеллюму около корневых отростков хоботковых крючьев. В стенке хоботкового влагалища преобладают наружные продольные мышцы, слой кольцевых мышц слабо развит и выклинивается в передней части

органа. Ростеллюм мешковидного типа со слабо развитой стволовой частью. Он сращен с апексом хоботка ростеллюм. При изучении цистицеркоидов (аскоцерков) и половозрелых форм *N. jubileae* и *S. (P.) colymbi*, впервые установлено, что апекс хоботка способен инвагинировать, в результате чего хоботковые крючья при втягивании хоботка принимают инвертированное положение. Весь внутренний объем ростеллюма заполнен интаростеллярными мышцами. Многочисленные ретракторы ростеллюма прикрепляются к дну хоботкового влагалища. Железистые структуры хоботкового влагалища хорошо развиты. Внутренние продольные мышцы стробилы прикрепляются ко дну хоботкового влагалища. При травматической анкерной фиксации сколекса *Schistotaeniinae* инвертированные хоботковых крючья лезвиями вонзаются в ткани кишечника хозяина и по вращательной траектории разрывают их, благодаря чему обеспечивается глубокое заякоривание передней части сколекса в стенке кишечника.

Напротив, у всех без исключения *Tatriini* tr. nov. хоботок (*rhynchus*) аканторинхоидного типа (Гуляев, 1990). Эвертильный пробоскус хоботка длинный, с грибовидно расширенным апексом. Передняя часть пробоскуса вооружена шипами или дополнительными крючьями. Рострум не эвертильный. Стенка хоботкового влагалища прикрепляется к основанию пробоскуса. Ростеллюм мешковидный, с грибовидно расширенным конусом и длинным стволовым отделом. Конус ростеллюма не срастается с апексом хоботка. Поэтому при втягивании хоботка конус ростеллюма инвагинирует независимо от апекса хоботка, несущего хоботковые крючья, а хоботковые крючья не меняют своей ориентации. Интаростеллярные мышцы имеются только в конусе ростеллюма, его ствол заполнен ростеллярными железами. Имеются четыре обособленных пучка ретракторов ростеллюма. Внутренние продольные мышцы стробилы прикрепляется к присоскам. Травматическая фиксация сколекса *Tatriini* tr. nov. существенно отличается от таковой *Schistotaeniinae*. Ведущая роль при этом принадлежит эвертильному вооруженному пробоскусу хоботка. Хоботковые крючья, разведенные расширенным конусом ростеллюма, лишь фиксируют хоботок в стенке кишечника.

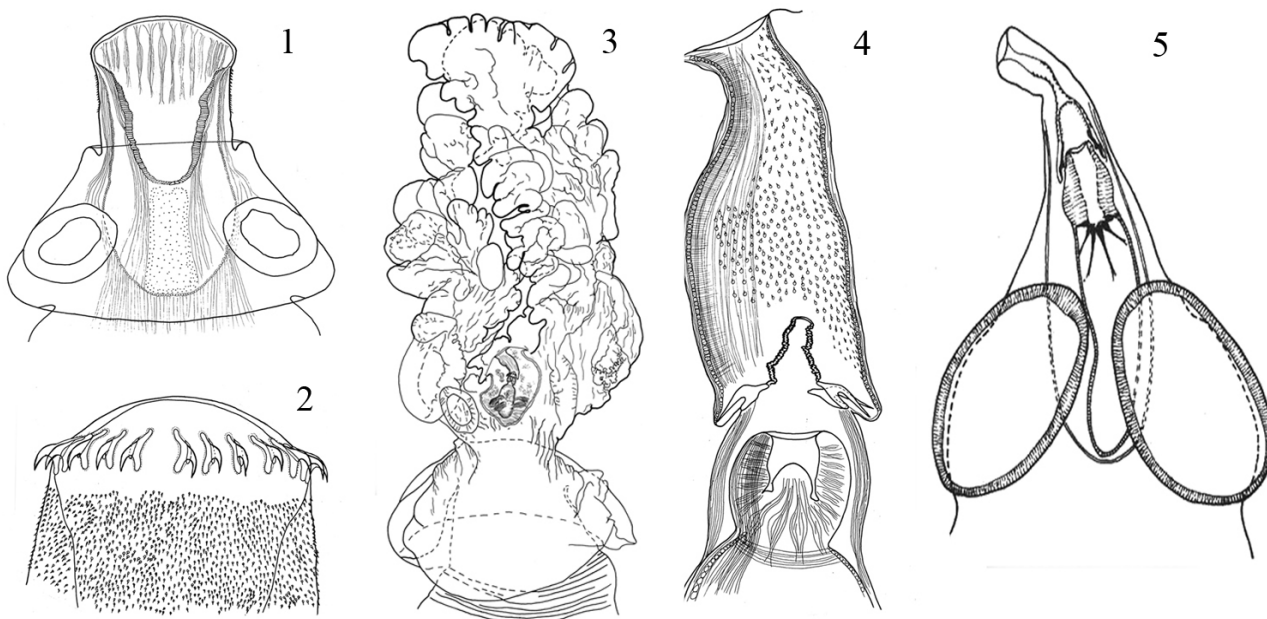


Рис.1. Хоботковые аппараты Schistotaeniidae: 1, 2 - *Schistotaenia srivastavai* (1) – сколекс, (2) – апекс хоботка; 3,4 - *Diporotaenia colimbi* (3) – сколекс, (4) – втянутый хоботок; 5 – сколекс *Tatria gulyaevi*

Сложный хоботковый аппарат Schistotaeniinae несет в себе ряд черт общих с аплопаракоксидным сложным хоботковым аппаратом, свойственных примитивным цестодам подотряда Hymenolepidata. В тоже время, морфологическая связь хоботкового влагалища этих шистотениид с ростеллюмом, а не с кожно-мышечным мешком сколекса, позволяет рассматривать этот морфофункциональный тип к качеству наиболее примитивного среди сложных хоботковых аппаратов цепней. Очевидно, что аканторинхоидный хоботковый аппарат *Tatria* и близких цестод, обнаруживая черты специализации, возник вторично.

4.2 Становление и основные направления преобразования общего вагинального протока в филогенезе Schistotaeniidae

Женский и мужской копулятивные аппараты шистотениид в процессе эволюции претерпели координированные изменения, сформировавшие специфический облик морфологии представителей семейства. Эти перестройки, в свою очередь, обусловлены переходом группы к облигатной бипарентальной копуляции. В отличие от автогамных эугермафродитных цепней, оплодотворение которых требует большей частоты копуляций (Гуляев, 2002), у шистотениид, благодаря возникновению общего женского полового протока, достигается одновременное оплодотворение группы фертильных члеников стробил, что существенно уменьшило частоту копуляций. Тем самым при становлении и эволюции шистотениид реализован специфический способ группового оплодотворения проглоттид.

У большинства цестод семейства Schistotaeniidae, в отличие от прочих циклофиллидных цестод, имеется вторичный общий вагинальный проток, связывающий фертильные женские членики стробилы (Рыжиков, Толкачева,

1981). Причем в различных таксонах семейства этот проток имеет различную форму и строение. Выделяют два основных его морфологических типа: синусоидальный и медианный. Первый характерен для всех без исключения *Diporotaeniinae* и *Neoschistotaenia* gen. n. (*Schistotaeniinae*), второй, – для *Schistotaenia* (*Schistotaeniinae*) и *Laterorchites* (*Diporotaeniinae*). Кроме того, существует значительное морфологическое разнообразие синусоидального вагинального протока среди *Diporotaeniinae*. В связи с этим исследованы причины, механизмы его возникновения и основные этапы и направления его преобразования в филогенезе группы.

Существенное значение для этого имеет представление о гомологии апорального дополнительного протока от семяприемника вагине *D. colymbi* (Гуляев, 1992), а также то, что данные о существовании у шистотениин рудиментарной вагины, слепо оканчивающейся у бурсы цирруса, не подтвердились. У всех изученных нами представителей подсемейства латеральная дугообразная часть вагины сливается с вагиной соседних члеников. Слепо у них оканчивается противоположный «апоральный» дополнительный проток. Причем этот отдел вагины, как и bursa цирруса, подходит к краю членика, между экскреторными сосудами. Эти данные позволяют предположить, что шистотениины произошли от цестод, у которых вагина открывалась на противоположном мужскому половому отверстию крае членика. Оно подтверждается существованием *D. colymbi*, имеющей разобщенные женские и мужские половые отверстия, морфологически хорошо обособленный копулятивный отдел вагины и замкнутый рудиментарный женский половой атриум, в который через стенку членика вводится циррус. От дистального отдела семяприемника отходит короткий латеральный проток, впадающий в половой атриум последующего членика. Поэтому вопреки мнению Рыжикова и Толкачевой (1981), вполне обоснованно, на наш взгляд, предположение о том, что дополнительный проток от семяприемника у шистотениин не является новообразованием. Дополнительный проток от семяприемника у всех *Schistotaeniidae* мы интерпретируем как дистальный отдел вагины и рудимент женского полового атриума. Это представление подтверждается морфологией *D. colymbi* и *T. gulyaevi*, у которых семяприемник представлен в виде объемного поперечно вытянутого у передней границы членика мешковидного органа, проникающего в латеральные поля члеников между экскреторными сосудами. Морфологическая связь между семяприемниками соседних члеников осуществляется за счёт короткого латерального протока от семяприемника. В отличие от *Diporotaenia* у *T. gulyaevi* циррус вводится в медиальную часть рудимента вагины с дорсальной стороны членика. Идентичное строение женских половых протоков отмечено еще у нескольких видов *Tatria* (s. str.). Все это позволяет рассматривать эту группу цестод в качестве переходной от *Diporotaenia* к остальным *Diporotaeniinae*.

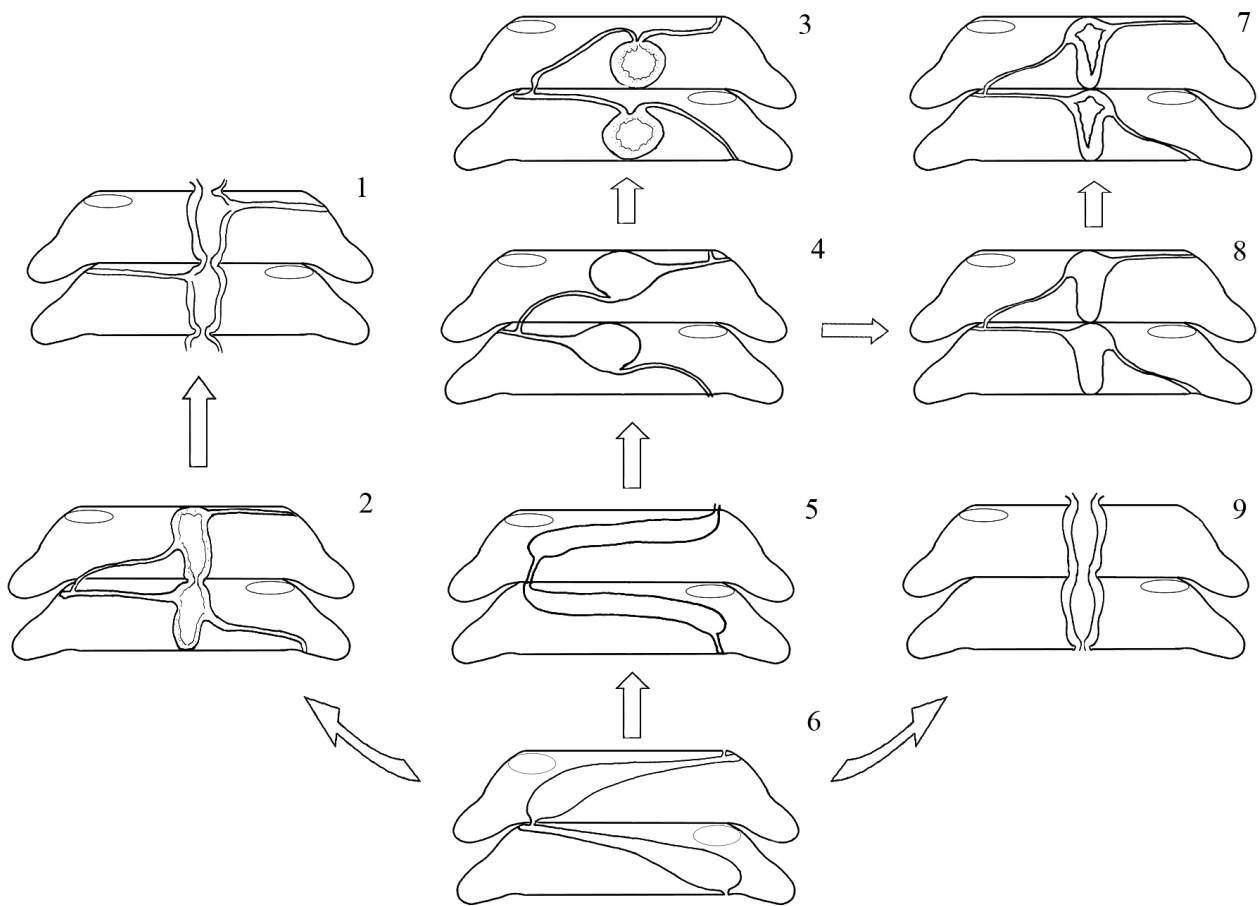


Рис. 2. Основные этапы и направления перестройки общего вагинального протока в филогенезе Schistotaeniidae: 1 – *Schistotaenia*; 2 – *Neoschistotaenia* gen. n.; 3 – *Decarabia*; 4 – *Mircia*, *Ryjikovilepis*; 5 – *Tatria*; 6 – *Diporotaenia*; 7 – *Gelania* gen. n.; 8 – *Joyeuxilepis*; 9 – *Laterorchites*

Очевидно, что на первом этапе филогенеза шистотениид возникли формы, у которых существовала латеральная связь между рудиментами вагин соседних члеников. Это находит подтверждение в существовании среди Schistotaeniidae форм с примитивным типом сколекса и синусоидальным вагинальным протоком (*Neoschistotaenia* gen. n.). Причем циррус у наиболее примитивных шистотениид при травматической копуляции вводился в латеральный край членика. Первоначально синусоидальный вагинальный проток, вероятно, был не дифференцирован: в нем отсутствовал специализированный копулятивный отдел, в который вводился циррус при копуляции цестод. Таково строение вагинального протока сохранилось у *D. colymbi*, у представителей *Tatria* (s. str.) и *Ryjikovilepis*.

На следующем этапе эволюции, при становлении Tatriini tr. nov. был осуществлен перенос копуляции в среднюю часть проглотида. Это обусловило, в свою очередь формирование специализированного медианного копулятивного отдела вагинального протока, морфологически обособленного от собственно проводящих его отделов (*Tatria minor*). Появление этой структуры функционально обусловлено переходом к травматической копуляции в медианной части членика, т. е. этот отдел вагинального протока примитивных шистотениид

аналогичен копулятивной части вагины, цестод ее имеющих, а не семяприемнику последних. Тем самым этот отдел, традиционно именуемый при описании шистотениид семяприемником, является новообразованием и не гомологичен семяприемнику прочих цестод. В разных эволюционных линиях Tatriini tr. nov. морфология и положение семяприемника различны. У *Joyeuxilepis* и *Ryjikovilepis* его стенка морфологически не отличается от проводящей части вагинального протока. В то время как у *Gelania* gen. n., *Isiezhia*, *Mircia* и *Decarabia* стенка этого отдела утолщается за счет развития мышечного слоя и одновременно становится железистой. Таким образом, возникновение медианного копулятивного отдела в общем вагинальном протоке – филогенетически более позднее приобретение шистотениид.

Увеличение размеров цирруса привело к координированному увеличению размеров семяприемника. У наиболее примитивных Tatriini tr. nov. с небольшим циррусом (*Tatria*) субсферический некрупный семяприемник расположен у передней границы членика. Первоначально, между семяприемниками нет морфологической связи. У Tatriini tr. nov. с длинным циррусом (*Gelania* gen. n.) крупный семяприемник простирается через весь членик, до задней его границы, а семяприемники соседних члеников тесно соприкасаются друг с другом. Благодаря этому гипертрофированный циррус этих цестод пронзает соприкасающиеся стенки копулятивных отделов нескольких проглоттид, что создает ложное впечатление существования у них медианного вагинального протока.

Становление общего медианного вагинального протока шистотениид (*Schistotaenia* и *Laterorchites*), по-видимому, происходило путем слияния (конфлюэнции) соприкасающихся друг с другом семяприемников соседних члеников. Этот процесс одновременно сопровождался редукцией латерального протока между семяприемниками. Его рудименты до сих пор сохраняются в отдельных проглоттидах *Schistotaenia*. В результате, возникает неметамерный мышечно-железистый медианный проток, одновременно выполняющий функции копуляции, транспорта и сохранения спермы. Этот орган не гомологичен семяприемнику прочих цестод и использование для его обозначения термина «семяприемник» (*receptaculum seminis*) – не более чем традиция.

Таким образом, на заключительном этапе морфологической эволюции общего вагинального протока шистотениид происходит замещение (субституция) его синусоидальных проводящих протоков гипертрофированными копулятивными отделами вторичной вагины. На этом морфологическом уровне находится вагинальный проток *Schistotaenia* и *Laterorchites*.

Функционирование синусоидального протока фиксирует правильное чередование мужских половых атриумов, что связано с особенностями его формирования. Неправильное чередование пор неизбежно бы привело к нарушению морфогенеза проводящих путей синусоидального протока, а как следствие и их проходимости, и членики с неправильным расположением половых атриумов, оставались бы стерильными. Тем самым, формирование общего си-

нусоидального протока в стробиле шистотениид является морфологическим запретом для появления форм с неправильным чередованием половых пор.

Напротив, у представителей *Schistotaenia* (*Schistotaenia*) и *Laterorchites*, имеющих медианный вагинальный проток половые атриумы чередуются неправильно. Из этого можно заключить, что у этих цестод проводящую функцию синусоидального протока полностью берёт на себя общий медальный канал, который у *Laterorchites* является единой структурой, в отличие от других *Schistotaeniidae*, у которых медианный канал метамерен. Вторичность возникновения медианного канала доказывает перенос копуляции у этих цестод во фрагмент стробилы, расположенный позади члеников, содержащих женские гонады и соответственно, восходящий перенос спермы по общему вагинальному протоку от копулирующих к фертильным женским членикам.

4.3 Эволюция мужского копулятивного аппарата

Переход *Schistotaeniidae* к травматической и необратимой копуляции привёл к разнообразию морфологических типов мужского копулятивного аппарата. Причем для всех представителей семейства характерна утрата (экстирпация) цирруса или всего мужского копулятивного аппарата в проглоттидах, что приводит к отсутствию его в маточных члениках.

У *Diporotaenia*, сохранивших наиболее примитивный копулятивный аппарат и характер копуляции, циррус вводится в боковую часть членика, в вагину. Наружный семенной пузырьёк *D. colymbi* разделен на пребурсальный и постпростатический отделы простатической порцией, окруженный простатическими клетками. Для остальных таксонов семейства характерно введение цирруса в медиальное поле проглоттиды. При этом у части таксонов (*Tatria*, *Ryjikovilepis*) мужской копулятивный аппарат соответствует по строению *D. colymbi*. Мужские членики этих цестод после копуляции утрачивают только циррус: в проглоттидах сохраняется его бурса и наружный семенной пузырьёк, опорожнённые от спермы.

У остальных шистотениид вокруг бурсы цирруса и наружного семенного пузырька формируется дополнительная общая оболочка. Это структура при копуляции обеспечивает экстирпацию всего мужского копулятивного аппарата из проглоттиды. В результате мужской копулятивный аппарат «мужской» особи оказывается прикрепленным к стробиле «женской» особи, т. е. мужской копулятивный аппарат этих шистотениид преобразуется в сперматофор. Дополнительная оболочка одновременно защищает сперматофор от воздействия кишечного содержимого. В последующем сокращениями бурсы цирруса сперма полностью перекачивается из наружного семенного пузырька в растягивающийся циррус, введенный в семяприемник «женской» особи. Поэтому у шистотениид, мужской копулятивный аппарат которых преобразован в сперматофор, отсутствует внутренний семенной пузырек. Кроме того, у этих шистотениид наружный семенной пузырьёк полностью преобразуется в простатический. Тем самым, в филогенезе шистотениид возникает специализированный мужской копулятивный аппарат, не имеющий аналогов не только среди представи-

телей отряда Cyclophyllidea, но и Eucestoda в целом.

В дальнейшем в разных филумах семейства преобразование мужского копулятивного аппарата шло несколькими направлениями. В одном, у цепней рода *Joueuxilepis* (s. str.) сохраняется недифференцированный дубинковидный циррус, несущий гомоморфное вооружение. В другом, у *Schistotaenia* и *Gelania*, циррус дифференцируется на специализированные отделы, несущие гетероморфное вооружение и выполняющие при копуляции разные функции. В этом случае циррус подразделяется на дистальный отдел, покрытый шипами или шипиками, и полусферический проксимальный отдел, вооруженный крупными цирральными крючьями или шипами. Именно этот отдел играет основную роль в прободении стенки членика в области семяприемника. Тогда как стволовой его отдел вводится либо в общий метамерный семяприемник (*Gelania*, *Schistotaenia*), либо в семяприемник отдельной проглоттиды (*Decarabia*, *Mircia*, *Neochistotaenia* gen. n.). У *Gelania* и *Neochistotaenia* gen. n. циррус, претерпевающая гипертелию, сильно удлиняется, так, что его длина становится сопоставимой с длиной стробилы. Подобная гипертрофия цирруса тесно связана с возникновением ложного медианного вагинального протока, образованного соприкасающимися друг с другом семяприемниками соседних члеников. В этом случае циррус прободает сразу семяприемники нескольких впередилежащих члеников.

4.4 Разнообразие форм копуляции шистотениид

Среди Schistotaeniidae выявлено несколько форм копуляции, тесно связанных с различиями в строении мужского копулятивного аппарата, так и с морфологией общего вагинального канала, описанными выше. Одна из них, кориогамная копуляция: физиологически более старые членики «мужской» особи со зрелой мужской половой системой и формирующейся маткой копулируют с члениками с развивающимися яичниками «женской» особи. В этом случае перенос спермы по общему вагинальному протоку стробилы является нисходящим. Кориогамная копуляция характерна для большинства шистотениид.

У *Schistotaenia*, *Neochistotaenia* gen. n. и *Gelania* между собой копулируют физиологически более старые членики разных особей. Копулирующие членики расположены позади морфофункциональной зоны женских члеников. Они содержат только сформированный и заполненный спермой мужской копулятивный аппарат и развивающуюся матку. Семенники и женские гонады в них уже резорбированы. В этом случае сперма переносится по общему вагинальному протоку к впереди расположенным половозрелым и молодым женским членикам. Тем самым у этих шистотениид происходит восходящий перенос спермы.

В филогенезе шистотениид, кроме того, происходило смещение зоны копуляции с края членика в его медиальную часть. Это явление, на наш взгляд, связано с разобщением женского и мужского половых атриумов, а следовательно с чередованием женского полового атриума. Перенос зоны копуляции в медианную область членика приводит к тому, что копуляция происходит незави-

симо от чередования женского полового атриума и становится, тем самым односторонней.

Смещение зоны копуляции повлекло за собой возникновение двух основных эволюционно связанных морфологических процессов. С одной стороны, возникновение морфологических структур принявших на себя функцию женского полового атриума (см. 4.2), и, с другой рудиментация настоящего женского полового атриума, утратившего функцию копуляции. Полностью утратили женское половое отверстие лишь представители двух родов – *Tatria* и *Decarabia*. У остальных видов семейства рудимент женского полового атриума открывается наружу на противоположном мужскому половому атриуму крае членика в виде небольшого отверстия, которое, однако, не служит местом копуляции.

ВЫВОДЫ

1. Получены новые данные о видовом разнообразии и морфологии цестод семейства Schistotaeniidae Johri, 1959 от поганок Евразии. У поганок Евразии зарегистрировано 23 вида, относящихся к 9 родам, 5 из которых являются новыми (*Isezhia* Gulyaev et Konyaev, 2004; *Decarabia* Konyaev et Gulyaev, 2005; *Mircia* Konyaev et Gulyaev, 2006; *Gelania* gen. n.; *Neoschistotaenia* gen. n.). Описано 5 новых видов: *M. shigini* Konyaev et Gulyaev, 2006; *I. golovkova* Gulyaev et Konyaev, 2004; *T. vasilvae* sp. n.; *G. mrazeki* sp. n.; *G. tolkatschevae* sp. n. На территории Евразии впервые обнаружен вид *S. (P.) srivastavai* (Rausch 1970), который переведен в род *Neoschistotaenia* gen. n.

2. Пересмотрены и уточнены морфологические критерии подсемейств Schistotaeniinae Johri, 1959 и Diporotaeniinae Ryjikov et Tolkatscheva, 1975: характерными чертами этих групп цепней является специфический морфологический тип сколекса и вторичного вагинального протока между проглоттидами, а также способ копуляции. В составе Diporotaeniinae обосновано выделение Tatriini tr. nov., Laterorchitiini tr. nov. и Diporotaeniini.

3. Восстановлена самостоятельность семейства Schistotaeniidae Johri, 1959, рода *Pseudoschistotaenia* Fotedar et Chishti, 1976 и видов *S. (Paraschistotaenia) antipini* (Mathevossian et Okorokov, 1959); *S. (P.) jubileae* (Okorokov et Tkatshev, 1973); *S. (P.) ershovi* (Mathevossian et Okorokov, 1959).

4. Виды *S. (P.) srivastavai*, *S. (P.) jubileae* и *S. (P.) ershovi* выведены из состава *Schistotaenia*; для них создан род *Neoschistotaenia* gen. n. с типовым видом *N. jubileae* (Okorokov et Tkatshev, 1973) comb. n.

5. Проведена ревизия рода *Joyeuxilepis* Spassky, 1947 (s. l.). Из состава рода выведены виды *J. acanthorhyncha* (Weld, 1855), *J. azerbaijanica* (Mathevossian et Sailov, 1963), *J. fuhrmanni* (Solomon, 1932), для которых создан *Gelania* gen. n. с типовым видом *G. mrazeki* sp. n. Вид *J. pilatus* (Borgarenko et Gulyaev, 1991) выделен в монотипический род *Decarabia* Konyaev et Gulyaev, 2005. В род *Mircia* Konyaev et Gulyaev, 2006 с типовым видом *M. shigini* Konyaev et Gulyaev, 2006, выведены виды *J. decacantha* (Fuhrmann, 1913), *J. decacanthoides* (Borgarenko et Gulyaev, 1991), *J. fimbriata* (Spassky, Spasskaja et Borgarenko, 1972), *J. uralensis* (Gulyaev, 1989).

7. Реконструировано становление и этапы преобразования общего вагинального протока в филогенезе шистотениид. Сформулировано представление о дополнительном протоке от семяприемника как о рудименте настоящей вагины предковых форм, вагина которых открывалась на противоположном мужскому половому отверстию крае членика.

8. Предложена гипотеза, объясняющая эволюционно-морфологические причины возникновения шистотениид с неправильным чередованием мужских половых атриумов.

9. Впервые установлена ведущая роль форм травматической копуляции в координированных преобразованиях мужского копулятивного аппарата и женских половых протоков в филогенезе шистотениид.

Список публикаций по теме диссертации

1. Гуляев В.Д., Коняев С.В. *Isezhia golovkovaе*, gen. n. et sp. n. (Cyclophyllidea, Schistotaeniidae) – новая цестода от малой поганки (*Tachybaptus ruficollis*) из Средней Азии // Вестник зоологии. – 2004, Киев, Т 38(5). – С. 3-9.

2. Гуляев В.Д., Коняев С.В. О двух морфологических типах хоботкового аппарата Schistotaeniidae (Cestoda, Cyclophyllidea) // Материалы Сибирской Зоологической конференции, Новосибирск, 2004, – С. 370.

3. Гуляев В.Д., Коняев С.В. Становление и основные направления преобразования общего вагинального протока в филогенезе Schistotaeniidae (Cestoda: Cyclophyllidea) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке / Материалы межрегиональной научной конференции, Новосибирск, 8–10 октября 2002 г.. Новосибирск, 2002. – С. 50–54.

4. Коняев С. В., Гуляев В.Д. Эволюция мужского копулятивного аппарата Schistotaeniidae // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке / Материалы II межрегиональной научной конференции, Новосибирск, 15-20 сентября 2005 г. Новосибирск, 2005. – С. 88–90.

5. Коняев С.В., Гуляев В.Д. *Decarabia* gen. n. - Новый род семейства Schistotaeniidae (Cestoda, Cyclophyllidea) // Проблемы цестодологии. – СПб., 2005. – Вып. 3. – С.170-177.

6. Коняев С.В., Гуляев В.Д. Описание нового вида цестод *Mircia shigini* gen. et sp. n. (Cyclophyllidea: Schistotaeniidae) // Паразитология. – 2006, т. 40, выпуск 1, – С.57-65.

7. Коняев С.В., Гуляев В.Д. Роль координации в морфологической эволюции Schistotaeniidae (Cestoda: Cyclophyllidea) // Проблемы эволюционной морфологии животных / Тезисы международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика А.В. Иванова 30- октября – 2 ноября. – СПб., – 2006. – С.52-53.