

Надсемейство *Rhinonyssioidea* Bregtova, 1977

Сем.: *Rhinonyssidae* Trouessart, 1895

Halarachnidae Oudemans, 1906

3.2.3. Надкогорга *Veigaiida* comb. nov.

Когорга *Veigaiaina* comb. nov.

Сем. *Veigaiidae* Oudemans, 1939

3.2.4. Надкогорга *Gamasometastigmata* comb. nov.

Когорга *Gamasometastigmaina* comb. nov.

Сем. *Euvartoidea* fam. nov.

(с типовым родом *Euvarto* Delfinado, Baker, 1974)

II. Надотряд *Trombidiformes* Reuter, 1909

III. Надотряд *Sarcoptiformes* Reuter, 1909

ЛИТЕРАТУРА

1. Арутюнян Э.С. Биолог. журн. Армении, 44, 3, 214-223, 1991.
2. Арутюнян Э.С., Арутюнян Г.А. Биолог. журн. Армении, 42, 5, 473-480, 1989.
3. Брегетова Н.Г. Морфология и диагностика клещей. Л., 69-78, 1977.
4. Дубинин В.Б. Тр. II научн. конф. паразитологов УССР, 46-51, 1956.
5. Захваткин А.А. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 14, 5-46, 1952.
6. Ситникова Л.Г. Энтомол. обозр., 57, 2, 431-457, 1978.
7. Baker E.W., Wharton G. An introduction to acarology. 465. MacMillan, N.Y., 1952.
8. Camin J.H., Gerirossi F. Chicago Acad. Sci. Spec. publ., 11, 1-70, 1955.
9. Delfinado M.D., Baker E.W. J. Wash. Acad. Sci., 64, 1, 4-10, 1974.
10. Hirschmann W. In: Acarologie. Schriftenreihe für vergleichende Milbenkunde. Hirschmann-Verlag., Fürth/Bayern. f.1-21, 1957-1975.
11. Hughes T.E. Mites or the Acari, 1-225, London, Athlone Press, 1959.
12. Krantz G.W. A manual of acarology. Corvallis, O.S.U. Book Stores, Inc., 509, 1978.
13. Petrunkevitch A. Trans. Conn. Acad. Art. Sci., 37, 69-815, 1949.
14. Reuter E. Acta Soc. Sci. Fennicae, 36, 4, 288, 1909.
15. Vitzthum H.G. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig, Bd. 5, Abt. 4, Buch 5, Lief. 1-7, 1011, 1940-1943.

Поступила 26.VI.1991

Биолог. журн. Армении, 3-4 (49), 1996

УДК 576, 595. 121;595/599

О СТРУКТУРЕ СЕМЕЙСТВА АНОПЛОЦЕФАЛИИД (CESTODA:CYCLOPHYLLIDEA)

А.А.СПАССКИЙ

Институт зоологии АН РМ, Кишинев

Кратко излагаются результаты филогенетического и таксономического анализа Fam. *Anoplocephalidae* (sensu Beveridge, 1994). Subfam. *Linstowiinae* переведено в одноименное надсемейство, подсемейство *Inermicapsiferinae* - в надсемейство *Davvinoidea*, подсемейство *Paroniinae* - в надсемейство *Dipylidioidea*, семейства *Thysanosomatinae* и *Crossotaeniinae* - в надсемейство *Thysanosomatoidea*, род

Sudarikovina переведен в подсемейство *Hymenolepidoidea*. Принимается следующая структура подсемейства *Anoplocephaloidea*: 1. Fam. *Anoplocephalidae* с тремя трибами - *Anoplocephalini* Blanchard 1891, *Triplotaeniini* Yamaguti 1959 и *Progamotaeniini* Spassky 1993. 2. Fam. *Monieziidae* с тремя трибами - *Monieziini* Spassky 1981, *Cittotaeniini*, tr.n. и *Paranoplocephalini*, tr.n.

Համառոտ յնով ներկայացված են *Anoplocephalidae* (sensu Beveridge, 1994) ընտանիքի ֆիլոգենետիկական և տաքսոնոմիական հետազոտման արդյունքները: *Linstowiinae* ենթաընտանիքը տեղափոխվել է նույն անվանման վերնաընտանիք, *Inermicapsiferinae* վերնաընտանիքը՝ *Davainoidea* ենթաընտանիք, *Paroniinae* ենթաընտանիքը՝ *Dipylidioidea* վերնաընտանիք, *Thysanosomatinae* և *Crossotaeniinae* ընտանիքները՝ *Thysanosomatoidea* վերնաընտանիք, *Sudarikovina* պեղը՝ *Hymenolepidoidea* վերնաընտանիք: *Anoplocephaloidea* վերնաընտանիքի համար ընդունվել է հետևյալ կառուցվածքը. 1. *Anoplocephaloidea* ընտանիքը երեք տրիբաներով՝ *Anoplocephalini* Blanchard 1891, *Triplotaeniini* Yamaguti 1959 և *Progamotaeniini* Spassky 1993. 2. *Monieziidae* ընտանիքը երեք տրիբաներով՝ - *Monieziini* Spassky 1981, *Cittotaeniini*, tr.n. և *Paranoplocephalini*, tr.n.

The results of phylogenetic and taxonomic analysis of the family *Anoplocephalidae* (sensu Beveridge, 1994) are briefly represented. Subfamily *Linstowiinae* is transferred to the same name superfamily, the subfamily *Inermicapsiferinae* - to superfamily *Davainoidea*, the subfamily *Paroniinae* - to superfamily *Dipylidioidea*, families *Thysanosomatinae* and *Crossotaeniinae* - to superfamily *Thysanosomatoidea*, the genus *Sudarikovina* to superfamily *Hymenolepidoidea*. The structure for the superfamily *Anoplocephaloidea* has been accepted as. 1. Family *Anoplocephalidae* including three tribes - *Anoplocephalini* Blanchard 1891, *Triplotaeniini* Yamaguti 1959 and *Progamotaeniini* Spassky 1993. 2. Family *Monieziidae* including three tribes - *Monieziini* Spassky 1981, *Cittotaeniini*, tr.n. and *Paranoplocephalini*, tr.n.

Аноплогцефалиды - структура семейства.

Аноплогцефалиды - обширная группа высших цестод, инвазирующих диких и домашних жвачных, млекопитающих, лошадей, слонов, зайцеобразных, грызунов и прочих растительноядных млекопитающих, до приматов включительно. История разработки таксономии и систематики аноплогцефалид длится уже более 100 лет, но еще далека от завершения. Не достигнуто единое мнение по следующим важнейшим вопросам: что это такое - класс, отряд, семейство или подсемейство; из каких компонентов оно складывается, каковы основные диагностические признаки, круг дефинитивных и промежуточных хозяев и т.п.

В конце прошлого века было введено в номенклатуру подсемейство *Anoplocephalinae* Blanchard 1891. Холодковский (1902) придал ему значение самостоятельного семейства, в составе которого последующие авторы стали различать еще подсемейство *Linstowiinae* Fuhrmann 1907 и *Thysanosomatinae* Fuhrmann 1907. Академик К.И.Скрябин (1933) его выделял в отдельный подотряд, а мнения современных цестодологов в определении таксономической значимости группы весьма противоречивы. Одни цестодологи ее обозначают как подсемейство, другие - как семейство, третьи - как самостоятельный отряд, причем экстремальные точки зрения не поддаются логическому обоснованию.

Еще более противоречивы взгляды специалистов на ее качественный состав и таксономическую структуру. Одни гельминтологи в семействе аноплогцефалид видят только облигатных паразитов млекопитающих (в основном травоядных), другие сюда включают и цестод птиц.

Сторонники формалистических подходов и схем классификации цепней, склонные строить систему на основе отдельных, произвольно выбранных морфологических признаков, например, по числу семянок (для гименолепидид, фимбриариид, апионараксид), по характеру чередования половых отверстий (для райетиинид) или по наличию - отсутствию хоботка, без учета путей, направлений эволюции и уровней морфофункциональной организации и истории существования как самих цестод, так и их хозяев, до последнего

времени включают в семейство апоплочефалид представителей различных семейств и надсемейств: тизаносом, тизапнезий, авителлини и др. (надсемейство *Thysanosomatoidae*), листовиный, мателотенный, оохориетик и др. (надсемейство *Linstowioidea*) и инермикапсиферини (надсемейство *Davainoidea*). Подобные схемы классификации можно встретить и в некоторых современных сводках высших цестод.

Известный австралийский гельминтолог Beveridge (1994) в определителе цестод мировой фауны, в разделе, посвященном семейству *Anoplocephalidae*, вновь возвращается к старой схеме классификации и подразделяет это семейство на 4 подсемейства: *Anoplocephalinae* Blanchard 1891, *Linstowiinae* Fuhrmann 1907, *Inermicapsiferinae* Lopez-Neyra 1943, *Thysanosomatinae* Skrjabin 1933. Такая система не может быть принята по следующим причинам: листовиины представляют самостоятельную, не менее древнюю, группу высших цестод, которую мы рассматриваем в ранге надсемейства *Linstowioidea* Fuhrmann 1907 с двумя семействами: *Linstowidae* Fuhrmann 1907 и *Skrjabinochoridae* Spassky 1948. Исследуя вероятные пути эволюции высших цестод, приходим к выводу, что скрябинохорида возникли еще в мезозое. Они несомненно инвазировали древних чешуйчатых гадов, а возможно, и некоторых других мезозойских сухопутных рептилий, недавних наземных членистоногих, в частности насекомых. От них происходят и древние листовиины - паразиты однопроходных, сумчатых и плацентарных млекопитающих. Судя по характеру распространения по территории и по таксономическим и экологическим группам дефинитивных хозяев, листовиины в третичном периоде представляли собой довольно крупное древо, разрозненные отростки концевых ветвей которого сохранились до наших дней. Об этом свидетельствуют довольно многочисленные, но разобщенные находки листовиин, обнаруженные у представителей разных семейств и отрядов рептильных млекопитающих в различных зоогеографических областях и провинциях Земного шара.

Скрябинохорида и листовиины резко отличаются от настоящих апоплочефалид по характеру опогонеза и жизненного цикла и не могут входить с апоплочефалидами не только в состав одного и того же семейства, но и в одно надсемейство.

У настоящих апоплочефалид матка сохраняется в виде единого резервуара до конца опогонеза проглотида, тогда как у скрябинохорида и листовиин она сильно ветвится и быстро разрушается. Развивающиеся эмбрионы оказываются вкрапленными в толщу медуллярной паренхимы, где и происходит формирование яйцевых оболочек и завершается ларвогенез (эмбриогенез). Таким образом структура опогонеза у этих сухопутных цестод значительно усложняется в сравнении с апоплочефалидами. Усложнение происходит путем надставки стадий развития (эпиболлия). Возникают новые, дополнительные этапы опогонеза: этап образования многочисленных тонких ветвей матки (это обычно происходит довольно быстро), этап автолиза тканей медуллярной паренхимы и какого-то участка стенки тела. Через образовавшееся отверстие зрелые яйца, содержащие вполне развитую (инвазионную) онкосферу, покидают материнскую стробилу. Груневидный аппарат, характерный для яиц апоплочефалид, у них отсутствует.

У инермикапсиферини, как и у давенид подсемейства *Rallictinae* Lopez - Neyra 1943 матка также ветвится и разрушается, эмбрионы оказываются в толще паренхимы, за счет которой формируются толстостенные капсулы, не подвергающиеся автолизу, и во внешнюю среду выходят не отдельные яйца, а капсулы, обычно многояйцевые. Таким образом, у инермикапсиферини и райетинии возникает еще один дополнительный этап - этап формирования паренхиматозных капсул, отсутствующий у листовиин и скрябинохорида.

Учитывая далеко идущее сходство в периодизации опогонеза и некоторые общие черты строения половозрелых особей, подсемейства *Inermicapsiferinae* и *Rallictinae* мы ставим рядом в составе семейства *Davainidae* Braun 1900. Тем самым, подсемейство инермикапсиферини исключается из семейства апоплочефалид и номинативного надсемейства.

У тизанозоматид и авителлинид также выявляются дополнительные этапы и стадии онтогенеза, но совсем другие. Вслед за возникновением матки мешковидного типа наступает этап формирования наружних органов и тоже за счет клеток медулярной паренхимы. Таким способом к концу онтогенеза пролотид группы зрелых яиц приобретают дополнительную защитную оболочку. Возникают толстостенные капсулы с многочисленными яйцами, аналогичные, но не вполне гомологичные многояйцевым капсулам райетинии и гиперикапсиферии.

До недавнего времени тизанозоматид и авителлинид производили от цестод подсемейства анопловефалии. Мы же предполагаем, что они происходят не от анопловефалии, а от общих предков с подсемейством *Crossotaeniinae* Spassky 1978, типовой род которого *Crossotaenia* Mahon 1954 первоначально был описан его автором к семейству дилениид.

Тизанозоматоидных цестей мы рассматриваем в виде отдельного подсемейства *Thysanosomatoidea* Fuhrmann 1907, положение которого в системе высших цестод еще нуждается в дополнительном изучении. В связи с этим подсемейство *Thysanosomatinae* также выбывает из состава семейства анопловефалид.

Роды *Paronia* Diamare 1900, *Hemiparonia* Baer 1925, *Pulluterina* Smithers 1954, *Aporina* Fuhrmann 1902, *Triuterina* Fuhrmann 1921 и некоторые другие цестоды лесных тропических птиц, которые значились в подсемействе анопловефалии, были объединены в подсемейство *Paroniinae* Spassky 1978. Биверидж (1994) возвращает их в подсемейство анопловефалии, с чем трудно согласиться. Еще можно обсуждать вопрос, к какому семейству их следует относить - к анопловефалидам или диленидидам, но к подсемейству *Anoplocephalinae* они не подходят по совокупности морфологических и экологических признаков. В частности, у них отсутствует грушевидный аппарат, что свидетельствует о расхождении в характере экологического цикла, который еще не изучен. Но можно с достаточной долей уверенности предполагать, что промежуточным хозяином паронии служат не орибатоидные клещи, а другие членистоногие, скорее всего насекомые. Кроме того, у гемипаронии обнаружен рудимент хоботкового аппарата, который у всех анопловефалид полностью отсутствует. Вероятно, его и не было. А это значит, что парониины не могут оставаться в подотряде *Anoplocephalata* Skrjabin 1933 и переходят к подотряду *Hymenolepidata* Skrjabin 1940, куда мы их и относим, временно подключив к семейству дилениид, где уже значатся подсемейства *Dilepidinae* Fuhrmann 1907 и *Monopylidiinae* Witenberg 1932, которые четко отличаются от парониины по строению матки сетевидного типа.

Среди валлистых родов анопловефалии Биверидж (1994) указывает на роды *Sudarikovina* Spassky 1951, *Taufikia* Woodland 1928 (syn. *Gidhaia* Johri 1934, *Neophronia* Saxena 1967).

Sudarikovina обладает рудиментом хоботкового аппарата (см. Schmidt 1986, с.431, рис. 460), хорошо развитым наружным семенным пузырьком и по всем другим показателям соответствует семейству гименолепидид. Она возглавляет трибу *Sudarikovini* Spassky 1991, которую относим к подсемейству гименолепидии, объединяющему и других цестод грызунов. Род *Sudarikovina* включает серию видов цестод от африканских и азиатских тропических грызунов и характеризуются повышенным (до десятка и более) числом семенников и сетевидной маткой. По этим показателям она действительно напоминает анопловефалидных цестей подсемейства моннезиины, но отличается строением оболочек яиц, лишенных грушевидного аппарата. Еще более многочисленны (до 44) семенники у *Pseudanoplocephala* Baylis 1927, которая инвазирует домашних и диких свиней Юго-Восточной Азии. Она тоже долгое время причислялась к семейству анопловефалид, но переведена нами в семейство гименолепидид. Это единственный род цестей, облигатно паразитирующий в половозрелой стадии у парнокопытных млекопитающих Азии. Промежуточным хозяином псевданопловефалы служат сухопутные насекомые, а орибатоидные клещи не заражаются яйцами этой крупной цестоды с невооруженным сколексом, внешне напоминающей

мопиезини. Причина, видимо, в строении яйцевых оболочек, в частности, в отсутствии грушевидного аппарата, характерного для апоплицефалей.

Taulikia инвазирует питающихся падалью дневных хищных птиц Восточного полушария, также лишена грушевидного аппарата и по ряду морфологических показателей тяготеет к семейству *Paruterinidae* Fuhrmann 1907 (подотряд *Tacniata*). Род *Taulikia* мы исторично исключаем из семейства апоплицефалид и во главе трибы *Taulikiini* Spassky 1974 относим (в виде дополнения) к надсемейству *Paruterinoidea* Fuhrmann 1907.

После выделения цестод с сетевидной маткой в подсемейство *Monieziinae* Spassky 1951 подсемейство апоплицефалид продолжает оставаться сложной группой, имеющей глобальное распространение, представители которой инвазируют растительноядных млекопитающих различных подклассов (сумчатых и плацентарных) и отрядов, до приматов включительно. *Anoplocephalinae* и *Monieziinae* по строению матки находятся на разных уровнях эволюции и заслуживают признания в ранге семейства *Anoplocephalidae* Blandchard 1891 и *Monieziidae* Spassky 1951 в надсемействе *Anoplocephaloidea* Blandchard 1891. Учитывая еще недостаточную изученность этих цестод, в научно-популярных изданиях и определителях эти два семейства можно временно рассматривать как подсемейства, но объединить их в одно подсемейство не следует, поскольку каждое из них обладает сложной таксономической инфраструктурой, которая еще не вполне разработана. Однако в границах подсемейства (семейства) *Anoplocephalinae* уже сегодня известны три подчиненных таксона группы семейства. Это трибы *Anoplocephalini* Blandchard 1891, *Triplotaeniini* Yamaguti 1959 и *Progamotaeniini* Spassky 1983. Типичные *Anoplocephalinae* инвазируют копытных млекопитающих, исключая жвачных парнокопытных, а *Triplotaeniinae* и *Progamotaeniinae* - австралийских сумчатых и образуют самостоятельную филогенетическую ветвь апоплицефалид. Объединение *Anoplocephalinae*, *Triplotaeniinae* и *Progamotaeniinae* в одно подсемейство с *Monieziinae* нам представляется неестественным.

В пределах подсемейства (семейство *Monieziinae*) также выявляются по крайней мере три трибы, различающиеся по морфологическим и экологическим признакам.

1. *Tr.Monieziini* Spassky 1951, типовой род *Moniezia* Blandchard 1891.
2. *Cittotaeniini*, *tr.n.*, типовой род *Cittotaenia* Rehm 1881.
3. *Paranoplocephalini*, *tr.n.*, типовой род *Paranoplocephala* Luhn 1910.

Основное ядро первой из них составляют гельминты жвачных, второй - паразиты зайцеобразных (отряд *Lagomorpha*), третьей - цестоды грызунов (*Rodentia*). Родовой состав каждой из этих триб еще нуждается в изучении с учетом филогенеза самих цестод и их definitivo-хозяев, но они четко различаются по характеру морфогенеза половых органов и прежде всего матки.

У *Moniezia* spp. матка закладывается очень рано, еще до созревания гонад, в виде небольших скопленных клеток, дисперсно распределенных почти по всей площади среднего поля членика. Затем эти группы клеток сливаются, образуя ажурную сеточку тонких тяжей, которые вскоре преобразуются в сеть узких полых трубочек, куда впоследствии поступают оплодотворенные яйцеклетки (зиготы).

Сетевидная структура матки отмечена также у *Fuhrmannella* Baer 1925 от южноафриканских грызунов *Thryonomys* spp., у *Diandrya* Dargah 1930 - от североамериканских сурков, у *Mopococcestus* Beddard 1914 - от южно- и североамериканских грызунов разных родов и семейств, у *Andrya* Railliet 1893 - от зайцеобразных и грызунов различных стран, но морфогенез матки у них протекает по-разному и нет уверенности, что сетевидная структура матки может служить свидетельством их общего происхождения с *Moniezia* и друг с другом. Не исключено, что это прогрессивное морфофункциональное приобретение явилось следствием параллелизма эволюции репродуктивных органов и носит конвергентный характер.

У *Cittotaenia denticulata* (Rudolphi 1804) Reihm 1881 от европейских кроликов и зайцев (типовой вид) молодая матка в виде несложной сети с небольшим количеством крупных ячеек тянется поперек среднего поля и вентрально от прочих полевых органов.

У *Paranoplocephala* (согласно Beveridge, 1994, с.350) молодая матка в виде поперечного тяжа затем приобретает вид сетки с дивертикулами.

Учитывая разнообразие способов формирования сетевидной матки у разных родов аноплоцефалид (у *Paranoplocephala*, *Andrya*, *Moniezia* и др.), Биверидж (1994 с.318) считает невозможным выделение мониезины на любом таксономическом уровне, с чем трудно согласиться. Эти роды, хотя и находятся на разных уровнях эволюции матки, не могут представлять собой звенья одной цепи или ступени одной лестницы существ. Они представляют разные ответвления филогенетического древа аноплоцефалид, возникшие неодновременно, исторически связанные с различными таксономическими группами хозяев разных отрядов: парнокопытных (облигатные хозяева трибы *Monieziini*), грызунов (облигатные хозяева цестод трибы *Paranoplocephalini*, г.п.) и зайцеобразных (хозяева трибы *Cittotaeniini*, г.п.).

Эти отряды плацентарных млекопитающих обособились от креодонтов и друг от друга еще в конце мезозоя и начале третичного периода, что не могло не отразиться и на эволюции их облигатных паразитов, в частности, аноплоцефалид. Иными словами, упомянутые роды аноплоцефалид находятся на разных ступенях не одной, а разных лестниц и не могут служить связующими звеньями между *Anoplocephala* (паразиты непарнокопытных) и *Moniezia* (паразиты жвачных парнокопытных) и соответствующими таксонами группы семейства. Можно обсуждать вопрос о таксономическом ранге *Monieziinae* и *Anoplocephalinae*, но их объединение в одну трибу и даже в одно подсемейство противоречит ходу исторического развития этих цестод.

В результате проведенных исследований аноплоцефалиды нам представляются в виде подсемейства *Anoplocephaloidea* Blandhard 1891 с двумя семействами - *Anoplocephalidae* Blandhard 1891 и *Monieziidae* Spassky 1951. Каждое из них подразделяется на несколько триб, перечень и родовой состав которых еще нуждаются в изучении. Из состава подсемейства *Anoplocephalinae* исключаются чужеродные группы цепней: линетовиды и скрябинохориды переходят в подсемейство *Linstowiidea* Fuhrmann 1907; тизанозоматины - в подсемейство *Thysanosomatoidea* Fuhrmann 1907, куда в виде дополнения входит и подсемейство *Crossotaeniinae* Spassky 1978; подсемейство *Inermicapsiferinae* Lopez - Neyra 1943 - в семейство *Davaincidae* Braun 1900 одноименного подсемейства; *Paronia* Diamare 1900 и родственные гельминты тропических птиц - в подсемейство *Dipylidioidea* Stiles 1896 в составе подсемейства *Paroniinae* Spassky 1978; род *Sudarikovina* Spassky 1951 и трибы *Sudarikovinini* Spassky 1991 - в семейство *Hymenolepididae* Perrier 1897 одноименного подсемейства; род *Taufikia* Woodland 1928 5 (syn. *Gidhaia* Johri 1934, *Neophronia* Saxena 1967) - в подсемейство *Paruterinoidea* Fuhrmann 1907 во главе трибы *Taufikiini* Spassky 1974.

ЛИТЕРАТУРА

1. Спасский А.А. Основы цестодологии. 1, 1-735, М., 1951.
2. Спасский А.А. Научные и прикладные проблемы гельминтологии. 100-106, М., 1978.
3. Спасский А.А. XI Конференция Украинского общества паразитологов. 152-153, Киев, 1993.
4. Beveridge I. Australian Journal of Zoology. Supplementary Series, 44, 1-110, 1976.
5. Beveridge I. CAB International. University Press. Cambridge. 315-366, 1994.
6. Schmidt G.D. CRC Press. Inc. Boca Ration. Florida. 1986.
7. Spassky A.A. Essentials of cestodology. 1, Anoplocephalata. Moscow. Akademia Nauk SSSR. English translation. Jerusalem, 1-783, 1961.
8. Ubelaker J.E. Biology of Eucestoda. 1, 235-296, 1983.