

УДК 576.895.121

О ВАЛИДНОСТИ РОДОВ *OPOSSUMIA*, *MARKEWITSCHITAENIA* И ПОДСЕМЕЙСТВА *INVERSIINAE* (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA)

А. А. Спасский, М. Л. Буга

Институт зоологии АНРМ, ул. Академическая, 1, Кишинев, 277028 Молдова

Получено 15 ноября 1999

О валидности родов *Opossumia*, *Markewitschitaenia* и подсемейства *Inversiinae* (Cestoda, Cyclophyllidea). Спасский А. А., Буга М. Л. — Итогом проведенного авторами анализа явилось повторное выделение из семейства Anoplocephalidae цестод с маткой, распадающейся на начальной стадии развития проглоттиды. Соответственно восстанавливается валидность надсемейств Anoplocephaloidea и Linstowioidea, семейств Linstowiidae и Skrjabinochoridae, подсемейства *Inversiinae*, родов *Inversia*, *Markewitschitaenia* и *Opossumia*. Семейства линстовиид и скрjabинохорид переводятся из подотряда Anoplocephalata в подотряд Davaineata. Семейство линстовиид подразделяется на 3 подсемейства: Linstowiinae, Mathevotaeniinae и *Inversiinae*. В составе последнего выделяется триба Opossumiini, trib. n. Род *Markewitschitaenia* из семейства Linstowiidae перемещается в семейство Skrjabinochoridae; облигатным хозяином типового вида этого рода — *M. rodentina* — признаются рептилии, которые уже были указаны как хозяева *M. sharpiloi*. Отмечена зависимость степени гостальной физиологической специфичности цестод от условий внешней среды, в частности от температуры.

Ключевые слова: цестоды, Anoplocephalidae, Linstowiidae, *Inversiinae*, Opossumiini, *Markewitschitaenia*, *Opossumia*.

On the Validity of Genera *Opossumia*, *Markewitschitaenia* and Subfamily *Inversiinae* (Cestoda, Cyclophyllidea). Spassky A. A., Buga M. L. — As a result of analysis conducted by the authors, cestodes with the uterus disintegrated on the early stages of proglottid development were separated from the family Anoplocephalidae. The validity of the superfamilies Anoplocephaloidea and Linstowioidea, the subfamily *Inversiinae*, the genera *Inversia*, *Markewitschitaenia* and *Opossumia*, was thus restored. The families Linstowiidae and Skrjabinochoridae were transferred from the suborder Anoplocephalata to the suborder Davaineata. The family Linstowiidae was subdivided into 3 subfamilies: Linstowiinae, Markewitschitaeniinae and *Inversiinae*. The tribe Opossumiini trib. n. was separated inside the latter group. The genus *Markewitschitaenia* is transferred from the family Linstowiidae to the family Skrjabinochoridae. Reptiles known to be the hosts of *M. sharpiloi* are recognized as obligatory hosts for *M. rodentium*, the type species of the genus. The relation between the degree of physiological host specificity of cestodes and environmental conditions (temperature) was indicated.

Key words: cestodes, Anoplocephalidae, Linstowiidae, *Inversiinae*, Opossumiini, *Markewitschitaenia*, *Opossumia*.

Род *Opossumia* Spassky, 1951 введен в номенклатуру как подрод *Linstowia* (*Opossumia*) Zschokke, 1899. С. Ямагути (Yamaguti, 1959) переместил его в синонимы *Mathevotaenia* Akhumiian, 1946, которая возглавляет подсемейство Mathevotaeniinae Akhumiian, 1946. Семейственная принадлежность рода *Opossumia* еще нуждается в обсуждении, но уже ясно, что подсемейству матевотениин он не соответствует по морфологическим и биоценологическим показателям. У *Mathevotaenia symmetrica* (Baylis, 1927) Akhumiian, 1946, типового вида, инвазирующего грызунов, как и у прочих матевотениин, отсутствуют семяприемник и его дериваты, а у *Opossumia bivittata* (Janicki, 1904) comb. n., syn.: *Oochoristica bivittata* Janicki, 1904 (паразит южноамериканских марсупиалий) он хорошо развит.

Таксономический статус типового вида опосумии также многократно менялся. Первоначально он был обозначен как *Oochoristica bivittata* Janicki, 1904. Род *Oochoristica* Luhe, 1898 (syn.: *Skrjabinochora* Spassky, 1948) в то время входил в семейство аноплоцефалид и объединял гельминтов рептилий и млекопитающих, которые в действительности представляют разные семейства — Skrjabinochoridae Spassky, 1948 и Linstowiidae Fuhrmann, 1907, надсемейства Linstowioidea Fuhrmann, 1907.

А. А. Спасский (1951) возвел семейство аноплоцефалид в ранг надсемейства Anoplocephaloidea Blanchard, 1891; подсемейство линстовиин исключил из числа аноплоцефалид и поднял до уровня

семейства. В рамках рода *Oochoristica* остались только цестоды рептилий, а паразиты млекопитающих перешли в роды *Linstowia*, *Mathevotaenia* и др. *O. bivittata* была выделена в новый подрод *Opossumia* Spassky, 1951 и временно обозначена как *Linstowia (Opossumia) bivittata* (Janicki, 1904).

Известный японский гельминтолог С. Ямагути (1959) перевел этот вид в род *Mathevotaenia* Akhumian, 1946, без подразделения последнего на подроды. Впоследствии была установлена самостоятельность рода *Opossumia* и возникла новая комбинация — *Opossumia bivittata* (Janicki, 1904) Spassky, 1987 (Спасский, 1987). Однако И. Беверидж (Beveridge, 1994) род *Opossumia* вновь объединил с *Mathevotaenia*, несмотря на существенные расхождения морфологического, зоогеографического и экологического порядка. Семейства линстовиид и скрябинохорид он опять пытается вернуть в семейство аноплоцефалид — хотя эти таксоны представляют разные надсемейства — *Linstowioidea* Fuhrmann, 1907 и *Anoplocephaloidea* Blanchard, 1891, и даже разные подотряды — *Anoplocephalata* Skrjabin, 1933 и *Davaineata* Skrjabin, 1940. Ранее линстовиид причисляли к подотряду аноплоцефалат, но мы приходим к заключению, что они представляют разные ветви генеалогического древа и что давениеиды происходят от общих предков с линстовиидами. Следовательно, эти цестоды должны входить в подотряд *Davaineata* Skrjabin, 1940. Тем самым линстовииды выпадают из состава семейства аноплоцефалид и подотряда аноплоцефалат.

По наличию крупного семяприемника род *Opossumia* сближается с подсемейством *Inversiinae* Spassky, 1987, которое объединяет линстовиид хищных плацентарных млекопитающих, тогда как *Opossumia bivittata* (Janicki, 1904) comb. n. зарегистрирована у marsupialий Южной и Центральной Америки. Видимо, дефинитивные хозяева инверсиин и опоссумин представляют разные подклассы млекопитающих — *Eutheria* и *Metatheria*.

Самостоятельность рода *Opossumia* Spassky, 1951 стала очевидной в результате перестройки системы линстовиид (Спасский, 1987). Из подсемейства линстовиин он исключается по наличию хорошо развитого веретеновидного семяприемника. По той же причине он не может входить в подсемейство матевотениин, как и в семейство *Skrjabinochoridae* Spassky, 1948. Мы ориентировочно относим его к подсемейству *Inversiinae* Spassky, 1987 и избираем типовым родом трибы *Opossumiini*, tr. n.

В связи с перемещением в другое подсемейство из подсемейства линстовиин меняется и диагноз рода *Opossumia*.

Род *Opossumia* Spassky, 1951

Диагноз (по Спасскому, 1987, с дополнением). *Inversiinae* средних размеров. Сколекс невооруженный с 4 присосками. Имеется несегментированная шейка. Стробила краспедотная. Проглоттиды многочисленные, с хорошо выраженным парусом, половозрелые почти квадратные. Экскреторных сосудов 2 пары, вентральные с поперечными анастомозами; более узкие, дорсальные, проходят (судя по рисунку Яницкого, 1904) латерально от вентральных. Половой аппарат непарный. Половые отверстия в передней половине края члеников. Половые протоки между поральными сосудами, дорсально от бокового нерва. Половой атриум невооруженный. Гонады в среднем поле членика. Семенники немногочисленные, располагаются компактно позади женских гонад, залегающих медианно. Бурса цирруса овальная, короткая, не достигает линии поральных сосудов. Семяпровод извилистый, семенные пузырьки отсутствуют. Яичник лопастной, двукрылый, компактный. Желточник позади мостика яичника. Вагина трубковидная с веретеновидным семяприемником над поральным крылом яичника. Матка разрушается, многочисленные яйца заходят в боковые поля проглоттид.

Дефинитивные хозяева — южноамериканские сумчатые. Жизненный цикл не расшифрован, промежуточным хозяином, вероятно, служат насекомые.

Типовой вид — *Opossumia bivittata* (Janicki, 1904) Spassky, 1987, syn.: *Oochoristica bivittata* Janicki, 1904; *Linstowia (Opossumia) bivittata* (Janicki, 1904) Spassky, 1951; *Mathevotaenia bivittata* (Janicki, 1904) Yamaguti, 1959 от различных сумчатых млекопитающих Южной и Центральной Америки. Он найден у представителей разных родов — *Caluromys*, *Didelphys*, *Marmosa*, *Metachirus*, но видовая идентичность этих находок нуждается в подтверждении.

Род *Inversia* Spassky, 1951 сперва был обозначен как подрод рода *Oschmarenia* Spassky, 1951, но затем (Спасский, 1987) — как самостоятельный таксон. И. Беверидж (Beveridge, 1994) неудачно включает этот род в список синонимов рода *Mathevotaenia* Akhumian, 1946, с которым он не имеет прямых

родственных связей, отличаясь наличием морфологически оформленного семяприемника и комплексом других деталей строения. Настоящие матевотении лишены семяприемника. Род *Inversia* не может быть отнесен и к трибе *Linstowiini* Fuhrmann, 1907 по тем же причинам. Кроме того, листовиины и инверсиины инвазируют маммалий разных подклассов: инверсиины — паразиты плацентарных млекопитающих, а линстовиины — однопроходных (*Prototheria*) и сумчатых (*Metatheria*).

Роды *Opossumia*, *Inversia* и ряд других линстовииид, ошибочно отнесенных (Beveridge, 1994) к семейству аноплоцефалид, мы исключаем не только из семейства *Anoplocephalidae* и одноименного надсемейства, но также из подотряда *Anoplocephalata*, так как они представляют разные крупные ветви генеалогического древа циклофиллидных цестод.

Ранее в подсемействе *Inversiinae* значились 4 рода цестод плацентарных млекопитающих (*Eutheria*): 1. *Inversia* Spassky, 1951; 2. *Atriotaeenia* Sandground, 1926, объединяющие гельминтов хищных млекопитающих (скунксы, барсуки и др.) Северной Америки и Европы; 3. *Sinaiotaeenia* Wertheim et Greenberg, 1971 от песчанок Среднего Востока; 4. *Vasoramia* Spassky, 1987 от североамериканских летучих мышей. К этим родам добавляем (с некоторым сомнением) еще 2 рода цестод марсупиалий (*Metatheria*): 5. *Paralinstowia* Baer, 1927 и 6. *Opossumia* Spassky, 1951 от южноамериканских двуутробок.

Вместе с *Inversia*, *Opossumia* и серией других, удаленных друг от друга родов линстовииид, И. Бевэридж (Beveridge, 1994) сводит в синонимы рода *Mathevotaenia* Akhumián, 1946, также и *Markewitschitaenia* Sharpilo et Korniyushin, 1975. С этим трудно согласиться по причине резкого несоответствия морфологии половозрелых особей типовых видов двух таксонов. Типовым видом маркевичитении избрана *Oochoristica erinacei* var. *rodentina* Joyeux, 1927, которая была нами отнесена к роду *Mathevotaenia* и обозначена как самостоятельный вид — *M. rodentina* (Joyeux, 1927) Spassky, 1951. Но надо принять во внимание, что это было полвека тому назад, когда надсемейства *Linstowioidea* и *Anoplocephaloidea* еще не были выделены, семейство аноплоцефалид представляло собой конгломерат, состоящий из представителей разных подотрядов — *Anoplocephalata*, *Hymenopleridata*, *Catenotaeniata*, *Davaineata* и др.; род *Mathevotaenia* числился в семействе тенииид (подотряд *Taeniata*).

При детальном исследовании строения *Mathevotaenia symmetrica* (Baylis, 1927) (типовой вид) от мышевидных грызунов Палеарктики стало очевидным, что *M. symmetrica* и *M. rodentina* представляют разные таксоны надвидового ранга. Достаточно назвать такие различия принципиального характера, как тип строения и топография внутренних органов и стробилы в целом. Например, стробила *M. symmetrica* краспедотного типа, половозрелые проглоттиды вытянуты поперечно и имеют хорошо развитый парус; продольные экскреторные сосуды не ветвятся, семенники размещаются позади и по сторонам от женских гонад, желточник довольно компактный, половой атриум без мышечного сфинктера. У *M. rodentina* стробила акраспедотная, половозрелые проглоттиды вытянуты продольно, без паруса как у скрябинохорид. Продольные экскреторные сосуды ветвятся, желточник дольчатый, вытянут в поперечном направлении, половой атриум окружен волокнами мышечного сфинктера и т. д. По совокупности морфологических показателей *Markewitschitaenia* более подходит к семейству скрябинохорид, объединяющему цестод пресмыкающихся, чем к семейству линстовииид, состоящему из гельминтов млекопитающих. Для объединения его с родом *Mathevotaenia* мы не видим оснований, и потому восстанавливаем валидность рода *Markewitschitaenia* Sharpilo et Korniyushin, 1975. Как же можно считать их синонимами, если не доказано, что они относятся к одному семейству?

Не так давно по материалу от узорчатого полоза *Elaphe dione* была описана *Markewitschitaenia sharpiloi* Spassky et Korniyushin, 1987, принадлежность которой к семейству скрябинохорид не вызывает сомнения. Более вероятно, что и *M. rodentina* относится к семейству скрябинохорид. Кроме морфологического сходства надо учитывать условия жизни гельминта и его хозяев.

Промежуточным хозяином скрябинохорид (в большинстве это виды рода *Oochoristica*) служат насекомые, которых охотно поедают ящерицы, змеи и мелкие грызуны. Многие из этих членистоногих, особенно жуки, участвуют в жизненном цикле разных видов *Oochoristica* и различных линстовиид. Однако случаи естественного заражения грызунов скрябинохоридами в литературе не отмечались, как и случаи естественного заражения бесхвостых амфибий цестодами птиц. Но в 70-х гг. было опубликовано сообщение о нахождении у лягушки *Rana montezumae* в Мексике половозрелой цестоды якобы нового вида нового рода. Однако удалось доказать (Спасский, 1977), что в данном случае в пищеварительном тракте бесхвостой амфибии прижился и достиг половой зрелости банальный паразит кур — *Metroliaesthes lucida* (Paruterinidae). Лягушки, как известно, охотно поедают насекомых — промежуточных хозяев этой парутериниды. Все зависит от условий среды. Оказывается, что при достаточно высокой температуре физиологическая специфичность упомянутой цестоды в отношении дефинитивного хозяина нарушается. Очевидно, в условиях жаркого лета в Алжире, где у песчанок (*Meriones schawi*) и домовых мышей была найдена *Markewitschitaenia rodentina*, скрябинохориды (облигатные паразиты рептилий) могут приживаться в организме теплокровных, в частности грызунов.

Можно полагать, что в нарушении гостальной специфичности *Metroleasthes lucida* и *Markewitschitaenia rodentina* в обоих случаях существенное влияние оказал термический фактор. Только в первом случае при повышенной температуре изменилась среда обитания в организме дефинитивного хозяина (изчез температурный барьер), а во втором изменился сам паразит, который адаптировался к теплему климату Алжира, как и его хозяева. Перепад температур при переходе из организма промежуточного хозяина, каковым для маркевичитений, вероятно, служат членистоногие, в кишечник теплокровного дефинитивного хозяина (грызуны), видимо, «сладился» и не оказал отрицательного влияния на организм паразита, который и до этого жил при повышенной температуре среды.

Облигатным дефинитивным хозяином маркевичитений, очевидно, служат чешуйчатые гады, поэтому считаем возможным перевести этот род из линстовиид в семейство Skrjabinochoridae. Тем самым он выпадает из состава синонимов рода *Mathevotaenia*, объединяющего цестод микромаммалий. При этом валидность рода *Markewitschitaenia* Sharpilo et Korniyushin, 1975 автоматически восстанавливается и легко решается вопрос о пребывании в его составе *Markewitschitaenia sharpiloi* Spassky et Korniyushin, 1987, облигатного паразита рептилий, принадлежность которого к семейству скрябинохорид была установлена уже в момент его первоописания.

Следует также принять во внимание высокую восприимчивость многих грызунов к не свойственным им гельминтам. Мы уже неоднократно отмечали (Спасская, Спасский, 1957; и др.) многочисленные факты обнаружения в кишечнике грызунов ценней различных семейств и подотрядов, например *Passerilepis passeris*, *P. crenata*, *Retinometra cyrtoides*, *Dilepis undula* и др. (подотряд Нуменолепидата), некоторых парутеринид (подотряд Таениата) и представителей другого класса, например, *Echinostoma revolutum* (Trematoda, Echinostomatidae). Известны даже такие случаи, когда ондатра становилась единственным (следовательно, облигатным) хозяином *Echinostoma revolutum* в отсутствии уток — автохтонных дефинитивных хозяев этой трематоды.

Итак, линстовиоидные цепни с распадающейся маткой повторно выделяются из семейства Anoplocephalidae и подотряда Anoplocephalata, восстанавливается валидность надсемейства Linstowioidea с 2 семействами — Linstowiidae и Skrijabinochoridae, которые переносятся в подотряд Davaineata. В составе семейства линстовиид выявляются 3 подсемейства: Linstowiinae Fuhrmann, 1907, Mathevo-taeniinae Akhumian, 1946 и Inversiinae Spassky, 1987. Восстанавливается валидность родов *Inversia* Spassky, 1951, *Markewitschitaenia* Sharpilo et Kornuushin, 1975 и *Opossumia* Spassky, 1951, дополнен состав подсемейства инверсиин, где насчитывается уже 6 родов цестод млекопитающих. Вводится новая триба Opossumiini, tr. n. Род *Markewitschitaenia* из семейства Linstowiidae перемещается в семейство Skijabinochoridae, объединяющее гельминтов рептилий. Этот род составляют облигатные паразиты пресмыкающихся, в том числе *M. rodentina* и *M. sharpiloi*. Высокая температура внешней среды рассматривается как фактор, иногда снижающий степень гостальной физиологической специфичности цепней.

Спаская Л. П., Спасский А. А. О паразитировании у грызунов цестод воробьиных птиц // X совещ. по паразитол. пробл. — Л., 1957. — С. 238–239.

Спасский А. А., Корнюшин В. В. О новом виде рода *Markewitschitaenia* (Cestoda, Linstowioidea) // Вестн. зоологии. — 1987. — № 2. — С. 81–83.

Beveridge I. Keys to the cestode parasites of vertebrates // CAB International, UK. — P. 17: Family Anoplocephalidae Cholodkovsky, 1902. — 1994. — P. 315–366.

Schmidt G. D. CRC Handbook of tapeworm identification. — Florida : CRC Press, Inc. Boca Ration, 1986. — 675 p.

Yamaguti S. Systema helminthum. II. The Cestodes of vertebrates. — New York ; London, 1959. — 860 p.

Другие цитированные литературные источники приведены в упомянутых определителях ленточных гельминтов.