

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт систематики и экологии животных**

На правах рукописи
УДК 591.553:599.363



ЛЫКОВА Ксения Александровна

**ЦЕСТОДЫ СЕМЕЙСТВА DITESTOLEPIDIDAE SPASSKY, 1954
(CYCLOPHYLLIDEA, HYMENOLEPIDOIDEA) РОССИИ
(МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ)**

Специальность 03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск 2005

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

Научный руководитель:

доктор биологических наук
В.Д. Гуляев

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
К.П. Федоров

кандидат биологических наук
В.С. Аниканова

Ведущая организация: Кемеровский государственный университет

Защита диссертации состоится 24 января 2006 года в 10 часов на заседании
диссертационного совета Д 003.033.01 по присуждению степени доктора
наук при Институте систематики и экологии животных СО РАН по
адресу: 630091, Россия, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

Отзывы на автореферат просим присылать по адресу: 630091, Россия,
г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Диссертационный совет.

Факс: (383)2170-973

e-mail: pc@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института системати-
ки и экологии животных СО РАН

Автореферат разослан:

«3» декабря 2005 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук
профессор



А.Ю. Харитонов

2006-4
29633

2262473

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

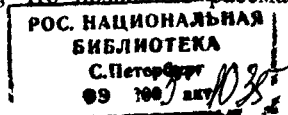
Актуальность темы. Цестоды насекомоядных млекопитающих являются специфичными гельминтами, которые образуют вместе со своими хозяевами сопряженно эволюционирующие паразито-хозяинные группировки. Наиболее обширной группой среди них являются гименолепидиды подсемейства *Pseudhymenolepidinae* Joyeux et Baer, 1935, система которых, несмотря на многочисленные фаунистические исследования, выполненные в различных регионах Европы, Азии и Америки, еще не разработана.

Согласно одной из современных систем гименолепидоидных цепней (Спасский, 1992 а, б), среди гименолепидид бурозубок выделяются несколько морфологически однородных групп. Одной из них является триба *Ditestolepidini* Spassky, 1954, представители которой не обнаружены ни у белозубок, ни у кутор. Морфологические описания большинства дитестолепидин противоречивы, что затрудняет их точную видовую диагностику и синонимику. По этой группе цестод отсутствуют определительные ключи, что приводит к большому проценту ошибочных определений дитестолепидин при фаунистических исследованиях. Между тем дитестолепидины, составляя существенную часть сообщества цестод бурозубок, часто вовлекаются в эколого-популяционные исследования паразитов насекомоядных млекопитающих (Аниканова и др., 2003, 2004 (а, б); Карпенко 1997 (а, б), 1998 (а, б), 2004; Корниенко и др. 2003; Haukisalmi, 1989). Столь же противоречивы современные представления о таксономической структуре трибы. В частности, в последнем определителе *Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates* (1994) признается самостоятельность лишь двух родов дитестолепидин – *Ditestolepis* и *Mathevolepis*. Все это делает ревизию видового разнообразия и таксономической структуры трибы приоритетной и необходимой задачей для развития систематики гименолепидоидных цестод насекомоядных млекопитающих.

Целью данной работы было изучение видового разнообразия, таксономической структуры, морфологической эволюции, филогении и экологии цестод трибы *Ditestolepidini* Spassky, 1954, паразитирующих у бурозубок России. При этом были поставлены следующие задачи:

1. Провести инвентаризацию видового богатства *Ditestolepidini* России.
2. Уточнить морфологические критерии таксонов группы, ее таксономическую структуру и положение в системе гименолепидоидных цестод.
3. Исследовать основные тенденции морфологических преобразований в филогенезе *Ditestolepidini*.
4. Охарактеризовать структуру таксонов *Ditestolepidini* различных физико-географических районов России и оценить положение *Ditestolepidini* в сообществе цестод бурозубок Северо-Восточного Алтая.

Научная новизна. Уточнены и дополнены морфологические особенности известных к настоящему времени видов семейства *Ditestolepididae* Spassky, 1954 от бурозубок России. Пересмотрены и уточнены морфологические критерии трибы *Ditestolepidini*, что позволило рассматривать



исследуемую группу цестод в ранге наиболее примитивного семейства - Ditestolepididae Spassky, 1954, st. n. - в надсемействе Hymenolepidoidea.

Получены новые данные о видовом разнообразии дитестолепидид фауны России. У бурозубок России зарегистрировано 22 вида, относящихся к 6 родам. Восстановлена валидность рода *Spasskylepis* Schaldybin, 1964. Обоснован новый род *Diorchilepis* Lykova, Gulyaev, Melnikova et Karpenko gen. n.. Описано 7 новых видов. Восстановлена видовая самостоятельность двух видов семейства Ditestolepididae. Один вид сведен в синонимы. На территории России (о. Сахалин) впервые обнаружен вид *Diorchilepis ezoensis* (Sawada et Koyashu 1991) comb. n.

Сформулировано представление о серийной стробилиации дитестолепидид как адаптации, увеличившей число одновременно созревающих проглоттид и компенсировавшей низкие темпы онтогенеза и низкий уровень дисперсии члеников-оофров у цепней, рассеивающих гексаканты во внешней среде под защитой стенки маточных члеников.

Гетерономная метамерия *Ecrinolepis*, конфлуэнция маток всех члеников маточной серии и образование синкапсул *Ditestolepis*, олигомеризация стробил *Mathevolepis* и *Ecrinolepis* впервые рассматриваются как однопавленные адаптации, снижающие дисперсию члеников-оофров во внешней среде и оптимизирующие уровень инвазии бурозубок цестодами, существующими в условиях высокой плотности. Это позволяет рассматривать высокую плотность многовидового сообщества цестод в кишечнике землероек в качестве основного биотического фактора, канализирующего направление филогенеза цестод бурозубок.

В 12 исследованных физико-географических областях у бурозубок выявлены таксоцены дитестолепидид, отличающиеся своеобразным видовым составом и структурой доминирования. Выдвинуто предположение о существовании четырех центров видообразования дитестолепидид: Восточно-Сибирского, Приморского, Сахалино-Японского и Кавказского.

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

Апробация работы и публикации. Материалы диссертации изложены на Южно-Сибирских международных научных конференциях студентов и молодых ученых "Экология Южной Сибири" (Абакан, 2000, 2001), XL Международной научной студенческой конференции "Студент и научно-технический прогресс" (Новосибирск, 2002), XXIX конференции студентов и молодых ученых КемГУ (Кемерово, 2002), международной конференции и III съезда Паразитологического общества при РАН (Санкт-

Петербург, 2003), Сибирской Зоологической конференции (Новосибирск, 2004), V Международном симпозиуме по систематике и филогении цестод (Чехия, 2005), II Межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2005). По теме диссертации опубликовано 15 научных работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы. Содержание диссертации изложено на 227 страницах машинописного текста. Работа проиллюстрирована 280 рисунками и 16 таблицами. Список литературы включает 124 работы, в том числе 26 на иностранных языках.

Благодарности. Особую признательность автор выражает своему научному руководителю д.б.н. В.Д. Гуляеву за руководство и ценные советы. Автор выражает благодарность всем сотрудникам лаборатории Паразитоценологии и ихтиологии ИСиЭЖ СО РАН, особенно к.б.н. С.А. Корниенко, к.б.н. С.В. Карпенко, к.б.н. Ю.А. Мельниковой за внимание и неоценимую помощь на разных этапах выполнения работы. Особую признательность автор выражает д.б.н. Н.Е. Докучаеву за предоставленный гельминтологический материал от бурозубок Чукотки, Колымского нагорья и Охотского побережья. Автор признателен своему первому научному руководителю Е.В. Библик (КемГУ), научившей основам исследовательской работы и пробудившей интерес к теме исследований, выражает благодарность к.б.н. В.Б. Ильяшенко и к.б.н. С.С. Онищенко (КемГУ) за помощь в определении видовой принадлежности насекомыхных млекопитающих. Автор также считает приятным долгом выразить благодарность д.б.н. Ю.Н. Литвинову и д.б.н. А.А. Легалову за ценные советы при проведении исследований.

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

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История разработки зоологической системы семейства *Ditestilepididae* Spassky, 1954

Проанализированы основные литературные источники, посвященные систематике и морфологии *Ditestolepididae*. Приведена таксономическая структура трибы, известная до настоящего исследования.

Глава 2. Материал и методы исследования

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы цестод семейства *Ditestolepididae* Spassky, 1954 от бурозубок (*Sorex*) Северо-восточного Алтая и Кузнецкой котловины и коллекция дитестолепидид из различных районов Европейской части России, Сибири и Дальнего Востока, собранные сотрудниками лаборатории Паразитоценологии и

ихтиологии ИСиЭЖ СО РАН. Материал от землероек Чукотки, Колымского нагорья и Охотского побережья передан нам д.б.н. Н.Е. Докучаевым (ИБПС ДВО РАН). Сборы *Ditostolepididae* от бурозубок Центрального Кавказа предоставлены С.В. Иржавским (Кабардино-Балкарский университет).

При анализе географического распространения цестод семейства *Ditostolepididae* Spassky, 1954 использовались как собственные, так и литературные данные (Аниканова и др., 2003, 2004 а, б; Елтышев, 1975; Иржавский, Гуляев, 2003; Карпенко, 1997 (а, б), 2004; Мельникова, Гуляев, Докучаев, 2005; Морозов, 1957; Однокурцев, 1990; Окулова и др, 2003).

Места исследования *Ditostolepididae* приурочены к физико-географическим районам России (Гвоздецкий, Михайлов, 1978; Мильков, Гвоздецкий, 1969): 1) Алтайская область - окрестности Телецкой опорной базы ИСиЭЖ, пос. Артыбаш, вскрыто 3196 бурозубок; 2) Колымская область - среднее течение р. Омолон, вскрыто 68 бурозубок; 3) Момско-Черская область - среднее течение р. Индигирки, вскрыто 43 бурозубки; 4) Буреинская область - среднее течение реки Амгунь, вскрыто 507 бурозубок; 5) Нижнеамурская область - Большехехицкий ГПЗ, вскрыто 68 бурозубок; 6) Приморье (Черные горы) - ГПЗ «Кедровая падь», вскрыто 136 бурозубок; 7) Приморье (Сихоте-Алинь) - Лазовский ГПЗ им. Л.Г. Капланова, вскрыто 68 бурозубок; 8) Сахалин – ГПЗ «Поронайский», вскрыто 159 бурозубок; 9) Анадырско-Пенжинская область – окрестности п. Шахтерский и п. Марково, вскрыто 92 бурозубки; 10) Охотская область - окрестности п. Охотск, вскрыто 54 бурозубки; 11) Камчатка - Южная и Центральная Камчатка (окрестности п. Ессо, г. Елизово), вскрыта 51 бурозубка; 12) Кавказ (Большой Кавказ, Северо-Кавказская провинция) - Зольский и Урваньский р-ны, вскрыто 132 бурозубки.

Землеройки отлавливались с помощью стандартных ловчих канавок. Порядок расположения видов бурозубок и научные названия видов зверьков в настоящей работе приняты согласно сводке “Систематика млекопитающих СССР” (Павлинов, Россолимо, 1987).

Вскрытие бурозубок производилось методом неполного гельминтологического вскрытия (Ивашкин, Контримавичус, Назарова, 1971). Собранные гельминты фиксировались по общепринятым методикам (Дубинина, 1955; Волкова, Елецкий, 1982; Быховская-Павловская, 1985).

Дальнейшая обработка собранных гельминтов проводилась в лабораторных условиях, при этом изучение морфологии и определение паразитов проводилось по постоянным или временным препаратам с помощью бинокулярной лупы МБС-10, светового микроскопа Ergoval и фазово-контрастного микроскопа Axiolab. При приготовлении постоянных препаратов цестод окрашивали уксуснокислым гематоксилином Эрлиха по стандартной методике. Для изучения строения копулятивных аппаратов (половой бursы, цирруса и вагины) стробилы цестод заключали в жидкость Фора-Берлизе. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппа-

рата РА-4 и на фазово-контрастном микроскопе Axiolab с помощью теле-системы. Все размеры в видовых описаниях червей приведены в мм.

Для решения вопросов филогении и систематики был применен кла-дистический анализ (Павлинов, 1989, 1990). Для построения кладограммы была применена программа SYNAP 420 (Байков, 1999).

При оценке степени зараженности бурозубок различных видов исполь-зовались стандартные паразитологические показатели (Федоров, 1986): экстенсивность инвазии – ЭИ (%) и ее ошибка (m); индекс обилия – ИО (экз.); интенсивность инвазии – ИИ (экз.).

Анализ структуры таксоценов дитестолепидид разных районов иссле-дования и гельминтофаунистического комплекса бурозубок Северо-Восточного Алтая проводился по принципу доминирования. В основе принципа лежит сравнение экстенсивности инвазии бурозубок отдельны-ми видами паразитов с определением меры достоверности различий меж-ду показателями зараженности, вычисленных с помощью критерия Стю-дента (Федоров, 1986; Однокурцев, Карпенко, 1992).

Для сравнения сходства (различия) таксоценов дитестолепидид разных физико-географических областей использовался коэффициент Серенсена для качественных признаков с последующим построением дендрограммы (Мэгарран, 1992).

Глава 3. Морфология и систематика цестод семейства *Ditestilepididae*, Spassky 1954

3.1. Морфологические критерии и положение трибы *Ditestolepidini* Spassky, 1954 в системе *Hymenolepidoidae* Perrier, 1897

А. А. Спасский (1954) основным морфологическим критерием *Dite-solepidini* считал серийный тип метамерии стробилы, при котором про-глоттиды закладываются одновременно группами (сериями), а последую-щее развитие члеников серии происходит синхронно, из-за чего стробила может состоять максимум из четырех серий разновозрастных проглоттид (Гуляев, Карпенко, 1998). У некоторых дитестолепидин (*Ecrinolepis* Spassky et Karpenko, 1981) членики серии имеют различную морфологию: наряду с типично гермафродитными имеются мужские проглоттиды, в ко-торых нет женских гонад. Такой тип стробилиации, впервые описанный Гу-ляевым (1991), назван гетерономной серийной стробилиацией. Однако не-давно в составе трибы описан род *Brachylepis* Karpenko et Gulyaev, 1999, отличающийся от морфологически близкого рода *Mathevolepis* Spassky, 1948 постепенным (градуальным) развитием проглоттид стробилы (Кар-пенко, Гуляев, 1999).

Кроме того, оказалось, что серийная стробилиация встречается и за пределами трибы *Ditestolepidini*. В классической форме она характерна

для некоторых видов рода *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947 из трибы Pseudhymenolepidinae (Корниенко, Гуляев, 2004). Синхронное развитие проглоттид описано у гименолепидиды *Gvosdevilepis fragmentata* (Gvosdev, 1948) (Гвоздев, Гуляев, 1996-1997). Кроме того, у некоторых *Schisto-taeniidae* - цестоды поганок (Гуляев, Коняев, 2004; Гуляев, 1992; Окороков, 1956; Рыжиков, Толкачева, 1981) - синхронно развиваются только маточные членики.

Таким образом, на основе вышесказанного становится очевидным, что признак (серийная метамерия), по которому Спасский (1954) отделил трибу Ditestolepidini от прочих Hymenolepididae, в настоящее время утратил статус основного дифференциального критерия трибы, что влечет за собой необходимость пересмотра ее диагноза и поиска новых критериев.

Общезвестно, что таксоны цестод высокого таксономического ранга (отряды) имеют характерную организацию сколекса (Дубинина, 1980). Очевидно, что морфологический консерватизм сколекса проявляется и у таксонов более низкого ранга. По крайней мере у всех без исключения Ditestolepidini сколекс имеет одинаковое строение. Невооруженный сколекс, не имеющий хоботка с крючьями, несет крупные, выступающие за его пределы, ботридиоподобные продольновытянутые присоски, между которыми в паренхиме находится апикальный мешковидный орган. До наших исследований считалось (Спасский, Карпенко, 1983), что эта структура является рудиментом хоботкового влагалища циклофиллидных цестод подотряда Hymenolepidata, имеющих сложный хоботковый аппарат. Между тем, рудиментарные или трансформированные структуры хоботкового аппарата могут быть гомологами различных его частей – хоботка, ростеллюма или хоботкового влагалища (Гуляев, Чечулин, 1996). Однако вопрос о гомологии этих структур легко решается с помощью их положения по отношению к экскреторным сосудам (Гуляев, 1998). Дело в том, что у Hymenolepididae со сложным хоботковым аппаратом экскреторные сосуды заходят внутрь хоботкового влагалища, образуя кольцевидную комиссуру в основании ростеллюма (rostellum) и никогда не проникают внутрь него.

Поскольку у цестод трибы Ditestolepidini экскреторные сосуды всегда находятся вне апикальной мешковидной структуры, мы с уверенностью можем утверждать, что она гомологична не хоботковому влагалищу, а ростеллюму. Так у Ditestolepidini при наличии ростеллюма отсутствует хоботковое влагалище - один из основных критериев семейства Hymenolepididae. В связи с этим возникает вопрос: первично или вторично отсутствие хоботкового влагалища у Ditestolepidini? Ответ на этот вопрос может быть получен при рассмотрении строения другой важнейшей системы - репродуктивной.

Основным диагностическим признаком Hymenolepididae является наличие у всех без исключения его представителей внутреннего и наружного семенных пузырьков (Скрябин, 1940). Именно по этому критерию Ну-

menolepididae дифференцируют от близкого семейства Dilepididae Furrmann, 1907, у которого нет семенных пузырьков. До настоящего времени считалось, что у дитестолепидид, как типичных гименолепидид, таковые имеются (Спасский, 1954; Карпенко, 1983; Гуляев, 1991). Однако, вопреки ранее существующим описаниям, было выявлено, что у видов родов *Mathevolepis* и *Brachylepis* (Гуляев, Карпенко, 1998; Карпенко, Гуляев, 1999) внутренний семенной пузырек отсутствует. Не был он обнаружен и у представителей *Ecrinolepis* и *Ditestolepis* (Корниенко, 2001). Внутри большой по размерам бursы цирруса, достигающей 0.2 – 0.24 мм в длину, имеются только петли семяпровода, расширяющиеся лишь при заполнении спермой, что характерно для Dilepididae и других Cyclophylloidea, не имеющих внутреннего семенного пузырька. Поскольку дитестолепидины, как и большинство гименолепидид - трехсеменниковые формы, вполне правомерно предположение о вторичной утрате ими внутреннего семенного пузырька. В частности, можно предположить, что редукция этой структуры мужского копулятивного аппарата вызвана минимизацией их стробилы. Однако у других паразитов палеарктических бурозубок - *Urocystis* и *Soricinia*, имеющих более мелкие размеры стробилы и, соответственно, проглоттид, - сохраняется типичный внутренний семенной пузырек, хотя размеры бursы цирруса в три-четыре раза меньше, чем размеры бursы цирруса у Ditestolepidini (Vaucher, 1971; Корниенко, 2001). Причем внутренний семенной пузырек сохраняется и при олигомеризации числа семенников в проглоттидах миниатюрных односеменниковых и двухсеменниковых гименолепидид землероек *Protogynella* и *Pseudodiorchis reynoldsi* (Vaucher, Duret-Dusset, 1976). Поэтому трудно выявить какие-либо морфо-функциональные причины его редукции у дитестолепидид.

Одновременная редукция внутреннего семенного пузырька и хоботкового влагалища - двух важнейших органов разных морфо-функциональных систем (фиксаторной и репродуктивной) цестод нам представляется маловероятным событием. Поэтому отсутствие у Ditestolepidini структур, принадлежащих к разным морфо-функциональным системам, мы не можем интерпретировать как результат вторичного упрощения. По-видимому, отсутствие хоботкового влагалища и внутреннего семенного пузырька у представителей данной группы гименолепидид первично. Это предположение хорошо согласуется и с филогенетической древностью хозяев, и с большим разнообразием морфологических структур этой группы циклофиллид. Данный вывод важен для понимания ее положения в системе семейства Hymenolepidoidea.

Учитывая вышеизложенное, характерными морфологическими критериями этой группы цепней следует считать отсутствие в хоботковом аппарате хоботкового влагалища и внутреннего семенного пузырька, а не серийную стробилизацию. Напротив, типичные Hymenolepididae имеют эти структуры - внутренний семенной пузырек и хоботковое влагалище в

сложном хоботковом аппарате или его дериваты у видов с невооруженным сколексом. Таким образом, Ditestolepidini с Hymenolepididae сближает лишь наличие трех семенников. Очевидно, что дитестолепидини - обособленная группа Hymenolepidoidea, у которой, в отличие от настоящих Hymenolepididae, не было сложного хоботкового аппарата и еще не возник внутренний семенной пузырек в мужском копулятивном аппарате. Поскольку отсутствие этих структур у цепней указывает на примитивность их организации, то, по нашему мнению, Ditestolepidini являются наиболее примитивной филогенетической группой надсемейства Hymenolepidoidea, таксономический ранг которой не ниже уровня семейства. В связи с этим мы выводим трибу Ditestolepidini из подсемейства Pseudhymenolepidinae Joyeux et Baer, 1935 и рассматриваем ее в качестве семейства Ditestolepididae Spassky, 1954 в надсемействе Hymenolepidoidea (Гуляев, Лыкова, 2005).

Ditestolepididae Spassky, 1954.

Hymenolepidoidea мелких размеров с относительно крупным невооруженным сколексом. Сколекс без хоботка и хоботкового влагалища. Ростеллом преобразован в апикальный орган. Присоски ботридиоподобные. Стробилиция градуальная или серийная. Вентральные экскреторные сосуды без поперечных комиссур. Имеется наружный семенной пузырек. Внутренний семенной пузырек полностью отсутствует. Матка развивается в среднем поле проглоттиды. Первоначально матка пузырьковидная или подковообразная; подковообразная матка по мере созревания гексакантов трансформируется в пузырьковидную. Инвазионные гексаканты во внешней среде остаются внутри зрелых члеников или неклеточных синкапсул. Паразиты бурозубок Евразии и Северной Америки.

Типовой род: *Ditestolepis* Soltys, 1952

3.2. Систематический обзор

В настоящее время на территории России в составе семейства Ditestolepididae Spassky, 1954 насчитывается 22 вида цестод, относящихся к 6 родам, 2 трибам.

Семейство Ditestolepididae Spassky, 1954, st. n.

(* - таксон описан впервые, ** - самостоятельность таксона восстановлена)

Триба Ditestolepidini Spassky, 1954

Под *Ditestolepis* Soltys, 1953

- 1) *Ditestolepis diaphana* (Cholodkowsky, 1906) Soltys, 1952

Под *Mathevolepis* Spassky, 1948

- 2) *Mathevolepis petrotschenkoi* Spassky, 1948
- 3) *Mathevolepis skrjabini* (Sadovskaja, 1965) Gulyaev et Karpenko, 1998
- 4) *Mathevolepis junlanae* Melnikova, Lykova et Gulyaev, 2004*
- 5) *Mathevolepis ketenchievi* Irzhavsky, Gulyaev et Lykova, 2005*

6) *Mathevolepis larbicus* Karpenko, 1982**

Род *Spasskylepis* Schaldybin, 1964**

7) *Spasskylepis ovaluteri* Schaldybin, 1964**

8) *Spasskylepis tiunovi* Lykova, Melnikova et Karpenko, 2005*

Род *Ecrinolepis* Spassky et Karpenko, 1983

9) *Ecrinolepis longibursata* (Morosov, 1957) Gulyaev, 1991

10) *Ecrinolepis macrospina* (Karpenko, 1984) Gulyaev, 1991

11) *Ecrinolepis collaris* (Karpenko, 1984) Gulyaev, 1991

12) *Ecrinolepis crassisaccata* (Sawada et Asakawa, 1992) Karpenko, 1998

13) *Ecrinolepis kontrinavichusi* Melnikova, Lykova et Gulyaev, 2004*

14) *Ecrinolepis orientalis* Melnikova, Lykova, et Gulyaev, 2005*

15) *Ecrinolepis safarbii* Irzhavsky, Gulyaev et Lykova, 2005*

16) *Ecrinolepis tripartita* (Zarnowski, 1955) Gulyaev, 1991

Род *Diorchilepis* Lykova, Gulyaev, Melnikova et Karpenko gen. n.

17) *Diorchilepis ezoensis* (Sawada et Koyasu, 1991) comb. n.

Триба *Brachylepidini* tr.n.

Род *Brachylepis* Karpenko et Gulyaev, 1999

18) *Brachylepis sorextscherskii* (Morosov, 1957) Karpenko et Gulyaev, 1999

19) *Brachylepis triovaria* (Karpenko, 1990) Karpenko et Gulyaev, 1999

20) *Brachylepis morosovi* (Karpenko, 1994) Karpenko et Gulyaev, 1999

21) *Brachylepis gulyaevi* Kornienko et Lykova, 2005*

22) *Brachylepis* sp. n.*

Приведены диагнозы надвидовых таксонов семейства Ditestolepididae, определительные таблицы триб, родов, видов, а также переописание ранее известных видов и описания новых видов семейства. Для каждого вида приводятся историческая справка, распространение, дефинитивные хозеява.

В составе рода *Mathevolepis* описано два новых вида: *M. junlanae* (Дальний Восток) и *M. ketenchievi* (Кавказ). Восстановлена видовая самостоятельность *M. larbicus*, впервые описанного от бурозубок Бурятии и Амурской области (Карпенко, 1982) как *M. larbi*. До последнего времени числившегося в синонимах *Brachylepis sorextscherskii* (Карпенко, Гуляев, 1999). Причиной синонимизации этих видов послужило представление о градуальной стробилиации *Mathevolepis larbi* и невозможность до последнего времени исследовать особенности морфогенеза стробилы на типовом материале. Новые находки *M. larbicus* у землероек (*Sorex* spp.) острова Сахалин и исследование типового материала позволили уточнить морфологические критерии этого вида гименолепидид. Исследование показало, что стробила *M. larbi* имеет серийную организацию: ее проглоттиды образуют серии, резко отличающиеся друг от друга по размерам и степени развития полового аппарата. Это позволило рассматривать *M. larbi* в качестве самостоятельного вида рода *Mathevolepis*. Видовое название данной

цестоды (*M. larbi*) нуждалось в изменении, так как оно образовано от географического названия – реки Ларба. Поэтому название *larbi* исправлено на *larbicus*

Восстановлена валидность рода *Spasskylepis* и его типового вида *S. ovaluteri*, впервые описанного от бурозубок из хвойно-широколиственных лесов среднего Поволжья (Шалдыбин, 1964). Автором вида в тексте его первоописания приведены сведения о слиянии созревающих маточных члеников и образовании синкапсулы, поэтому *S. ovaluteri* долгое время считали синонимом другой цестоды бурозубок - *Ditestolepis diaphana* (Cholodkowski, 1906) Soltys, 1952 (Vaucher, 1971; Vaucher in Czaplinski, Vaucher, 1994; Генев, 1984; Гуляев, 1991). Между тем на авторском рисунке, сопровождающим описание *Spasskylepis ovaluteri*, изображена часть стробилы, принадлежащая другому виду дитестолепидид, включающая последний членик фрагмента развивающихся проглоттид и первый членик маточной серии. На оригинальном рисунке отчетливо прослеживаются одновременность морфогенеза всех трех семенников и пузырьковидная форма молодой матки, что совершенно не свойственно *Ditestolepis diaphana* (Гуляев, 1991; Soltis, 1952). Гименолепидидные цестоды, наделенные этими признаками, первоначально обнаружены нами у землероск рода *Sorex* Кузнецкой котловины. Исследование морфологии этих цестод показало, что *Spasskylepis ovaluteri* – самостоятельный вид. В последующем, после уточнения дифференциальных признаков этой цестоды, мы зарегистрировали его во многих регионах азиатской части Палеарктики, где проводились гельминтологические исследования бурозубок, - на Центральном Кавказе (Иржавский, Гуляев, 2002), Северо-Восточном Алтае, Колымском нагорье, Чукотке, Камчатке и севере Монголии. От бурозубок Дальнего Востока описан новый вид *S. tiunovi*, у которого положение присосок, характер морфогенеза матки соответствовали диагнозу рода – *Spasskylepis*, однако отличался от типового вида значительно меньшей длиной стробилы, размерами и строением копулятивных органов.

В составе рода *Ecrinolepis* подрод *E. (Spalania)* Kornienko, 2001 (Корниенко, 2001) считаем невалидным и слабообоснованным. У видов *E. collaris* и *E. crassisaccata*, числившихся ранее в составе этого подрода, отсутствует типичное внутреннее тельце Фурмана, а имеется лишь асимметричное дорсальное вздутие базальной части цирруса. Описано два новых вида с Дальнего Востока (*E. kontrimavichusi*, *E. orientalis*) и один новый вид рода с Кавказа (*E. safarbitii*). Цестоду *Hymenolepis tripartita* (Zapowski, 1955) Vaucher, 1971 с неясной родовой принадлежностью отнесли к роду *Ecrinolepis* на основании ряда признаков: гетерономной стробилизации, наличия трех семенников, развития матки без конфлуэнции ее ветвей, маточные членики не сливаются и не образуют синкапсулы.

Обоснован новый род *Diorchilepis* gen. n., типовой и единственный вид которого - *D. ezoensis* впервые обнаружен нами на территории России

(Сахалинская область). До этого времени *D. ezoensis* (Sawada, Koyasu, 1991; Sawada, Harada, 1992) находился в составе рода *Ditestolepis*. Однако, по ряду признаков (особенно: маточные членики *Diorchilepis ezoensis* не образуют синкапсул) этот вид не может оставаться в роде *Ditestolepis* и не может быть отнесен к другим родам семейства, так как во всех члениках стробилы имеется всего два семенника.

Обнаружено два новых вида: *Brachylepis gulyaevi* (Северо-Восточный Алтай) и *B. sp. n.* (Дальний Восток) соответствующих диагнозу рода *Brachylepis*, но отличающиеся от известных представителей рода рядом признаков.

Глава 4. Морфологическая эволюция Ditestolepididae

4.1. Способы стробилиации Ditestolepididae

Представители двух филогенетических ветвей Ditestolepididae – Brachylepidini и Ditestolepidini отличаются между собой прежде всего типом стробилиации, соответственно, градуальной и серийной.

1. Градуальная стробилиация (характерна для цестод рода *Brachylepis*) – тип метагенетического поперечного деления, при котором проглоттиды в стробиле различны. В подавляющем большинстве случаев эти различия являются возрастными и выражаются в различии размеров, форме и строении члеников, отчетливо прослеживаемых по длине стробилы (Галкин, 1981; Гуляев, 2005 а, б; Спасский, 1951; Толкачева, 1991). Причем, чем больше число проглоттид в стробиле цестоды, тем более сглажены морфологические (возрастные) различия между соседними члениками и тем больший спектр возрастной изменчивости демонстрируют членики стробилы. Этот тип стробилиации назван градуальной стробилиацией (Гуляев, 1991).

2. Серийная стробилиация (один из способов синхронной стробилиации) – проглоттиды закладываются группами, а последующее развитие члеников серии происходит синхронно. Это приводит к тому, что многочлениковая стробила дитестолепидид состоит из нескольких (2-4) групп (серий) одновозрастных члеников. Подобный тип метамерии назван серийной (Спасский, 1951; 1954; 1987). Синхронная стробилиация проявляется в двух формах: гомономной и гетерономной (Гуляев, 1998).

2.1. Гомономная серийная стробилиация. Стробилиация этого типа характерна для цестод родов *Mathevolepis* и *Ditestolepis* (Ditestolepidini) (Гуляев, 1991), и, согласно нашим данным, для *Spasskylepis* (Гуляев и др, 2004).

2.1.1. Собственно гомономная стробилиация. Свойственна родам *Mathevolepis* и *Spasskylepis*. Членики смежных серий отличаются лишь размерами, формой и степенью зрелости.

2.1.2. Гомономная стробиляция с конфлуэнцией проглоттид. Характерна для рода *Ditestolepis*. В результате последовательного слияния смежных члеников, а затем конфлуэнции маток задней маточной серии образуется синкапсула. Маточный фрагмент развивается в составе стробилы до полного созревания синкапсулы (Спасский, 1947).

2.2. Гетерономная серийная стробиляция. Стробиляция этого типа впервые описана у дитестолепидид рода *Ecrinolepis* (Гуляев, 1991). Их стробила образована несколькими сериями, состоящими из гермафродитных и мужских проглоттид. Членики в серии закладываются одновременно, причем первая обычно позади второй. Мужские членики миниатюрнее гермафродитных, и обычно в каждой серии члеников их больше. В мужских проглоттидах развиваются только два семенника и копулятивный аппарат. Они лишены яичника и матки.

Стробиляция этого типа обнаружена нами также у типового вида нового рода *Diorchilepis* gen. n. – *D. ezoensis* (в печати).

4.2. Происхождение и эволюция способов стробиляции Ditestolepididae

4.2.1. Морфо-экологические причины возникновения серийной метамерии

В филогенезе различных таксонов цестод градуальная стробиляция является исходным, неспециализированным способом образования и развития проглоттид. Среди Ditestolepididae этот тип стробиляции характерен для цестод рода *Brachylepis*. Поэтому очевидно, что этот таксон является предковой формой для Ditestolepidini и что серийная стробиляция последних в филогенезе дитестолепидид возникла вторично.

Основная причина уязвимости жизненного цикла *Brachylepis* заключается в групповой диссеминации гексакантов, при которой вероятность заражения промежуточных хозяев зависит не от плодовитости отдельных проглоттид, а от числа поступающих во внешнюю среду зрелых члеников. Переход в филогенезе Ditestolepididae к серийному образованию члеников обеспечил поступление во внешнюю среду не одного, а множества оофоров, что существенно увеличило их дисперсию во внешней среде, и, следовательно, вероятность поедания их промежуточными хозяевами. Одновременно изменение стробиляции сопровождалось уменьшением размеров проглоттид и числа гексакантов, т. е. их плодовитости. Зрелые маточные членики цестод с серийной стробиляцией в несколько раз меньше зрелых члеников градуальнометамерных цестод и в них развивается в несколько раз меньшее число гексакантов.

4.2.2. Эволюция способов стробиляции Ditestolepididae

Поскольку у представителей таксона выявлено несколько форм серийной стробиляции, вполне правомерен вопрос – какая из них наименее специализирована и трансформировалась в другие в процессе филогенеза. В свете развиваемых нами представлений, наиболее примитивная форма дитестолепидин должна быть более полимерна, чем градуальнометамер-

ные *Brachylepis*. Таковыми, по нашему мнению, являются полимерные дитестолепидиды с гомономной метамерией. Среди рецентных дитестолепидид подобные стробилы имеют виды родов *Mathevolepis* и *Spasskylepis*. Однако ряд морфологических особенностей сколекса и матки этих таксонов говорят в пользу того, что не *Spasskylepis*, а полимерные *Mathevolepis*, близкие к *Mathevolepis skrjabini*, находятся в основании филогетического древа Ditestolepididae.

Далее эволюция стробилиации дитестолепидид, вероятно, шла в нескольких направлениях. Одно из них привело к возникновению гетерономных серийнометамерных стробил *Ecrinolepis* и *Diorchilepis* gen. n.. При становлении этой формы стробилиации имела место дифференциация проглоттид на гермафродитные и мужские. Другое направление привело к усложнению гомономных серийнометамерных стробил в результате слияния маток в онтогенезе члеников одной серии, в процессе становления *Ditestolepis*. В результате в общей маточной (синутеринной) полости формируется синкапсула, объединяющая под общей защитной оболочкой гексаканты всех члеников маточной серии. Причем число гексакантов в синкапсуле *Ditestolepis* достигает уровня плодовитости отдельных члеников *Brachylepis*. Но при этом вместо 20-30 члеников-оофоров, свойственных *Mathevolepis*, *Ecrinolepis* и *Spasskylepis*, от стробилы *Ditestolepis* отделяется лишь одна синкапсула. Уровень дисперсии гексакантов *Ditestolepis* во внешней среде резко сокращается. Тем самым, возникновение синкапсулы в филогенезе этих дитестолепидид аналогично процессу олигомеризации стробилы. О том, что вторичная олигомеризация стробилы являлась широко распространенным механизмом в филогенезе цестод исследуемого таксона, свидетельствует существование олигомерных форм среди *Mathevolepis* (*M. petrotschenkoi*, *M. ketenchievi*, *M. larbicus*), *Ecrinolepis* (*E. safaribii*, *E. orientalis*) и *Diorchilepis* gen. n. (*D. ezoensis*)

4.3. Эволюция морфогенеза матки

У цестод семейства Ditestolepididae матка в процессе развития может быть представлена в двух основных морфологических вариациях: подковообразной и пузырьковидной формы. Матка закладывается в виде пузырька или подковы. Пузырьковидная матка в ходе онтогенеза не меняет форму, а подковообразная матка по мере созревания гексакантов трансформируется в пузырьковидную разными способами (Корниенко, 2001). Исследуя филогенетические отношения в пределах данного семейства, мы приходим к заключению, что пузырьковидная матка в эволюционном плане - наиболее молодое образование.

Кладистическое моделирование филогенеза Ditestolepididae Spassky, 1954

Для выявления филогенетических связей между родами Ditestolepididae была построена кладограмма (рис. 1). При создании кладограммы были использованы 6 морфологических вектор-признаков:

1) серийная метамерия; 2) гетерономная стробилиция; 3) матки отдельных члеников сливаются, образуя синкапсулу; 4) закладывающаяся матка пузырьковидная; 5) первичная подковообразная матка преобразуется в пузырьковидную без слияния ее стенок. 6) наличие двух семенников в гермафродитных члениках;

Наши представления о филогенезе Ditestolepididae подтверждаются результатами кладистического анализа. Согласно полученной кладограмме, рода данного семейства объединяются в две группы, имеющие ранг триб.

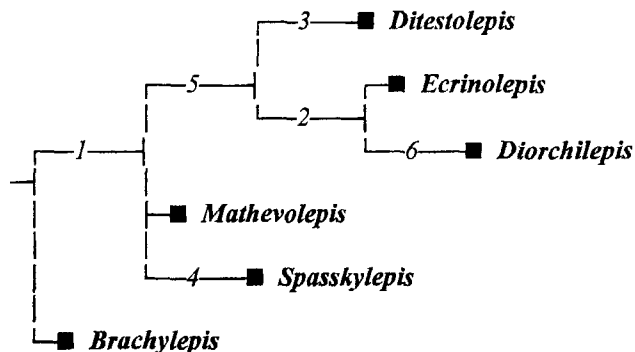


Рис. 1. Кладограмма родов семейства Ditestolepididae Spassky, 1954

Глава 5. Географическое распространение и экология цестод семейства Ditestolepididae Spassky, 1954

5.1. Особенности географического распространения цестод семейства Ditestolepididae

При сравнении сходства видовых списков исследованных таксоценов Ditestolepididae использовался коэффициент Серенсена и была построена дендрограмма (рис. 2).

Как видно из дендрограммы, таксоцены дитестолепидид Колымской и Момско-Черской областей (Северо-Восточная Сибирь) тяготеют по видовому составу к двум областям Северо-Притихоокеанской страны (Анадырско-Пезинская область и Камчатка), а таксоцены дитестолепидид Амуро-Сахалинской страны (Нижнеамурская область, Приморье) близки между собой. Сходство Западно-Берингийского фаунистического комплекса с Алтайским обусловлено тем, что видовое богатство цестод буро-зубок этих географических областей формировалось на основе Восточно-Сибирского фаунистического комплекса.

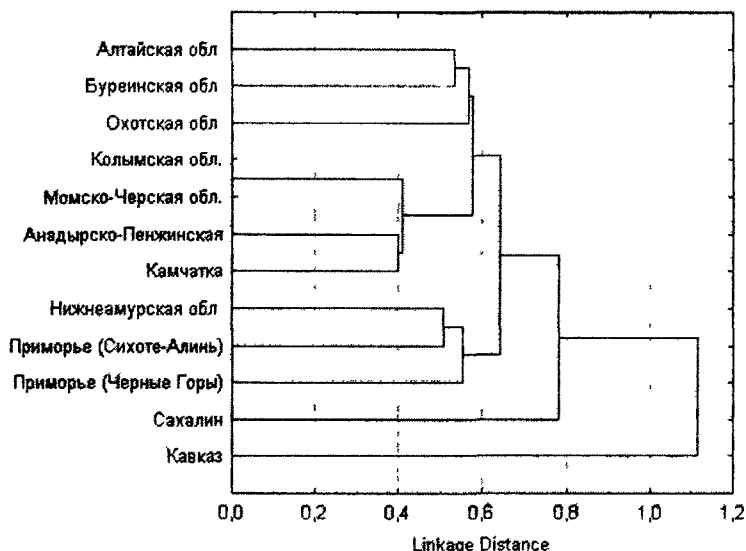


Рис. 2. Дендрограмма степени сходства 12 таксонов цестод семейства Ditestolepididae Spassky, 1954.

Изолированность острова Сахалин обуславливает обособленное положение сахалинского таксона дитестолепидид, что связано с высоким эндемизмом цестод (*Diorchilepis ezoensis*, *Ecrinolepis crassisacata*, *Brachylepis morosovi*, *Mathevolepis larbicus*) этого семейства на о. Сахалин и на Японских о-вах. Наиболее обособлен таксон дитестолепидид Кавказа. Это объясняется несколькими причинами: длительным периодом изоляции данного района от остальных регионов исследований, наличием эндемичных видов (*Mathevolepis ketenchievi*, *Ecrinolepis safarbi*) и вида, характерного для европейской фауны - *E. tripartita*.

Таким образом, можно выдвинуть предположение о существовании четырех центров видообразования дитестолепидид: Восточно-Сибирского, Приморского, Сахалино-Японского, Кавказского.

5.2. Структура таксонов Ditestolepididae разных физико-географических регионов России

Для каждой из 12 исследованных физико-географических областей приводится структура доминирования таксонов дитестолепидид и их анализ (таб.). В близких физико-географических регионах (например, Колымская и Момско-Черская, Черные горы и Сихоте-Алинь) совпадает не только видовое разнообразие таксонов дитестолепидид, но и его структура (доминируют и субдоминируют одни и те же виды цестод).

Таблица

**Структура таксоценов Ditestolepididae различных
физико-географических районов России**

Всего видов	Физико-географические районы России											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<u>Род Ditestolepis</u> <i>D. diaphana</i>	Д	Д	Д	сД	+	сД	сД	сД	сД	+	оР	Д
<u>Род Mathevolepis</u> <i>M. petrotschenkoi</i> <i>M. skryabini</i> <i>M. junlanae</i> <i>M. ketenchevi</i> <i>M. larbicus</i>	сД Р	сД	сД	Р сД	 + +	сД сД оР	Р сД	 Д оР	Д 	+		Р
<u>Род Spasskylepis</u> <i>S. ovaluteri</i> <i>S. tunovi</i>	оР	Р	Р	оР оР		сД	 оР	 оР	сД	+	Р	сД
<u>Род Ecrinolepis</u> <i>E. longibursata</i> <i>E. macrospina</i> <i>E. collaris</i> <i>E. crassisacata</i> <i>E. kontrimavichusi</i> <i>E. orientalis</i> <i>E. safarbii</i> <i>E. tripartita</i>	оР сД	сД сД	Р сД	сД Д сД	+ + +	оР Д сД оР	 оР Д Д	оР Д оР сД	 Р 	+ +	 Д	 сД сД
<u>Род Diorchilepis</u> <i>D. ezoensis</i>								сД				
<u>Род Brachylepis</u> <i>B. sorextscherskii</i> <i>B. triovaria</i> <i>B. morosovi</i> <i>B. gulyaevi</i> <i>B. sp. n</i>	оР оР			Р	+	сД	Д	оР сД				
Всего видов	8	5	5	9	9	11	8	11	4	5	3	5

Примечание: 1 – Алтайская область, 2 – Колымская область, 3 – Момско-Черская область, 4 – Бурейнская область, 5 – Нижнеамурская область, 6 – Приморье (Черные горы), 7 – Приморье (Сихоте-Алинь), 8 – о Сахалин, 9 – Анадырско-Пенжинская область, 10 – Охотская область, 11 – Камчатка, 12 – Кавказ

Д – доминант, сД – субдоминант, Р – редкий, оР – очень редкий, + – комплекс однороден, различия недостоверны

Широко распространены в Палеарктике пять видов: *Ditestolepis diaphana*, *Ecrinolepis collaris*, *E. longibursata*, *Mathevolepis petrotschenkoi* и *Spasskylepis ovaluteri*. Так *Ditestolepis diaphana* обычно является доминантом или субдоминантом в большинстве исследуемых таксоценов, лишь на Камчатке это вид редок. Подобное положение характерно для *Ecrinolepis collaris*, который в структурах изучаемых таксоценов чаще выступает в роли доминанта и субдоминанта, и только на Сахалине встречается редко. Цестода *Mathevolepis petrotschenkoi* в четырех районах входит в группу

субдоминантов, в трех является редким, а в Охотской области характеризуется наиболее высокими показателями экстенсивности инвазии. *Spasskylepis ovaluteri* и *Ecrinolepis longibursata*, наоборот, в большинстве районов, в которых они были отмечены, являются редкими или очень редкими видами. Так, *Spasskylepis ovaluteri* и *Ecrinolepis longibursata* в пяти районах редкие виды, в трех – субдоминируют.

Очень часто пять этих видов образуют ядро таксоценов дитестолепидид бурозубок изучаемых физико-географических областей, доминируя или субдоминируя в них, однако могут переходить в категории редких и очень редких видов, что говорит о пластичности таксоценов. Разнообразие таксоценов обеспечивается во многом за счет редких и очень редких видов.

5.3. Особенности зараженности бурозубок Северо-Восточного Алтая цестодами семейства Ditestolepididae Spassky, 1954

В этом разделе проведен анализ зараженности разных видов бурозубок Северо-Восточного Алтая цестодами семейства Ditestolepididae.

У бурозубок Северо-Восточного Алтая зарегистрировано 7 видов цестод семейства Ditestolepididae. Они вносят существенный вклад в поддержание зараженности бурозубок и составляют основу сообщества цестод бурозубок Северо-Восточного Алтая. Доля зараженных бурозубок цестодами исследуемого семейства равна 45% от общей зараженности.

В структуре гельминтофаунистического комплекса бурозубок Северо-Восточного Алтая представители исследуемого семейства входят во все группы доминирования. Доминантом является *Ditestolepis diaphana*, субдоминантом - *Ecrinolepis collaris*, *Mathevolepis petrotschenkoi* – редкая цестода, *M. skrjabini*, *Spasskylepis ovaluteri*, *Brachylepis sorextscherskii*, *B. gulyaevi* – очень редкие виды.

Виды *Ditestolepis diaphana*, *Ecrinolepis collaris*, *Mathevolepis petrotschenkoi* характеризуются широкой гостальной специфичностью, они инвазируют все исследованные виды хозяев. Цестоды *M. skrjabini*, *Brachylepis gulyaevi* и *Spasskylepis ovaluteri* паразитируют у обыкновенной, средней и равнозубой бурозубок. Однако некоторые виды цестод узко специфичны в выборе окончательного хозяина, что объясняется пищевыми особенностями последних. Вид *Brachylepis sorextscherskii* узко специфичен, обнаружен только у *Sorex araneus*.

Зараженность бурозубок (экстенсивность инвазии) цестодами семейства составляет - 66,01%. Обыкновенная бурозубка является дефинитивным хозяином всех цестод семейства Ditestolepididae и выполняет основную роль в сохранении обилия цестод в биоценозе и в завершении их онтогенеза. Наименьшая доля участия в поддержании потока инвазии цестод в районе исследования отмечена у *S. minutus*

ВЫВОДЫ

1. Уточнены и дополнены морфологические особенности известных к настоящему времени видов семейства Ditestolepididae Spassky, 1954 от бурозубок России. Пересмотрены и уточнены морфологические критерии трибы Ditestolepidini: характерной особенностью этой группы цепней является не серийная метамерия стробилы, а отсутствие хоботкового влагалища и внутреннего семенного пузырька - основных признаков семейства Hymenolepididae. Это позволило рассматривать эту группу цестод в ранге наиболее примитивного семейства - Ditestolepididae Spassky, 1954, st. n. - в надсемействе Hymenolepidoidea. В семействе Ditestolepididae выделены две трибы Ditestolepidini Spassky, 1954 и Brachylepidini tr.n.

2. Получены новые данные о видовом разнообразии дитестолепидид фауны России. У бурозубок России зарегистрировано 22 вида, относящихся к 6 родам. Описано 7 новых видов: *Mathevolepis junlanae* Melnikova, Lykova et Gulyaev, 2004; *Mathevolepis ketenchievi* Irzhavsky, Gulyaev et Lykova, 2005; *Spasskylepis tiunovi* Lykova, Melnikova et Karpenko, 2005; *Ecrinolepis kontrimavichusi* Melnikova, Lykova et Gulyaev, 2004; *Ecrinolepis orientalis* Melnikova, Lykova, et Gulyaev, 2005; *Ecrinolepis safarbii* Irzhavsky, Gulyaev et Lykova, 2005; *Brachylepis gulyaevi* Kornienko et Lykova, 2005.

3. Восстановлена валидность рода *Spasskylepis* Schaldybin, 1964. Обоснован новый род *Diorchilepis* Lykova, Gulyaev, Melnikova et Karpenko gen. n..

4. Восстановлена видовая самостоятельность *Mathevolepis larbicus* Karpenko, 1982 и типового вида рода *Spasskylepis* - *S. ovaluteri* Schaldybin, 1964. Вид *Soricinia longisegmentalis* Sawada et Kobayashi, 1994 сведен в синоним *Brachylepis sorextscherskii* (Morosov, 1957) Karpenko et Gulyaev, 1999.

5. На территории России (Сахалинская область) впервые обнаружен вид *Diorchilepis ezoensis* (Sawada et Koyashu 1991) comb. n.

6. Сформулировано представление о серийной стробилизации дитестолепидид как адаптации, увеличившей число одновременно созревающих проглоттид и компенсировавшей низкие темпы онтогенеза и низкий уровень дисперсии члеников-оофров у цепней, рассеивающих гексаканты во внешней среде под защитой стенки маточных члеников.

7. Возникновение в филогенезе дитестолепидид гетерономной метамерии *Ecrinolepis*, конфлуэнции маток всех члеников маточной серии и образование синкапсулы *Ditestolepis*, олигомеризация стробилы *Mathevolepis* и *Ecrinolepis*, *Diorchilepis* gen. n. впервые рассматриваются как однонаправленные адаптации, снижающие дисперсию члеников-оофров во внешней среде и оптимизирующие уровень инвазии хозяев цестодами, существующими в условиях высокой плотности. Это позволяет рассматривать высокую плотность многовидового сообщества цестод в

кишечнике бурозубок в качестве основного биотического фактора, канализирующего направление филогенеза этих цестод.

8. В каждой из 12 исследованных физико-географических областей у бурозубок выявлен таксон дитестолепидид, отличающийся своеобразным видовым составом и структурой доминирования. Выдвинуто предположение о существовании четырех центров видообразования дитестолепидид: Восточно-Сибирского, Приморского, Сахалино-Японского и Кавказского.

9. Цестоды данного семейства в биоценозе черневой тайги Северо-Восточного Алтая составляют основу (до 45%) сообщества цестод бурозубок. Причем обыкновенная бурозубка выполняет основную роль в сохранении обилия Ditestolepididae в биоценозе.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Трофимова К.А. Гельминтофауна бурозубок Кузнецкой котловины // Экология Южной Сибири – 2000 год: Материалы Южно-Сибирской международной научной конференции студентов и молодых ученых / Краснояр. гос.ун-т. – Красноярск, 2000. – Т. 1. – С. 154-156.

2. Трофимова К.А. Зараженность цестодами трибы Ditestolepidini Spassky, 1954 бурозубок Кузнецкой котловины и Северо-Восточного Алтая // Экология Южной Сибири – 2001 год: Материалы Южно-Сибирской международной научной конференции студентов и молодых ученых / Краснояр. гос.ун-т. – Красноярск, 2001. – Т. 1. – С. 118-119.

3. Трофимова К.А. Морфология и систематика цестод трибы Ditestolepidini Spassky, 1954 – паразитов бурозубок Сибири // XXIX конференция студентов и молодых ученых Кемеровского государственного университета: Сборник / Кемеровский госуниверситет. – Кемерово: Кузбассвузиздат, 2002. – С.383.

4. Трофимова К.А. Особенности зараженности цестодами насекомоядных Северо-Восточного Алтая // Материалы XL Международной научной студенческой конференции “Студент и научно-технический прогресс”: Биология / Новосиб. гос. университет. - Новосибирск, 2002 – С. 48-49.

5. Корниенко С.А., Мельникова Ю.А., Лыкова К.А. Распределение *Ditestolepis diaphana* в популяциях землероек северо-восточного Алтая // Проблемы современной паразитологии: материалы международной конференции и III съезда Паразитологического общества при РАН», ч. 1, Санкт-Петербург, 2003. - С. 211-212.

6. Мельникова Ю.А., Лыкова К.А., Гуляев В.Д. *Ecrinolepis kontrimavichusi* sp.n. (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) -- новая цестода от бурозубок Южного Приморья // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83. – №10. – С. 1275-1279.

7. Мельникова Ю.А., Лыкова К.А., Гуляев В.Д. *Mathevolepis junlanae* sp. n. (Cyclophyllidae: Hymenolepididae: Ditestolepidini) – новый вид цестод от землероек Дальнего Востока // Паразитология – 2004. - Т. 38. - Вып. 6. - С. 541-546.

8. Лыкова К.А. Положение серийнометамерных цестод трибы Ditestolepidini Spassky, 1954 в структуре паразитоценоза бурозубок Северо-Восточного Алтая // Сибирская Зоологическая конференция. Тезисы докладов всероссийской конференции, посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН. – Новосибирск. – 2004. – С. 390-391.

9. Мельникова Ю.А., Лыкова К.А., Гуляев В.Д. *Ecrinolepis orietales* sp. n. (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) – новая цестода от бурозубок Южного Приморья // Зоологический журнал. – 2005. - Т. 84. - № 6. - С. 746-749.

10. Корниенко С.А., Лыкова К.А. *Brachylepis gulyaevi* n. sp. (Cestoda: Cyclophyllidae: Hymenolepididae) – новый вид цестод землероек Северо-Восточного Алтая // Паразитология. - 2005. - Т. 39. - Вып. 3. - С. 252-256.

11. Лыкова К.А., Мельникова Ю.А., Карпенко С.В. *Spasskylepis tiunovi* sp.n. (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) – новая цестода от бурозубок Дальнего Востока // Паразитология. – 2005. - Т. 39. - Вып. 4. - С. 285-292.

12. Гуляев В.Д., Лыкова К.А. О морфологических критериях трибы Ditestolepidini Spassky 1954 // Паразитологические исследования в Сибири и Дальнем Востоке: Материалы II межрегиональной научной конференции, 15-20 сентября 2005 г. Новосибирск: издательская компания “Арт-Авеню”. - 2005. - С. 45-47.

13. Иржавский С.В., Гуляев В.Д., Лыкова К.А. *Ecrinolepis safarbii* и *Mathevolepis ketenchievi* - новые виды цестод трибы Ditestolepidini (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) от бурозубок Центрального Кавказа // Зоологический журнал. – Т. 84. - №9. – С. 1041-1049.

14. Лыкова К.А., Гуляев В.Д., Мельникова Ю.А., Карпенко С.В. *Diorchilepis* gen. n. – новый род цестод (Cyclophyllidae; Hymenolepididae; Ditestolepidini) и переописание *Diorchilepis ezoensis* (Sawada et Koyashu 1991) comb. n. от бурозубок Сахалина и Курильских островов // Зоологический журнал (в печати).

15. Лыкова К.А., Гуляев В.Д., Мельникова Ю.А., Карпенко С.В. О видовой самостоятельности *Mathevolepis larbicus* Karpenko, 1982 (Cyclophyllidae, Hymenolepididae, Ditestolepidini) // Паразитология (в печати).

№ 25 856

РНБ Русский фонд

2006-4

29633