

УДК 576,895.121 : 592 / 597(260)

**ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ЦЕСТОД ОТРЯДА
TETRAPHYLLIDEA В МОРСКИХ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И РЫБАХ И ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ
СХЕМЫ ИХ РАЗВИТИЯ**

В. В. Авдеев, Н. В. Авдеева

На основе обобщения материала и литературных данных по встречаемости тетрафиллид, а также учета пищевых связей хозяев получены данные, позволяющие судить о типах и модификациях развития рассматриваемых цестод.

Цестоды отряда *Tetraphyllidea* одна из распространенных групп ленточных червей, взрослые формы которых паразитируют в хрящевых рыбах. Личинки тетрафиллид встречаются в различных беспозвоночных и костистых рыбах. Из анализа гельминтологической литературы (Riser, 1949; MacGinitie, MacGinitie, 1949; Hyman, 1951; Euzet, 1956; Regan, 1963; Hanumantha, Madhavi, 1966; Sparks, Chew, 1966; Brown, Threlfall, 1968; Katkansky a. a., 1969; Шульц, Гвоздев, 1970; Rama Devi, 1973; Cake, 1976, 1977; Carvajal, 1977; Реймер, 1977; Meyers, 1978) видно, что циклы развития ряда тетрафиллид еще не выяснены. В целом у рассматриваемых цестод, как и у большинства псеудофиллид и трипаноринхов, развитие происходит с участием трех хозяев (триксенный тип) — первого и второго промежуточных и окончательного (Hanumantha, Madhavi, 1966; Шульц, Гвоздев, 1970; Rama Devi, 1973). Однако Юзе (Euzet, 1956) в монографии о тетрафиллидах прибрежных вод Франции приводит схему жизненных циклов, из которой видно, что автор предполагает возможным развитие этих цестод не только по триксенному, но и по диксенному типу. Как мы покажем ниже, существование двух типов развития у тетрафиллид соответствует действительности. При этом возможны различные их модификации (Авдеев, Авдеева, 1983).

Исследование жизненного цикла тетрафиллид в эксперименте связано с большими техническими трудностями, а иногда и практически невозможно. Поэтому первостепенное значение приобретает анализ материала и литературных данных по встречаемости личинок тетрафиллид в беспозвоночных и костистых рыбах, а взрослых цестод — в дефинитивных хозяевах. Это позволяет с учетом эколого-трофических связей хозяев предположить наиболее вероятные пути циркуляции по ним тетрафиллид. В свою очередь, становится возможным наметить предварительные схемы развития тетрафиллид и высказать ряд соображений о роли беспозвоночных в жизненных циклах этих цестод.

Материалом для настоящей работы послужили сборы личинок тетрафиллид, выполненные нами и другими сотрудниками лаборатории паразитологии морских животных ТИНРО с 1966 по 1982 г. во время полевых работ (побережье Курильских о-вов и Приморья) и в 41-й экспедиции в различные районы Тихого и Индийского океанов. В результате исследовано 16 735 экз. 420 видов костистых рыб и 2074 экз. 8 видов кальмаров. Плероцеркоиды тетрафиллид обнаружены у 1233 экз. 147 видов рыб и 1388 экз. всех обследованных видов кальмаров.

В результате обобщения наших и литературных данных (Monticelli, 1888, Dolfus, 1929, 1931; Yamaguti, 1934; Joyeux, Baer, 1936; Dolfus, 1958; Williams, 1968; Vivares, 1971; Cake, 1972; Phillips, Levin, 1973; Wardle, 1974; Reimer, 1975; Cake, 1977; Реймер, 1977; Euzet, 1979; Nagasawa, Marumo, 1979, и др.) установлено, что для личинок тетрафиллидей круг хозяев-беспозвоночных представлен 117 видами, принадлежащими к 7 типам животных (табл. 1). У них зарегистрированы тетрафиллидеи 16 родов. Круг хозяев — костистых рыб представлен 324 видами, входящими в состав 102 семейств и 18 отрядов (табл. 2). Обнаружены плероцеркоиды 12 родов и 1 группы морфологически близких родов. Для более полного представления о циркуляции тетрафиллидей в пищевых цепях хозяев привлечен материал по 18 родам этих цестод от 324 экз. 43 видов хрящевых рыб.

К настоящему времени не вызывает сомнения роль костистых рыб как вторых промежуточных хозяев в жизненном цикле тетрафиллидей. Относительно

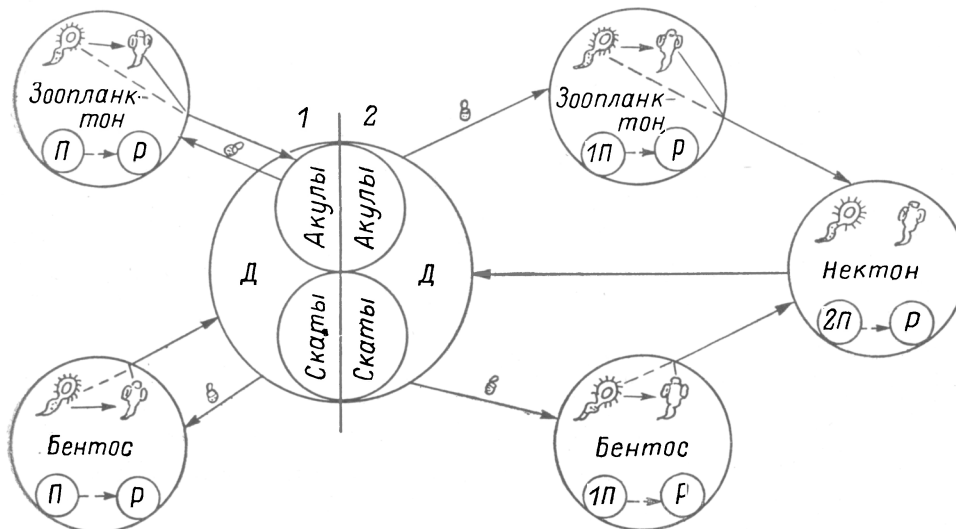


Рис. 1. Предполагаемые схемы и модификации развития тетрафиллидей.

Тип развития: 1 — диксенный, 2 — триксенный; хозяева: П — промежуточный, Р — резервуарный, Д — definitivoный.

роли беспозвоночных в развитии тетрафиллидей приводимые в литературе сведения противоречивы. Одни авторы (Riser, 1949; Hanumantha, Madhavi, 1966; Brown, Threlfall, 1968; Rama Devi, 1973; Реймер, 1977) считают, что первым промежуточным хозяином служат планктонные ракообразные, среди которых наибольшее значение имеют копеподы. О возможном участии брюхоногих моллюсков в роли второго и промежуточного хозяина высказывается Кейк (Cake, 1976, 1977). Роль резервуарного хозяина тетрафиллидей, по мнению Реймера (1977), могут выполнять щетинкочелюстные (Chaetognatha). То же предполагает Юзе (Euzet, 1979) для головоногих моллюсков.

Для того чтобы судить, насколько верны существующие сведения о роли беспозвоночных в жизненном цикле тетрафиллидей, мы обратимся к табл. 3, где помещены данные о типе питания представителей этого круга промежуточных хозяев. Мы видим, что в его состав входят планктофаги, нектофаги и бентофаги. Учитывая пищевые связи между отдельными представителями как внутри каждой из указанных группировок, так и между ними, можно предположить, что для тетрафиллидей свойственны диксенный и триксенный типы развития (рис. 1). Чтобы убедиться в существовании двух типов жизненного цикла тетрафиллидей, остановимся подробно на анализе пищевых связей всех хозяев, как основного фактора, обеспечивающего циркуляцию тетрафиллидей.

Диксенный тип развития тетрафиллидей может осуществляться с участием планктонных и бентических беспозвоночных. Паразитирование *Gastrolecithus* spp. (Linton, 1922; Guevara, 1945; Sproston, 1948; Yamaguti, 1952; наши дан-

Т а б л и ц а 3
Тип питания беспозвоночных,
зараженных плероцеркоидами тетрафиллидей

	Планктофаги	Нектофаги	Бентофаги
Coelenterata	+		
Ctenophora	+		
Nemertini			+
Annelida	+		
Arthropoda			
Copepoda	+		
Decapoda	+		
Euphausiacea	+		
Mollusca			
Gastropoda			+
Bivalvia	+		
Cephalopoda		+	+
Chaetognata	+		

ные) в гигантской акуле *Cetorhinus maximus* — пример редкого развития рассматриваемых цестод с участием планктона в роли промежуточного хозяина. Если объектом питания другого гиганта — китовой акулы *Rhiniodon typus* являются в равной степени планктон и рыбы, то *C. maximus*, имея более мощно развитый фильтрующий жаберный аппарат, питается исключительно планктоном и обитает в районах его скопления (Bigelow, Schroeder, 1948; Bass e. a., 1975; Wheeler, 1983). Сведения о типе питания окончательных хозяев (табл. 4)

Т а б л и ц а 4
Эколого-трофическая характеристика эласмобранхий,
зараженных взрослыми тетрафиллидеями (по нашим данным)

Ихтиоцен	Состав питания							Итого
	только зоопланктон	только нектон	только бентос	зоопланктон, нектон	зоопланктон, бентос	нектон, бентос	зоопланктон, нектон, бентос	
Неритический	1	5	3			18		27
Нерито-океанический		4				9		13
Океанический		3						3
Итого	1	12	3			27		43

Примечание. Здесь и в табл. 5 цифрами обозначено число видов хозяев, зараженных тетрафиллидеями.

имеющихся в нашем материале взрослых тетрафиллидей указывают, что из 43 видов хрящевых рыб больше половины в своем питании используют бентос. Это дает основание предположить, что диксенный тип развития с участием бентических беспозвоночных для тетрафиллидей более распространен.

При диксенном типе развития тетрафиллидей не исключено участие резервуарного хозяина. Если роль промежуточного хозяина выполняют в основном активные фильтраторы (среди зоопланктона — веслоногие и другие ракообразные, реже сальпы, а среди бентоса — в основном двустворчатые моллюски и декаподы), способные поглощать яйца, то роль резервуарного хозяина могут выполнять хищники. Так, из числа беспозвоночных зоопланктона, у которых зарегистрированы личинки тетрафиллидей, роль резервуарного хозяина выполняют кишечнорастворные, гребневиковые, щетинкочелюстные и пелагические полихеты (*Tomopteris* sp.), способные поедать более мелких планктонных жи-

Т а б л и ц а 5
 Эколого-трофическая характеристика костистых рыб,
 зараженных плероцеркоидами тетрафиллидей

Ихтиоцен	Состав питания							Итого
	только зоопланктон	только нектон	только бентос	зоопланктон, нектон	зоопланктон, бентос	нектон, бентос	зоопланктон, нектон	
Неритический	51	61	64	12	20	70	5	283
Нерито-океанический	14	2		4			2	22
Океанический	8	10		1				19
Итого	73	73	64	17	20	70	7	324

вотных. Среди беспозвоночных бентоса резервуарными хозяевами могут быть брюхоногие моллюски и немертины.

При триксенном типе развития тетрафиллидей роль первого промежуточного хозяина выполняют беспозвоночные планктона и бентоса. Возможно подключение резервуарного хозяина из числа этих животных. Вторым промежу-

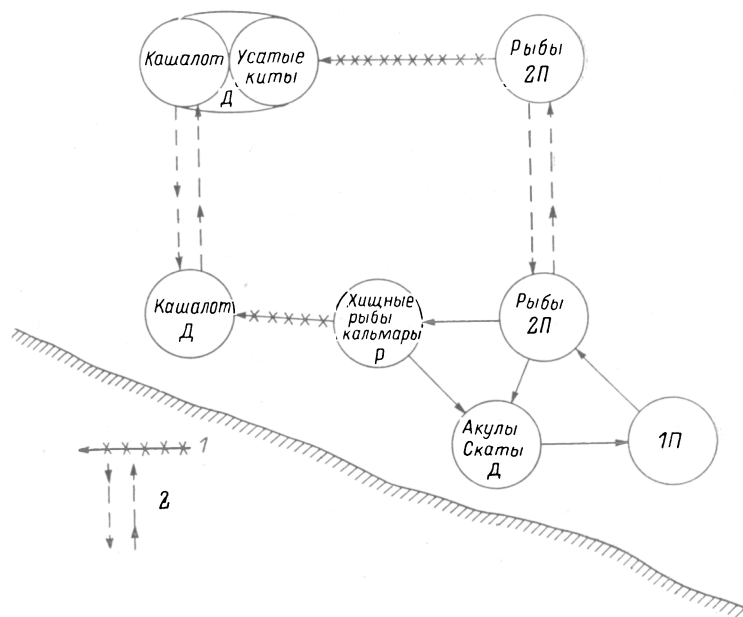


Рис. 2. Предполагаемая схема развития тетрафиллидей в водах Антарктики.
 1 — тупиковое направление в развитии тетрафиллидей; 2 — вертикальная миграция хозяев.
 Остальные обозначения, как на рис. 1.

точным хозяином являются представители нектона и в первую очередь костистые рыбы. Широкая встречаемость плероцеркоидов тетрафиллидей в этой ныне господствующей в ихтиофауне группе рыб, где, как видно из табл. 5, можно встретить монофагов и полифагов, дает основание считать, что для этих cestод развитие с участием двух промежуточных хозяев является преобладающим. Для тетрафиллидей с триксенным типом развития не исключено участие резервуарных хозяев из числа представителей нектона. В зависимости от последовательности пищевых связей ими могут быть крупные рыбы или головоногие моллюски, питающиеся рыбой.

Сопоставление пищевых связей беспозвоночных и позвоночных животных, входящих в круг хозяев тетрафиллидей, показывает, что в тех случаях, когда

второй промежуточный или резервуарный хозяин становятся объектом питания неспецифичных для рассматриваемых цестод животных, возникают условия, приводящие к тупику в развитии соответствующих цестод. Такой вариант онтогенеза для некоторых тетрафиллид возможен, например, в Антарктике.

По нашим данным, ряд белокровных рыб и нототениевых заражены плероцеркоидами рода *Phyllobothrium*. Как известно, эти промежуточные хозяева, обитая в шельфовой зоне на глубине, способны совершать суточные вертикальные миграции в приповерхностные воды, где они питаются планктонными ракообразными (в основном крилем). В свою очередь они становятся объектом питания усатых китообразных (рис. 2). Создаются условия для попадания личинок тетрафиллид в неспецифичного хозяина. Не исключено, что такой путь развития свойствен плероцеркоидам *Phyllobothrium delphini*, которые, паразитируя в китах, не развиваются в половозрелых цестод (Скрябин, 1965, 1972). Попадание *Ph. delphini* в представителя зубатых китов — кашалота — происходит на глубине, куда он ныряет для поедания кальмаров и крупных рыб, являющихся резервуарными хозяевами тетрафиллид.

Несомненно, рассмотренные выше пищевые связи хозяев далеко еще не полностью отражают многообразие путей циркуляции тетрафиллид в Мировом океане. Тем не менее уже сейчас становится очевидной реальность существования диксенного и триксенного типов развития этих цестод.

Л и т е р а т у р а

- А в д е е в В. В., А в д е е в а Н. В. Пути циркуляции тетрафиллид в биоценозах Мирового океана и предполагаемые схемы их развития. — В кн.: Тез. докл. 2-го съезда паразитологов. Киев, 1983, с. 17—19.
- Р е й м е р Л. В. Личинки цестод планктонных беспозвоночных Атлантического океана у побережья Северо-западной Африки. — Паразитология, 1977, т. 11, вып. 4, с. 309—315.
- С к р я б и н А. С. Личиночные формы гельминтов от морских млекопитающих. — В кн.: Морские млекопитающие. М., Наука, 1965, с. 311—316.
- С к р я б и н А. С. Личинки цестод рода *Phyllobothrium* van Beneden, 1850 (Tetraphyllidea) паразитирующие у китов и других морских животных. — Паразитология, 1972, т. 6, вып. 5, с. 426—436.
- Ш у л ь ц Р. С., Г в о з д е в Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. 1. М., Наука, 1970. 492 с.
- В а с s А. J., D'A u b r e y J. D., K i s t n a s a m y N. Sharks of the east coast of Southern Africa. IV. — Oceanographic research institute, 1975, N 3, 102 p.
- В и г е л о w Н. В., S c h r o e d e r W. S. Fishes of the Weste North. — Memoir sears foundation for marine research, 1948, N 1. 571 p.
- В р о u n Е. L., T h r e l f a l l W. Helminth parasites of the Newfoundland shortfinned squid *Illex illecebrosus illecebrosus* (Lesuer) (Cephalopoda : Decapoda). — Canad. J. Zool., 1968, vol. 46, N 5, p. 1059—1070.
- С а k e Е. W. Larval cestode infections in several edible bivalve mollusks from the vicinity of St-Teresa Beach, Florida. — Proc. nat. Shellfish Association, 1972, vol. 63, p. 1.
- С а k e Е. W. A key to larval cestodes of shallow-water, benthic mollusks of the northern Gulf of Mexico. — Proc. Helminthol. Soc. Wash., 1976, vol. 43, N 2, p. 160—171.
- С а k e Е. W. Larval cestode parasites of edible mollusks of the north-east Gulf of Mexico. — Gulf. Res. Repts., 1977, vol. 6, N 1, p. 1—8.
- С а r v a j a l J. Description of the adult and larva of *Caulobothrium myliobatidis* sp. n. (Cestoda : Tetraphyllidea) from Chile. — Parasitol., 1977, vol. 63, N 1, p. 99—103.
- Д о л л ф у s R. Ph. Addendum à mon «Énumération des Cestodes du plancton et des invertébrés marins». — Ann. Parasitol. hum. et comp., 1929, vol. 7, p. 325—347.
- Д о л л ф у s R. Ph. Nouvel addendum à mon «Énumération des Cestodes du plancton et des invertébrés marins». — Ann. Parasitol. hum. et comp., 1931, vol. 9, p. 552—560.
- Д о л л ф у s R. Ph. Faune marine des Pyrenees — Orientalis. Fask. I. Cephalopodes par K. Wirz Parasites de Cephalopodes par R. Ph. Dollfus de la Méditerranée et de l'Atlantique européen (Univ—Paris). — Montpellier, Causse, Graille, Castelneau, 1958. 72 p.
- Е u z e t L. Theses présentées à la Faculté des Sciences Naturelles: I Recherches sur les cestodes tétraphyllides des séliaciens des cotes de France. — Causse, Graille et Castelneau, Montpellier, 1956. 263 p.
- Е u z e t L. Role et place des mollusques dans le cycle évolutif des cestodes. — Haliotis, 1979, vol. 8, p. 115—120.
- Г u e v a r a P. D. Cestodes del genero *Dinobothrium*, parasitos de grandes selacios, pescados en las costas espanolas. — Rev. Iber. Parasit., tomo extraordinario, 1945, p. 260—270.
- Н а n u a n t h a R. K., М а d h a v i R. Tetraphyllidean larva (Cestoda) in the copepod, *Eucalanus subcrassus* Giesbrecht, 1888 of Waltair coast, bay of Bengal. — Curr. Sci., 1966, vol. 35, p. 70.

- H y m a n L. H. Invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acoelomate Bilateria. — McGraw-Hill Book Co., N. Y., 1951, vol. 2. 550 p.
- J o y e u x C., B a e r J. G. Cestodes. Faune de France. Paris, 1966, vol. 33. 613 p.
- K a t k a n s k y S. C., W a r n e r R. W. Infestation of the rough-sided little-neck clam, *Protothaca laciniata*, in Morro Bay, California, with larval cestodes (*Echeneibothrium* sp.). — *J. Invertebr. Pathol.*, 1969, vol. 13, N 1, p. 125—128.
- L i n t o n E. A new cestode from the man eater and mackerel sharks. — *Proc U. S. Nat. Mus.*, 1922, vol. 61, N 2433, p. 1—6.
- M a c G i n i t i e G. E., M a c G i n i t i e N. Natural history of marine animals. McGraw-Hill, New York, 1949. 473 p.
- M e y e r s I. R. Prevalence of fish parasitism in Raritan Bay, New Jersey. — *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 1973, vol. 45, N 1, p. 120—128.
- M o n t i c e l l i F. S. Contribuzioni allo studio della fauna elmintologica del Golfo di Napoli. 1. Ricerche sulle *Scolex polymorphus* Rud. — *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, 1888, vol. 8, p. 85—152.
- N a g a s a w a S., M a r u m o R. Parasites of chaetognats in Suruga Bay, Japan. — *La mer* (Bulletin de la Societe franco-japonaise d'oceanographie), 1979, vol. 17, N 3, p. 127—136.
- P h i l l i p s P. J., L e v i n N. L. Cestode larvae from Scyphomedusae of the gulf of Mexico. — *Bull. Mar. Sci.*, 1973, vol. 23, N 3, p. 574—584.
- R a m a D e v i P. Tetracystid larva (Cestoda) in the gastropod, *Murex trapa* Röding, off Waltair Coast, Bay of Bengal. — *Current Science*, 1973, vol. 42, N 2, p. 63—64.
- R e g a n J. D. A cestode plerocercoid from the Crowned Conch. — *Quart. Journ. Florida Acad. of Science*, 1963, vol. 26, N 2, p. 184—187.
- R e i m e r L. W. Cestodenlarven in Wirbellosen der Küste von Madras. — *Angew. Parasitol.*, 1975, Bd 1, N 1, S. 2—6.
- R i s e r N. W. Studies on the Tetracystida. — *Stanford Univ. Bull.*, 1949, vol. 8, N 24, p. 96—97.
- S p a r k s A. K., C h e w K. K. Cross infestation of the littleneck clam, *Venerupis staminea*, with a larval cestode (*Echeneibothrium* sp.). — *J. Invertebr. Pathol.*, 1966, vol. 8, N 3, p. 413—416.
- S p r o s t o n N. On the genus *Dinobothrium* van Beneden (Cestoda) with a description of two new species from sharks and a note on *Monorygma* sp. from the electric ray. — *Parasitology*, 1948, vol. 39, N 1—2, p. 73—90.
- V i v a r e s C. P. Etude des parasites des Crustacés Décapodes Brachyours: Nemertes et larves de Cestodes. — *Annales du parasitologie (Paris)*, 1971, vol. 46, N 1, p. 1—9.
- W a r d l e W. J. A survey of the occurrence, distribution and incidence of infection of helminth parasites of marine and estuarine Mollusca from Galveston, Texas. — Unpublished Ph. D. Dissertation. Texas A et M Univ., College Station, Tex., 1974. 322 p.
- W h e e l e r A. Key to the fishes of Northern Europe. — Frederick Warne, 1983. 429 p.
- W i l l i a m s H. H. The taxonomy, ecology and host-specificity of some *Phyllobothriidae* (Cestoda: Tetracystida) a critical revision of *Phyllobothrium* Beneden, 1849 and comments on some allied genera. — *Trans. Roy. Soc. A* 253, 1968, p. 231—308.
- Y a m a g u t i S. Studies on the helminthofauna of Japan. Part 4. Cestodes of fishes. — *Japan. J. Zool.*, 1934, vol. 6. 112 p.
- Y a m a g u t i S. Studies on the helminthofauna of Japan. Part 49. Cestodes of fishes II. — *Acta Med. Okayama*, 1952, vol. 8, N 1. 78 p.

Тихоокеанский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
Владивосток

Поступила 18 VI 1984
после доработки 8 II 1985

OCCURRENCE OF CESTODES OF THE ORDER TETRAPHYLLEIDA IN MARINE
INVERTEBRATES AND FISHES AND PROBABLE SCHEMES OF THEIR DEVELOPMENT

V. V. Avdeev, N. V. Avdeeva

S U M M A R Y

Material and literary data on the occurrence of tetracystids in invertebrates and fishes as well as consideration of food links of hosts at all developmental stages of cestodes suggest that the life cycle of these cestodes is accomplished according to bixenic and trixenic developmental types. Modifications of life cycles are possible.