ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, том 99, № 8, с. 866–876

УДК 619:576-893.1

# ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОСВЯЗИ ЦИКЛОФИЛЛИДНЫХ ЦЕСТОД (CYCLOPHYLLIDEA VAN BENEDEN IN BRAUN 1900)

**© 2020 г. С. О. Мовсесян[a, b, *], М. С. Панайотова-Пенчева[c], Н. Б. Теренина[a], М. А. Никогосян[b], М. В. Воронин[a]**

[a] *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия*

[b] *Институт зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, 0014 Армения*

[c] *Институт экспериментальной морфологии, патологии и антропологии с музеем БАН, София, 1113 Болгария*

**e-mail: movsesyan@list.ru*

Поступила в редакцию 12.03.2019 г.
После доработки 24.06.2019 г.
Принята к публикации 03.10.2019 г.

Разработана современная таксономическая структура цестод отряда Cyclophyllidea (цепни). Валидными признаны 7 подотрядов, 25 семейств и 26 подсемейств. Внесены коррективы в систематический ранг и авторство ряда семейств. Обсуждены литературные данные по молекулярной филогении указанной группы цестод, а также положение Tetrabothriata и Mesocestoidata в составе данного отряда. Предложены наиболее характерные морфологические признаки для каждого подотряда гельминтов, входящих в состав отряда циклофиллид: Acoleata Skrjabin 1940, Anoplocephalata Skrjabin 1933, Davaineata Skrjabin 1940, Hymenolepidata Skrjabin 1940, Mesocestoidata Skrjabin 1940, Taeniata Skrjabin et Schulz 1937, Nematotaeniata Spassky 1958.

*Ключевые слова:* цепни, морфология, таксоны, классификация

**DOI:** 10.31857/S0044513420060112

Динамика развития систематики циклофиллидных цестод приведена в работе Скрябина (1940), опубликованной в “Зоологическом журнале” (т. XIX, вып. 1). Согласно ей, можно выделить следующую последовательность, начиная от Карла Линнея (1758), обосновавшего род *Taenia*: Гёце (Goeze, 1782) удалось дифференцировать 29 видов цестод из отряда Cyclophyllidea. В то время признаками для определения видов цестод служили строение фиксаторных элементов сколекса и характер расположения половых отверстий. На основании этих критериев Дюжардин (Dujardin, 1845) подразделил всех цепней на семь групп, не придавая им таксономического ранга. Вайнланд (Weinland, 1858) пытался построить систематику цепней на основе структуры яйцевых оболочек: толстые или нежные оболочки. Данный признак не оправдал возлагавшихся на него надежд.

Райе (Railliet, 1893) распределил всех цепней между четырьмя подсемействами: Cystotaeniae, Cystoidotaeniinae, Anoplocephalinae, Mesocestoidinae. Эта систематика также была основана на данных внешней морфологии, без учета анатомической структуры внутренних органов. Холодковский (1912) указывает, что Браун (Braun, 1900) все семейство Taeniidae подразделяет на следующие 9 подсемейств: Mesocestoidinae, Acoleinae, Amabilliinae, Copesominae, Tetrabothriinae, Anoplocephalinae, Dipylidiinae, Davaineinae и Taeniinae.

Скрябин (1940) считает, что наиболее приемлемой для того времени оказалась классификация цепней, предложенная Фурманном (Fuhrmann, 1907; 1932). Согласно этой классификации все циклофиллидные цестоды были разделены на 11 семейств, которые включали 136 самостоятельных родов. В 1936 г. Фурманн обосновал еще одно новое семейство Progynotaeniidae (Fuhrmann, 1936), а Скрябин и Шульц в 1938 г. – семейство Thysanosomatidae (цит. по Скрябин, 1940). Таким образом, число семейств отряда Cyclophyllidea достигло 13, а число родов – около 140.

Включение в состав одного отряда Cyclophyllidea большого количества разнообразных видов осложнило работу исследователей в связи с отсутствием более совершенной классификации этих цестод. Поэтому с целью совершенствования систематики цестод отряда Cyclophyllidea Скрябин (1940) провел сравнительный анализ морфолого-анатомической структуры этой группы и, с учетом филогенетических особенностей отдельных органов, предложил новый таксон ранга подотряда. Основываясь на этом, он предложил свою систематику циклофиллид и распределил все их видовое разнообразие между семью подотрядами: Davaineata Skrjabin 1940, Anoplocephalata Skrjabin 1933, Hymenolepidata Skrjabin 1940, Acoleata Skrjabin 1940, Taeniata Skrjabin et Schulz 1937, Mesocestoidata Skrjabin 1940, Tetrabothriata Skrjabin 1940.

Анализ литературных данных по молекулярно-генетическому исследованию отдельных таксонов из отряда Cyclophyllidea показывает, что за последние годы внесен значительный вклад в установление филогенетических связей между систематическими группами этих цестод.

Подробные исследования по изучению цестод семейства Dilepididae Fuhrm., 1907 от птиц отряда голенастых (Ciconiiformes) из Италии приведена в монографии Бона (Bona, 1975). В итоге у этих птиц был диагностирован 61 вид дилепидидных цестод. При этом 43 вида, принадлежащих к 6 родовым таксонам, было обнаружено у птиц семейства цаплевых (Ardeidae) и 18 видов цестод, принадлежащих к 6 родовым таксонам — у птиц семейства аистовых (Ciconiidae).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Подробные методика и техника приготовления препаратов цестод и их изучения приведена в нашей работе (Матевосян, Мовсесян, 1977). В целом, были использованы общепринятые в гельминтологии методы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей работе нами проанализированы результаты многолетних собственных исследований (Мовсесян, 2003; Мовсесян, 2017 и др.) и данных литературы.

Предложенный Скрябиным (1940) новый таксономический ранг “подотряд” послужил основой для разработки систематики цестод отряда Cyclophyllidea. В семь обоснованных подотрядов были сгруппированы таксоны ранга подсемейств и семейств: 16 и 14, соответственно.

В дальнейшем исследователями гельминтологической школы академика К.И. Скрябина были изданы 14 томов “Основ цестодологии”, содержащие описания видового разнообразия циклофиллид по подотрядам, начиная с аноплоцефаллят (Спасский, 1951, т. 1) до аплопараксид из подотряда Hymenolepidata (Бондаренко, Контримавичус, 2006, т. 14). Данные по гименолепедидам были приведены в монографиях (Скрябин, Матевосян, 1945; 1948; Спасский, 1963). В итоге, все видовое многообразие циклофиллид было распределено между семью подотрядами: Davaineata Skrjabin 1940, Anoplocephalata Skrjabin 1933, Hymenolepidata Skrjabin 1940, Acoleata Skrjabin 1940, Taeniata Skrjabin et Schulz 1937, Mesocestoidata Skrjabin 1940, Tetrabothriata Skrjabin 1940.

При классификации ряда таксонов циклофиллид Корнюшин (1989) придерживается распределения их по следующим надсемействам: Davaineoidea Braun 1900, Biuterinoidea Meggitt 1927, Paruterinoidea Fuhrmann 1907. Подробные сведения о видовой структуре надсемейства Paruterinoidea приведена в монографии Матевосян (1969).

Между тем, Спасский (2017) предлагает совершенно иную систематику для циклофиллидных цестод. При этом всех цепней он распределяет между следующими семью подотрядами (из которых три создано самим Спасским): Nematotaeniata Spassky 1958, Skrjabinorchata Spassky 2002, Linstowiata Spassky 2001, Anoplocephalata Skrjabin 1933, Davaineata Skrjabin 1940, Taeniata Skrjabin et Schulz 1937, Hymenolepidata Skrjabin 1940. Структура каждого подотряда раздроблена на многочисленные таксоны разных уровней: надсемейств, семейств, подсемейств, трибы, роды и т.п. Все это привело к тому, что работать, пользуясь указанной системой, по циклофиллидным цестодам стало проблематичным.

В иностранной литературе в систематике цестод таксон ранга подотряда, как правило, отсутствует. В структуре отряда Cyclophyllidea приводятся таксоны ранга семейств. Так, в определителе цестод Ямагути (Yamaguti, 1959) систематика циклофиллидных цестод приводится по классам хозяев — от рыб до млекопитающих. В структуре Cyclophyllidea у амфибий имеется одно семейство этих цестод Nematotaeniidae Lühe 1910, у рептилий – 3 (Nematotaeniidae Lühe 1910, Anoplocephalidae Cholodkovsky 1902, Dilepidae Railliet et Henry 1902), у птиц – 12, и у млекопитающих – 9. Общими для птиц и млекопитающих оказались следующие 7 семейств: Mesocestoididae Perrier 1897; Tetrabothriidae Linton 1891; Anoplocephalidae Cholodkovsky 1902; Davaineidae Fuhrmann 1907; Dilepididae Railliett et Henry 1909; Hymenolepidi-

dae Railliett et Henry 1909; Taeniidae Ludwig 1886 (Bona, 1975).

Халил, Джонс и Брэй в определителе цестод позвоночных (Khalil, Jones, Bray, 1994) таксон ранга подотряда также не указывают, ограничиваясь перечислением 15 семейств, а Шмидт, Робертс и Янови (Schmidt, Roberts, Janovi, 2000) ограничиваются 7 семействами: Taeniidae, Hymenolepididae, Davaineidae, Dilepididae, Anoplocephalidae, Mesocestoididae, Dioecocestidae.

Учитывая особенности морфологии и выраженную специфичность тетработриат к морским и океаническим птицам и млекопитающим, Темирова С.И. и Скрябин А.С. (1978) вывели эту группу цестод из отряда Cyclophyllidea. Указанные авторы включили тетработриат в отряд Tetraphyllidea (Beneden 1849) Carus 1863. Мы считаем такое изменение обоснованным. В составе тетработриат в настоящее время зарегистрировано 52 вида.

В последние десятилетия, в связи с развитием молекулярно-генетических методов, был предпринят ряд попыток их применения для уточнения взаимоотношений в отряде циклофиллидных цестод. В частности, в публикации Марьё (Mariaux, 1998) описывается изучение молекулярной филогении (на основе фрагмента 18S рДНК) 47 видов гельминтов, в том числе 45 видов из 10 отрядов, принадлежащих к классу Eucestoda. В качестве контроля взяты по 1 виду Monogenea и Amphilinidea. Циклофиллидами среди них были представители семейств Hymenolepididae, Davaineidae, Dilepididae, происхождение которых автор оценил как монофилетическое. В результате исследований автор пришел к выводу, что сем. Taeniidae является базальной группой (наиболее близкой к общему предку), а сем. Mesocestoidae необходимо вывести из состава Cyclophyllidea. В работе была предложена дендрограмма структуры отряда Cyclophyllidea на основе метода максимальной парсимонии. Кроме того, автор считал необходимым интегрировать цестод отрядов Pseudophyllidea и Tetraphyllidea. В данной работе поддерживается гипотеза (Hoberg et al., 1997) о близости между собой отрядов Pseudophyllidea, Caryophyllidea и Spatheobothriidae, как и отрядов Nippotaeniidea и Cyclophyllidea. Между тем, в тот момент автор ограничился небольшим количеством исследованных видов и семейств, и лишь одним фрагментом ДНК, так что основным значением работы была демонстрация возможностей метода.

Впоследствии группой Марьё (Mariaux et al., 2017) проведена (за 2008–2016 гг.) огромная работа по инвентаризации мировой фауны циклофиллидных цестод птиц и млекопитающих. В этой работе даются морфологическая характеристика циклофиллид, география изученных экземпляров цестод, их хозяева и места распространения. Даны фотографии ряда видов изученных цестод. Значительный объем исследований посвящен вопросам филогении и взаимоотношений таксонов циклофиллид. Результаты молекулярно-генетических исследований приведены на диаграмме (рис. 1), из которой явствует, что авторы склоняются к выведению из структуры отряда Cyclophyllidea семейства Mesocestoididae. Кроме того, обсуждаются и другие вопросы сходства, дивергенции или происхождения отдельных групп циклофиллид и их монофилетические или полифилетические корни.

В итоге авторы в структуре отряда Cyclophyllidea признают валидными 437 родовых таксонов, в том числе 20 новых. Эти родовые таксоны распределены между 16 семействами. Не определена принадлежность родов: *Qventinia* Spasskii 1969, *Deltokeras* Roeggiff 1927, *Anoplotaenia* Beddard 1911, *Dasyurotaenia* Bedard 1912, *Insinuarotaenia* Spassky 1948.

Серьезным недостатком данной работы являются отсутствие таксона ранга подотряда, на основе которого Скрябиным (1940) была разработана систематическая классификация циклофиллид. К сожалению, в работе Марьё (Mariaux et al., 2017) имеются также многочисленные некорректные моменты в названиях семейств и в их авторствах. Так, в случае семейства Acoleidae Fuhrmann 1907 авторы приводят некорректную дату 1899 г., в то время как это – дата обоснования подсемейства Acoleinae Fuhrmann 1899, которое было возведено Фурманом в ранг семейства только в 1907 г. Семейство Davaineidae (Braun 1900) Mola 1929 создано не Брауном, как в указанной работе, а Мола на основе подсемейства Davaineinae. В истории создания семейства Dipylidiidae Райе (Railliett), в отличие от того, как это указано в работе (Mariaux, 2017), не принимал никакого участия. Оно было обосновано Матевосян на основе предшествовавших работ Мола (Матевосян, 1963). Относительно приведенного в работе семейства Paruterinidae Fuhrmann 1907 – этот таксон у Фурмана числится в ранге подсемейства Paruterininae Fuhrm. 1907, в то время как семейство парутеринид обосновано Скрябиным (1940). Что касается правописания названия семейства Dioecocestidae, то оно уже вошло в разные издания, однако, Рыжиков и Толкачева (1981) вносят корректировку в орфографию – Dioicocestidae (отмечая старое написание в качестве синонима). Это, по-види-

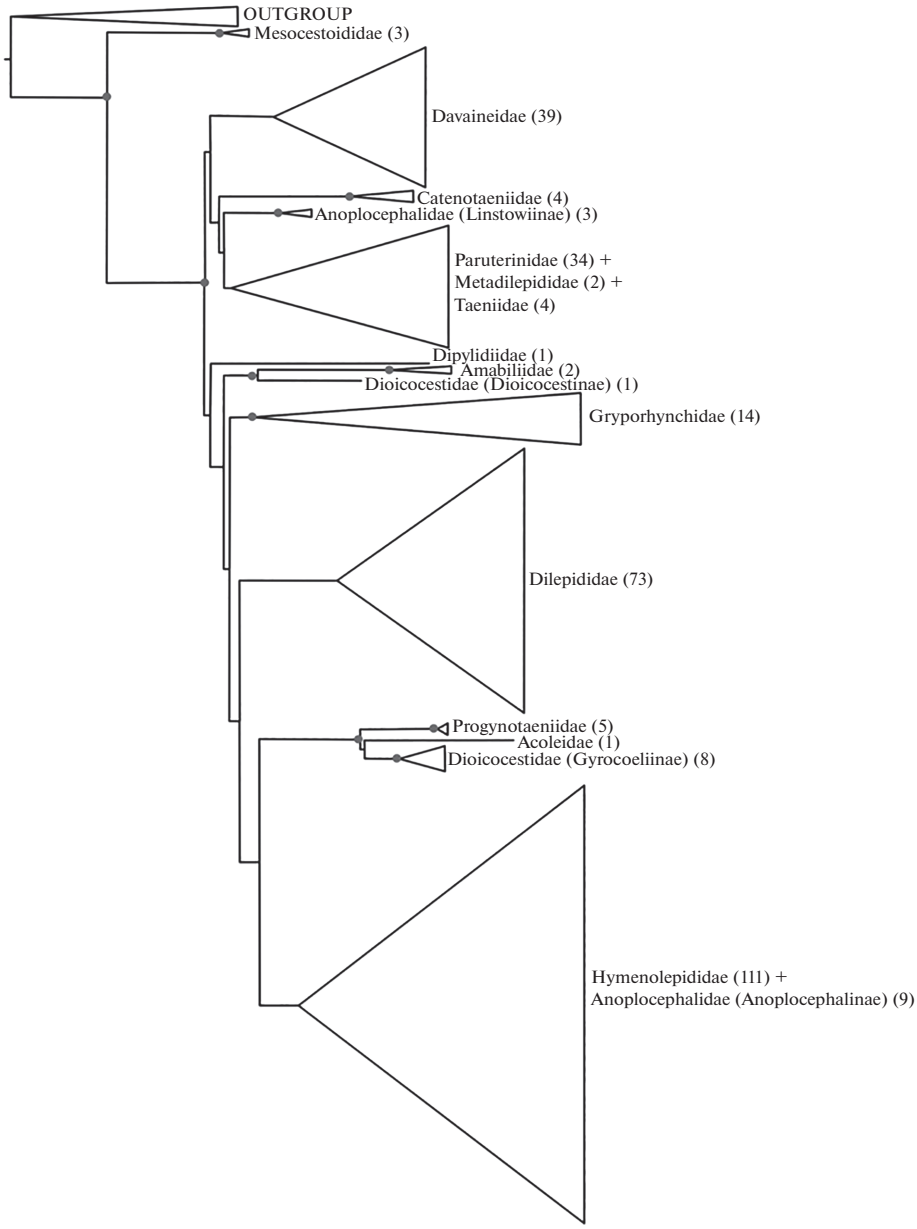


**Рис. 1.** Диаграмма филогении циклофиллид, построенная Марьё (Mariaux et al., 2017) на основании данных по рибосомальной ДНК, митохондриальной рибосомальной ДНК и гена цитохромоксидазы *cox1*. Серыми точками обозначена поддержка узлов (с вероятностью ≥ 0.95) при байесовском анализе.

мому, более правильно с точки зрения латинского написания греческих слов. Спорным остается также указание в качестве валидного семейства Gryporhynchidae (Mariaux, 1998; Hoberg, 1999), поскольку оно является сборной группой личиночных форм неопределенного таксономического положения – genera incertae sedis (Khalil et al., 1994). В списках таксонов циклофиллид ошибочно указано несуществующее подсемейство Mesogyninae, тогда как имеется лишь семейство Mesogynidae Tschertkova et Kosupko 1977 (Черткова, Косупко, 1978). В целом, ряд корректировок в названиях таксонов циклофиллид и в их авторствах были сделаны последователями гельминтологической школы академика К.И. Скрябина.

Выявлению и реконструкции филогенетических взаимоотношений циклофиллидных цестод, полученных на основании молекулярно-генетических исследований (использовались *ITS2*, rDNA, метод sequence-structure alignment) посвящена ра-

бота Тэндон и др. (Tandon et al., 2010). Авторы изучили ряд видов цестод из 6 семейств отряда Cyclophyllidea: Hymenolididae, Dipylidiidae, Taeniidae, Anoplocephalidae, Mesocestoididae, Davaineidae. В качестве контроля был взят *Diphyllobothrium latum* из отряда Pseudophyllidea. Также исследовалось процентное содержание *Г–Ц* пар в геномах изучаемых видов. Наиболее высоким оно оказалось у *Taenia saginata* (=*Taeniarhynchus saginatus*) и *Taenia serialis* (=*Multiceps serialis* по: Абуладзе, 1964): 62.4–62.6%. Значительное внимание в данной работе уделялось вторичной структуре ДНК участка *ITS2*, которую они считали перспективным признаком, и выявили значительную изменчивость, причем особенно внутри родов *Taenia* и *Echinococcus*. Также большое внимание было уделено систематическому положению семейства Mesocestoididae. Авторами была составлена кладограмма, показывающая монофилетический характер отряда Cyclophyllidea. Они пришли к выводу, что молекулярный подход может, в сочетании с морфометрическими исследованиями, служить хорошей основой для установления филогенетических взаимосвязей между надвидовыми таксонами циклофиллид до уровня отряда.

В работе Шарма и др. (Sharma et al., 2016) авторы подвергли молекулярно-генетическому исследованию 5 видов цестод из Индии, в том числе 2 зрелые формы (*Moniezia* sp., *Hymenolepis diminuta*) и 3 личиночные формы (*Taenia hydatigena*, *T. solium*, *Echinococcus granulosus*). В исследовании также использовались данные из коллекции GeneBank по 9 семействам цестод с указанием хозяев и стран. Авторами использовались байесов анализ и различные статистические методы обработки последовательности гена *cox-1* митохондриальной ДНК. В результате виды из родов *Taenia* и *Hydatigera* составили единую группу, тогда как виды рода *Echinococcus* сгруппировались отдельно, составляя монофилетическую группу, которая через ветвь *Versteria mustelae* образует сестринский таксон. Установлены также близкие взаимоотношения между родовыми группами *Dipylidium* и *Taenia-Hydatigera* в семействе Taeniidae.

В работе Шнабель и др. (Šnabel et al., 2019) приведены исследования генетического разнообразия у 25 изолятов циклофиллид *Echinococcus multilocularis* (=*Alveococcus multilocularis* по: Абуладзе, 1964) из восьми европейских стран на материале митохондриальных и ядерных ДНК. В изученных европейских изолятах были обнаружены фрагменты, близкие к североамериканскому штамму. Это свидетельствует о том, что генотип данного штамма имеет не только циркумполярное трансберингиальное, но и более южное распространение за счет дефинитивного хозяина-лисы. Авторы предлагают следующее объяснение этому явлению: исторически сложилось, что формирование Берингова сухопутного моста ("Берингии") в течение нескольких периодов плейстоцена сформировало убежище для распространения евразийских изолятов в Северную Америку и наоборот, служило важным регионом для успешного развития *E. multilocularis*. Мы считаем более правильным придерживаться систематики, предложенной Абуладзе (1964), где данный вид фигурирует в составе рода *Alveococcus* – *Alveococcus multilocularis*.

Следует отметить, что ряд исследователей (Mariaux, 1998; Olson et al., 2001; Waeschenbach et al., 2007; Caira et al., 2014) склонны на основании преимущественно молекулярно-генетических данных отрицать принадлежность Mesocestoididae к циклофиллидным цестодам. Однако, как отмечают в обзоре Mariaux et al., 2017, даже молекулярные данные остаются в этом отношении противоречивыми. В то же время морфология данной группы сходна с характерной для остальных циклофиллид, хотя и имеет свои особенности. Мы считаем оптимальным сохранить мезоцестод в составе циклофиллид, принимая во внимание гипотезу их раннего ответвления от основного ствола отряда.

На основании изучения большого количества оригинального материала из разных подотрядов (Davaineata, Taeniata, Hymenolepidata, Acoleata и др.) и анализа их морфологических критериев нами выделены наиболее характерные и стабильные признаки для диагностирования подотрядов циклофиллид.

Так, для подотряда Acoleata (рис. 2) – не имеют женского полового отверстия. Паразиты птиц.

Anoplocephalata (рис. 3) – сколекс без хоботка, крючьев и хоботкового влагалища. Паразиты наземных четвероногих (Tetrapoda).

Davaineata (рис. 4) – хоботок вооружен многочисленными давэноидного (молотковидного) типа крючками. Паразиты птиц, в основном сухопутных, и млекопитающих.

Hymenolepidata (рис. 5) – у большинства видов цестод хоботок сколекса вооружен одной короной крючков, в количестве 8, чаще 10, но имеются и многочисленные. Паразиты птиц и млекопитающих.

Mesocestoidata (рис. 6) – сколекс без вооружения. Половые отверстия открываются в половую клоаку, расположенную вентрально по средней линии тела. Взрослые формы паразитируют у млекопитающих и птиц (преимущественно у плотоядных млекопитающих и хищных птиц), тетра-

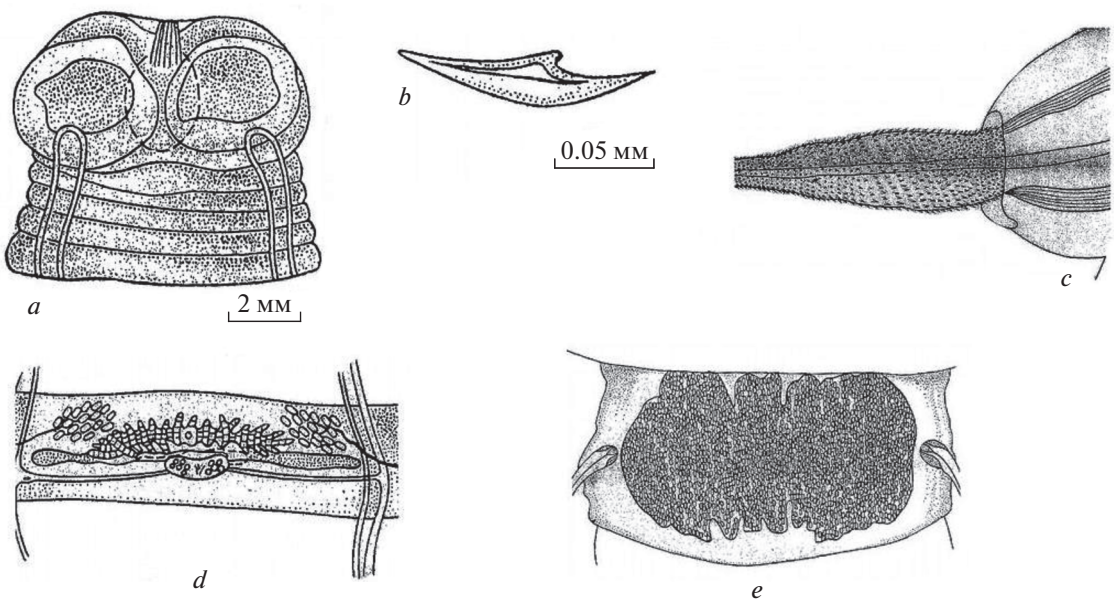


**Рис. 2.** Подотряд Acoleata: *a* – сколекс, *b* – крючок, *c* – бурса цирруса, *d* – гермафродитный членик с половыми органами, *e* – зрелая матка.

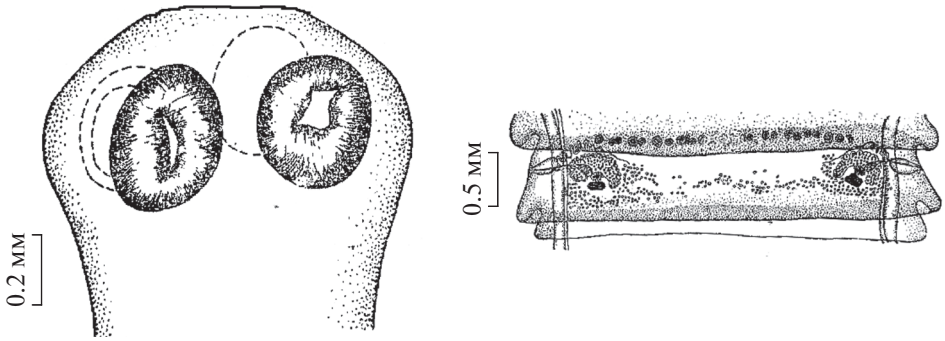


**Рис. 3.** Подотряд Anoplocephalata: *a* – сколекс, *b* – гермафродитный членик с многочисленными семенниками.

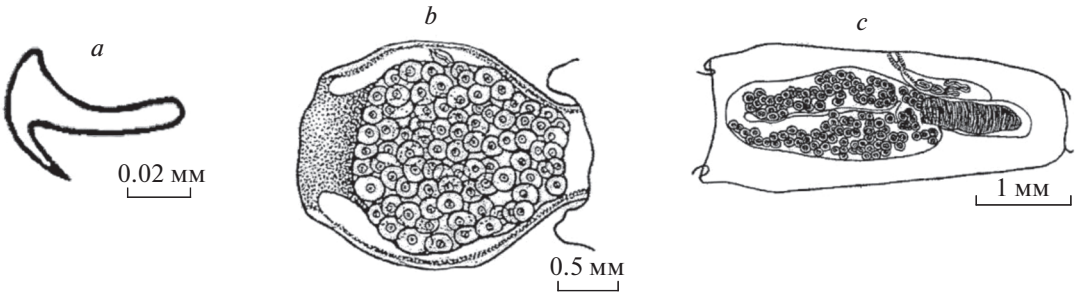


**Рис. 4.** Подотряд Davaineata: *a* – молоткообразный крючок хоботка, *b* – матка с яйцевыми капсулами, *c* – матка с околоматочным органом.

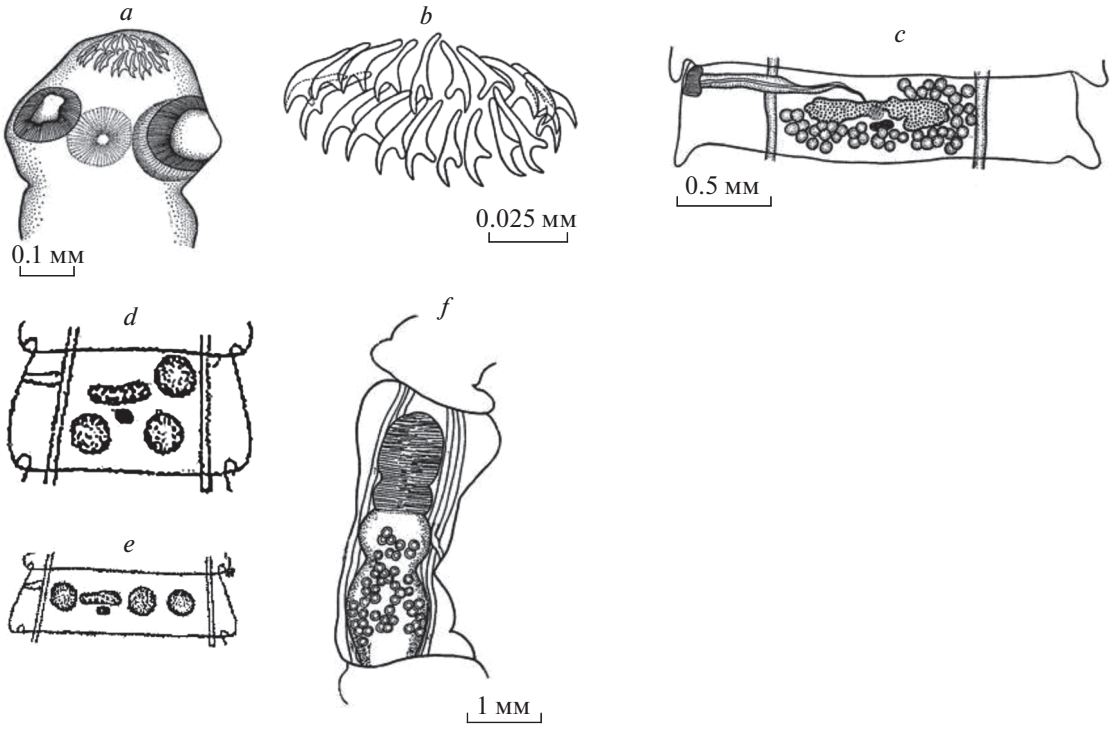


**Рис. 5.** Подотряд Hymenolepidata: *a* – сколекс, *b* – венец крючков, *c* – гермафродитный членик, *d* и *e* – характер расположения семенников в члениках, *f* – зрелый членик.

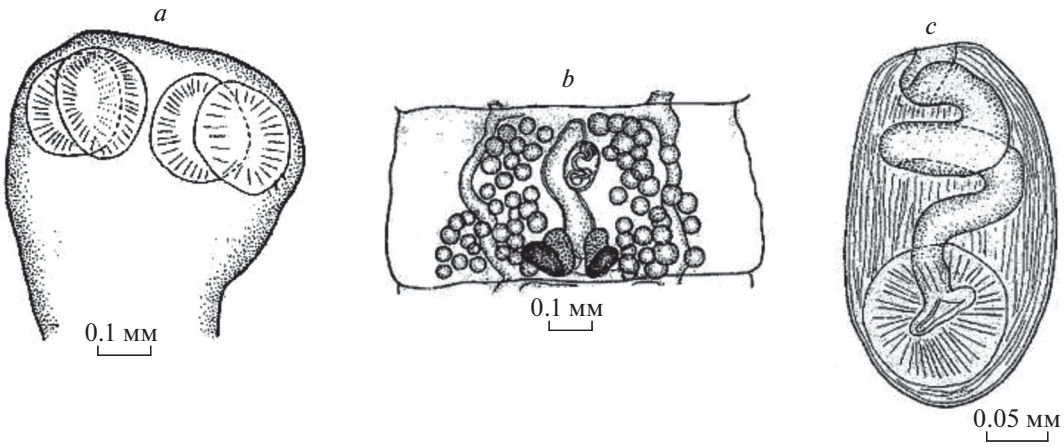


**Рис. 6.** Подотряд Mesocestoidata: *a* – сколекс, *b* – половые поры на средней линии тела, *c* – характер расположения вагины (образует петли).

тиридии (личинки) – у млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий.

Taeniata (рис. 7) – хоботок вооружен тениоидными крючками, расположенными обычно в два ряда; имеются также виды цестод, у которых отсутствует вооружение хоботка. Паразиты млекопитающих и птиц.

Nematotaeniata Spassky 1958 (рис. 8) – мелкие цестоды, сколекс без хоботка и без вооружения. Семенников два в середине членика. Имеются

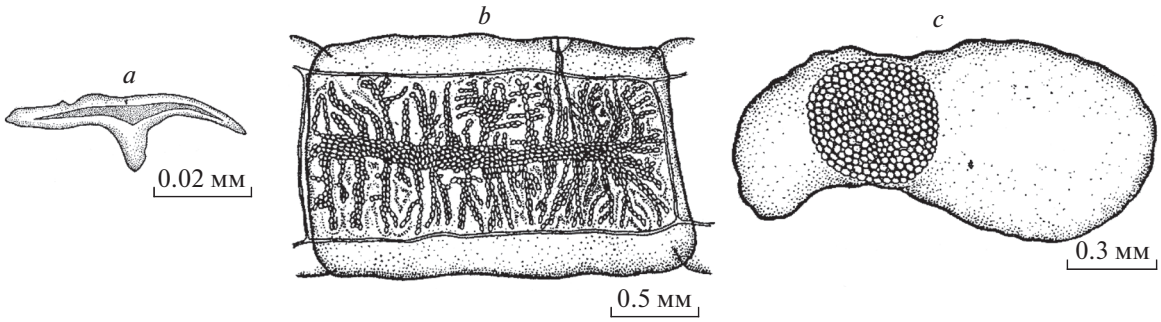


**Рис. 7.** Подотряд Taeniata: *a* – крючок хоботка, *b* и *c* – различные формы матки.

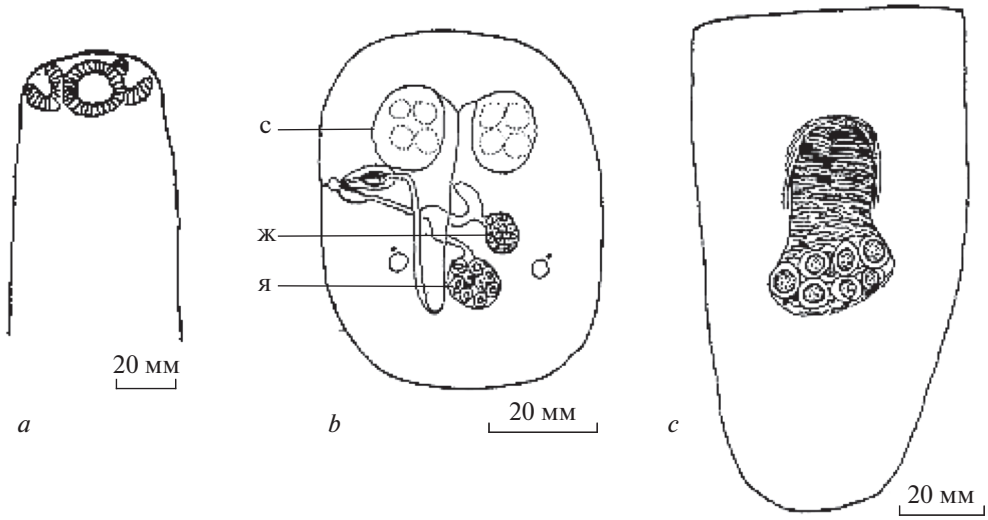


**Рис. 8.** Подотряд Nematotaeniata: *a* – сколекс, *b* – гермафродитный членик, *c* – парутеринный орган с яйцевыми капсулами (с – семенники, ж – желточники, я – яичники).

парутеринные капсулы – две или больше. Дефинитивными хозяевами являются амфибии и рептилии.

В итоге нами предлагается следующая таксономическая классификация цестод отряда Cyclophyllidea (табл. 1).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таксономическая классификация циклофиллидных цестод предложена нами на основании многочисленных собственных исследований и анализа литературных данных. В итоге в структуре отряда Cyclophyllidea валидными признаны следующие таксоны в ранге подотрядов: Acoleata, Anoplocephalata, Davaineata, Hymenolepidata, Mesocestoidata, Taeniata, Nematotaeniata. В структуру каждого подотряда включены валидные таксоны ранга семейств и подсемейств. В целом, правомочными нами признаны 25 семейств и 27 подсемейств, при этом 12 семейств и 10 подсемейств были обоснованы разными авторами после выхода публикации Скрябина (1940). Нами выделены наиболее характерные и стабильные морфологические признаки для каждого подотряда с иллюстрациями. Альтернативная систематическая классификация циклофиллидных цестод, предложенная Спасским (2017), содержит также 7 подотрядов, в том числе три были обоснованы Спасским: подотряды Nematotaeniata Spassky 1958, Linstowiata Spassky 2001, Skrjabinorchata Spassky 2001. Каждый из указанных подотрядов также раздроблен на многочисленные надвидовые систематические группы, так что система представляет собой искусственную классификацию.

**Таблица 1.** Усовершенствованная классификация цестод отряда Cyclophyllidea (предложена авторами данной статьи)

| Подотряд | Семейства | Подсемейства |
|---|---|---|
| Acoleata Skrjabin 1940 | Acoleidae Fuhrm. 1907 | – |
| | Amabilliidae Braun 1900 | Amabillinae Braun 1900 |
| | | Diprotaeniinae Ryjikov et Tolkatscheva 1975 |
| | | Schistotaeniinae Johri 1959 |
| | Dioicocestidae Southwell 1930 | – |
| | Gyrocaeliidae (Yamaguti 1959) Tolkacheva 1979 | – |
| | Progynotaeniidae Fuhrm. 1936 | Progynotaeniinae Fuhrm. 1936 |
| | | Gynandrotaeniinae Fuhrm. 1936 |
| Anoplocephalata Skrjabin 1933 | Anoplocephalidae Cholodkowsky 1902 | Anoplocephalinae Blanchard 1891 |
| | | Monieziinae Spassky 1951 |
| | Avitellinidae Spassky 1950 | Avitellininae Gough 1911 |
| | | Thysanosomatinae (Fuhrm. 1907) Skrjabin 1933 |
| | | Thysanieziinae Skrjabin et Schultz 1937 |
| | Linstowiidae (Mola 1929) Spassky 1949 | Linstowiinae Fuhrm. 1907 |
| | | Inermicapsiferinae Lopez-Neyra 1943 |
| | Catenotaeniidae Spassky 1950 | Catenotaeniinae Spassky 1950 |
| | | Skrjabinotaeniinae Genov et Tenora 1979 |
| Davaineata Skrjabin 1940 | Davaineidae (Braun 1900) Mola 1929 | Davaineinae Braun 1900 |
| | | Cotugniinae Movsesian 1969 |
| | Ophryocotylidae (Fuhrm. 1907) Mola 1929 | – |
| | Idiogenidae (Mola 1929) Skrjabin 1940 | – |
| Hymenolepidata Skrjabin 1940 | Hymenolepididae Fuhrm. 1907 | Hymenolepidinae Perrier 1897 |
| | | Pseudohymenolepidinae Joyeux et Baer 1935 |
| | | Fimbriariinae Wolffhügel 1898 |
| | | Diploposthinae Skrjabin et Mathevossian 1941 |
| | Aploparaxidae Mayew 1925 | – |
| | Dilepididae (Fuhrm. 1907) Mathevossian 1963 | – |
| | Choanotaeniidae Mathevossian 1953 | – |
| | Dipylidiidae (Mola 1929) Mathevossian 1953 | – |
| | Metadilepididae Spasski 1959 | – |
| | Paruterinidae (Mola 1929) Skrjabin 1940 | Paruterininae Fuhrm. 1907 |
| | | Rhabdometriinae Mathevossian 1965 |
| | Biuterinidae (Meggitt 1927) Mathevossian 1965 | Biuterininae (Meggitt 1927) Mathevossian 1965 |
| | | Orthoskrjabininae Mathevossian 1966 |
| | Anonchotaeniidae Mathevossian 1965 | – |
| Mesocestoidata Skrjabin 1940 | Mesocestoididae Perrier 1897 | – |
| | Mesogynidae Tschertkowa et Kosupko 1977 | – |
| Taeniata Skrjabin et Schulz 1937 | Taeniidae Ludwig 1886 | Taeniinae Perrier 1897 |
| | | Echinococcinae Abuladze1960 |
| Nematotaeniata Spassky 1958 | Nematotaeniidae Lühe 1910 | – |
| Итого 7 | 25 | 27 |

Учитывая особенности морфологии и выраженную специфичность к дефинитивным хозяевам, каковыми являются морские и океанические птицы и млекопитающие, мы поддерживаем исключение тетработриат Темировой С.И., Скрябиным А.С. (1978) из состава отряда циклофиллид и включение его в отряд Tetraphyllidea (Beneden 1849) Carus 1863 в ранге подотряда Tetrabothriata (Ariola 1899) Skrjabin 1940.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


*Абуладзе К.И.*, 1964. Основы цестодологии. Т. 4. Тениаты – ленточные гельминты животных и человека и вызываемые ими заболевания. М.: Наука. 530 с.

*Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л.*, 2006. Основы цестодологии Т. 14. Аплопараксиды диких и домашних птиц. М.: Наука. 443 с.

*Корнюшин В.В.*, 1989. Фауна Украины. Т. 33. Моногенеи и цестоды. Вып. 3. Давенеоидеи. Парутериноидеи. Киев: Наукова думка. С. 168–173.

*Матевосян Е.М.*, 1963. Основы цестодологии. Т. 3. Дилепидоидеа – ленточные гельминты домашних и диких животных. М.: АН СССР. 687 с.

*Матевосян Е.М.*, 1969. Основы цестодологии. Т. 7. Парутериноидеи – ленточные гельминты домашних и диких птиц. М.: Наука. 303 с.

*Матевосян Е.М., Мовсесян С.О.*, 1977. Цестоды животных. М.: Колос. С. 56–66.

*Мовсесян С.О.*, 2003. Основы цестодологии. Т. 13. Ч. 2. Давэнеаты – ленточные гельминты животных и человека. М.: Наука. С. 58–121.

*Мовсесян С.О.*, 2017. Систематика цестод отряда Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900 // Actual problems of Zoology and Parasitology: Achivements and perspectives. Кишинев. С. 91–100.

*Рыжиков К.М., Толкачева Л.М.*, 1981. Основы цестодологии. Т. 10. Аколеаты – ленточные гельминты птиц. М.: Наука. 215 с.

*Скрябин К.И.*, 1940. К перестройке систематики цестод отряда Cyclophyllidea (цепни) // Зоологический журнал. Т. 19. Вып. 1. С. 3–13.

*Скрябин К.И., Матевосян Е.М.*, 1945. Ленточные гельминты – гименолепидиды домашних и охотничьепромысловых птиц. М.: Сельхозгиз. С. 410–422.

*Скрябин К.И., Матевосян Е.М.*, 1948. Гименолептидиды млекопитающих // Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. Т. 1. С. 15–93.

*Спасский А.А.*, 1951. Основы цестодологии. Т. 1. Аноплоцефаляты – ленточные гельминты домашних и диких животных. М.: АН СССР. 720 с.

*Спасский А.А.*, 1963. Основы цестодологии. Т. 2. Ч. 1. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц. М.: АН СССР. С. 7–26.

*Спасский А.А.*, 2017. Биобиблиография. Кишинев. С. 46–80.

*Темирова С.И., Скрябин А.С.*, 1978. Основы цестодологии. Т. 9. Тетработриаты и мезоцестоидаты – ленточные гельминты птиц и млекопитающих. Семейство Tetrabothriidae Linton, 1894. М.: Наука. С. 7–44, 46–112.

*Холодковский Н.А.*, 1912. Объяснительный каталог коллекции паразитных червей. Вып. 1. Цепни (Cyclophyllidea). С.-Петербург. 98 с.

*Черткова А.Н., Косупко Г.А.*, 1978. Основы цестодологии. Т. 9. Тетработриаты и мезоцестоидаты – ленточные гельминты птиц и млекопитающих. Семейство Mesogynidae Tschertkowa et Kosupko. М.: Наука. С. 216–218.

*Bona F.V.*, 1975. Etude critique et taxonomique des Dilepididae Fuhrm., 1907 (Cestoda) parasites des Ciconiiformes. Considerations sur la specificite et al speciation. Monitore zoologico italiano. Monogr. Firenze. 750 p.

*Braun M.*, 1900. Cestodes // Braun's Klassen und Ordnungen der Tierreichs. Abt. 1. Bd. 4. 1731 s.

*Caira J.N., Jensen K., Waeschenbach A., Olson P.D., Littlewood D.T.J.*, 2014. Orders out of chaos – molecular phylogenetics reveals the complexity of shark and stingray tapeworm relationships // International Journal for Parasitology. V. 44. P. 55–73.

*Dujardin F.*, 1845. Histoire naturelle des Helminthes ou versintstinaux. Paris. 680 p.

*Fuhrmann O.*, 1907. Die Systematik der Ordnung der Cyclophyllidea // Zool. Anz. Bd. 32. S. 289–297.

*Fuhrmann O.*, 1932. Les Taenias des oiseaux. Neuchatel. P. 7–11.

*Fuhrmann O.,* 1936. Un singulier taenia d'oiseaux *Gynandrotaenia stammeri* n. g. n. sp. // Ann. paraitol. hum. et comp. V. 14. № 3. P. 267–271.

*Goeze I.A.*, 1782. Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer Thierischer Körper. Blankenburg. 471 s.

*Hoberg E.P., Mariaux J., Justine J.L., Brooks D.R., Weekes P.J.,* 1997. Phylogeny of the orders of the Eucestoda (Cercomeromorphae) based on comparative morphology: Historical perspectives and a new working hypothesis // Journal of Parasitology. V. 83. P. 1128–1147.

*Hoberg E.P., Jones A., Bray R.B.*, 1999. Phylogenetic analysis among the families of the Cyclophyllidea (Eucestoda) based on comparative morphology, with new hypothesis for co-evolution in vertebrates // Systematic Parasitology. V. 42. P. 51–73.

*Khalil L.F., Jones A., Bray R.A.*, 1994. Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International. P. 305–665 (order Cyclophyllidea).

*Linnaeus C.*, 1758. Systema naturae. V. 1. 823 p.

*Mariaux J.,* 1998. A molecular phylogeny of the Eucestoda // J. Parasitol. T. 84. № 1. C. 114–124.

*Mariaux J., Tkach V.V., Vasileva G.P., Waeschenbach A., Beveridge I., Dimitrova Y.D., Haukisalmi V., Greiman S.E., Littlewood D.T.J., Makarikov A.A., Phillips A.J., Razafiarisolo T., Widmer V., Georgiev B.B.,* 2017. Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900 // Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth. J.N. Caira and K. Jensen (eds). University of Kansas, Natural History Museum, Special Publication № 25. Lawrence, KS, USA. P. 77–148.

*Olson P.D., Littlewood D.T.J., Bray R.A., Mariaux J.*, 2001. Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 19. P. 443–467.

*Railliet A.*, 1893. Traite de zoologie medicale et agricole. Paris. P. 310–315.

*Schmidt G.J., Roberts L.S., Janovi J.J.*, 2000. Foundations of Parasitology (6th edition). P. 333–347.

*Sharma S., Lyngdoh D., Roy B., Tandon V.,* 2016. Molecular phylogeny of Cyclophyllidea (Cestoda: Eucestoda): an in-silico analysis based on *mtCOI* gene // Parasitology research. T. 115. № 9. P. 3329–3335.

*Šnabel V., Sreter T., Gottstein B., Gawor J., Romig Th., Miterpakova M.*, 2019. Genetic diversity of *Echinococcus multilocularis* cestodes in Europe as determined by mitochondrial and nuclear sequences // Theory and practice of parasitic disease control. M. P. 754–758.

*Tandon V., Biswal D.K., Prasad P.K., Malsawmtluangi C.*, 2010. Reconstructing the Phylogenetic Relationships of the Cyclophyllidean Cestodes: A Case Study Using *ITS2* rDNA and Sequence-Structure Alignment // International Joint Conference on Biomedical Engineering Systems and Technologies. Springer, Berlin, Heidelberg. C. 309–321.

*Waeschenbach A., Webster B.L., Bray R.A., Littlewood D.T.J.*, 2007. Added resolution among ordinal level relationships of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) with complete small and large subunit nuclear ribosomal RNA genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 45. P. 311–325.

*Weinland D.F.,* 1858. Human cestoides. An essay on the tapeworms of man giving a full account of the nature, organization, and embryonic development; the pathological symptoms they produce, and the remedies which have proved succesful in modern practice, to which is added an appendix, containing a catalogue of all species of helminthes hitherto found in man. Cambridge. 93 p.

*Yamaguti S.*, 1959. Systema helminthum V. 2. The Cestodes of vertebrates. P. 8, 159, 167.

# TAXONOMIC CLASSIFICATION OF THE CESTODE ORDER CYCLOPHYLLIDEA VAN BENEDEN IN BRAUN 1900

**S. Movsesyan[1, 2, *], M. Panayotova-Pencheva[3], N. Terenina[1], M. Nykogosyan[2], M. Voronin[1]**

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

[2]*Institute of Zoology, Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences, Republic of Armenia, Yerevan, 0014 Armenia*

[3]*Institute of Experimental Morphology, Pathology and Anthropology with Museum, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, 1113 Bulgaria*

**e-mail: movsesyan@list.ru*

A modern taxonomic structure of the cestode order Cyclophyllidea has been developed, with 7 suborders, 25 families and 27 subfamilies being considered as valid. Corrections to the taxonomic rank and authorship of some families have been made. An analysis of literature data concerning modern molecular genetic studies on the taxonomy has been performed. The positions and validity of such groups as Tetrabothridea and Mesocestoididae are discussed. The most characterisitc morphological traits of each suborder of the helminthes included in this order are given: Acoleata Skrjabin 1940, Anoplocephalata Skrjabin 1933, Davaineata Skrjabin 1940, Hymenolepidata Skrjabin 1940, Mesocestoidata Skrjabin 1940, Taeniata Skrjabin et Schulz 1937, Nematotaeniata Spassky 1958.

*Keywords:* Cyclophyllidea, morphology, taxon, classification