

УДК 576.895.121 : 595.142.34

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЦЕСТОДЫ
APLOPARAKSIS CRASSIROSTRIS (HYMENOLEPIDIDAE)

Н. И. Демшин

Изложены результаты экспериментального изучения постэмбрионального развития цестоды *A. crassirostris*. Детально описаны морфологические изменения метацестоды в организме промежуточного хозяина *Eiseniella tetraedra* (Savigny) на стадии мигрирующей личинки, первичной полости, роста и дифференциации тела, сколекогенеза и развития экзоцисты, инвагинации сколекса и хоботка, а также зрелого цистицеркоида.

Исследуя олигохет из водоемов Чехословакии, Мразек (Mrazek, 1907, 1916) обнаружил в полости тела *Lumbriculus variegatus* (Müller) диплоцисту с 10 аплопаракоидными крючьями 0.039 мм длины, которую отнес к виду *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe, 1869). Бондаренко (1975) провела экспериментальное заражение инвазионными яйцами паразита нескольких видов малощетинковых червей, включая *L. variegatus*. Цистицеркоиды *A. crassirostris* типа хвостатой диплоцисты найдены через 24 дня в полости тела только у *Rhyacodrilus coccineus* (Tubificidae). Исходя из этих опытов, а также из анализа крючьев, Бондаренко пришла к выводу, что Мразек имел дело с лярвоцистой другого вида *A. polystictae* Schill., 1955. Выводы Бондаренко подтверждаются и отрицательными результатами наших экспериментов при неоднократной попытке заразить олигохет *L. variegatus* инвазионными яйцами *A. crassirostris*.

Зрелыми яйцами этого вида мы успешно заражали дождевых червей *Eiseniella tetraedra* (Savigny) и впервые проследили развитие метацестоды в организме промежуточного хозяина. Результаты исследования лярвогенеза *A. crassirostris* излагаются в настоящей работе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Весной 1980 г. в Приморском крае нами добыты и вскрыты вальдшнепы *Scolopax rusticola* L., в кишечнике которых обнаружены цестоды *A. crassirostris*. Длина половозрелых стробил от 60 до 80 мм, максимальная ширина 0.80 мм. Сколекс вместе с хоботком 0.37 мм длины и 0.245 мм максимальной ширины. Невооруженные присоски 0.070—0.089 мм в диаметре. Хоботок 0.195 мм длины и 0.072 мм ширины (рис. 1, А). Крючья аплопаракоидного типа с рудиментарной рукояткой, 0.031—0.033 мм длины (лезвие 0.026—0.028 мм, основание, включая корневой отросток, 0.021—0.023 мм) (рис. 1, Б). Хоботковое влагалище 0.25—0.35×0.060—0.089 мм. Половое отверстие открывается в середине края членика. Семенник 0.074—0.105×0.156—0.180 мм, располагается в центре членика. Бурса цирруса 0.170×0.023 мм, пересекает поральный экскреторный сосуд. Наружный семенной пузырек 0.12 мм в диаметре, лежит апорально от дна бурсы цирруса и соединен с внутренним. При наполнении внутренний семенной пузырек становится продолговато-овальным и занимает почти 2/3 длины бурсы. Циррус слабый, почти цилиндрический 0.089—0.100 мм длины, постепенно суживающийся к вершине, от 0.009—0.011 мм к 0.005—0.006 мм. Его проксимальная половина покрыта шипиками (рис. 1, в). Лопастной яичник 0.084—0.25 мм, расположен медианно. Желточник 0.03—0.06×0.04—0.085 мм. Вагина открывается в неглубокую половую клоаку. У зрелых экземпляров

этого вида отделяли членики с инвазионными яйцами, а сколексы и стробилы фиксировали 72%-ным этанолом для приготовления тотальных препаратов, по которым подтверждали видовую принадлежность гельминтов. Зрелые членики и выделившиеся из них яйца перемешивали с почвой, помещали в цветочный горшок и в него периодически подсаживали по 10—15 экз. разных видов дождевых червей. Через определенное время червей вынимали, ополаскивали и переносили в такие же горшки, заполненные почвой, в которой не было яиц *A. crassirostris*, а в инвазированную землю помещали новую партию олигохет. Горшки находились в лаборатории при температуре 20—28°.

Перед вскрытием любрицид содержали в чашках Петри до полного освобождения их кишечника от содержимого; затем, начиная с хвоста, отделяли по 2—3 сегмента, вынимали внутренние органы, готовили временные препараты и просматривали под микроскопом. Личинок извлекали, помещали в физиологический раствор и изучали живыми. Цистеркоиды обнаружены у *E. tetraedra*; у других видов любрицид метацистод *A. crassirostris* не обнаружено.¹

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Яйца *A. crassirostris* имеют три оболочки: наружная 0.058—0.078×0.056—0.068 мм, средняя 0.042—0.060×0.040—0.063 и эмбриофора 0.037—0.043×0.032—0.043 (рис. 2, 1). В кишечнике промежуточного хозяина онкосферы покидают эмбриональные оболочки, мигрируют в целом преимущественно

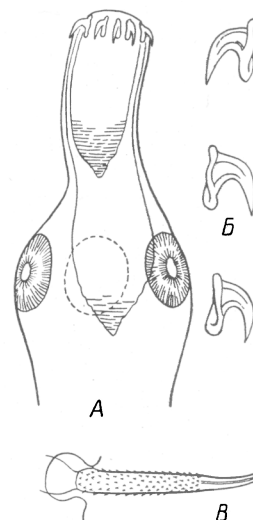


Рис. 1. Ленточная форма *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe, 1869).

А — сколекс; Б — крючки; В — циррус.

задней половины тела и локализуются в хлорогенной ткани. На 2-й день после заражения личинки найдены в хвостовых сегментах червя. Они округлые или эллипсоидной формы размером 0.030×0.031—0.030×0.039 мм и окружены тонкой мембраной. С ростом личинки мембрана отслаивается от тела и превращается в оболочку, выстилающую полость капсулы, в которой развивается метациста. У проникшей онкосферы заметны крупные, компактно сгруппированные клетки, которые занимают ее центр и простираются к противоположному от эмбриональных крючков полюсу. Клетки меньшего размера ограничены в своем распространении главным образом районом крючков. Крупные клетки участвуют в построении сколекса, шейки и эндоцисты, экзоциста развивается преимущественно из клеток, расположенных вблизи эмбриональных крючков. На поверхности личинки появляются микроворсинки (рис. 2, 2).

Проникшие в полость тела онкосферы непрерывно меняют форму тела и положение эмбриональных крючков аналогично тому, как это происходит у метацистод кариофиллид (Демшин, Дворядкин, 1980). Слабые движения крючков наблюдаются на 2-й и 3-й дни после инвазии.

На 4—5-е сутки личинки достигают 0.048—0.061 мм длины и 0.042—0.055 мм ширины. Эмбриональные крючья длиной 0.013—0.014 мм располагаются на своем обычном месте и не функционируют. К противоположному от них полюсу находится группа крупных клеток, в центре которой появляется первичная полость. Клеток стало больше и они видны лучше, чем у только что проникших онкосфер.

На 8—10-й дни метацисты достигают 0.095—0.100 мм длины и 0.067—0.092 мм ширины (рис. 2, 3). Они покрыты тонкой оболочкой, на поверхности которой находится густой слой микроворсинок, поглощающих, как считают

¹ Видовая принадлежность олигохет определена в Институте зоологии АН ГССР Э. Ш. Квандзе, за что выражаем ему сердечную благодарность.

Гейнеман и Фоге (Heupeman, Voge, 1974), питательные вещества. У изолированных личинок этот слой разрушается и они гибнут.

На переднем (противоположном от эмбриональных крючьев) полюсе наблюдается пролиферация клеток и быстрый рост в длину проксимального отдела метацестоды. Одновременно с этим первичная полость или только ее часть сме-

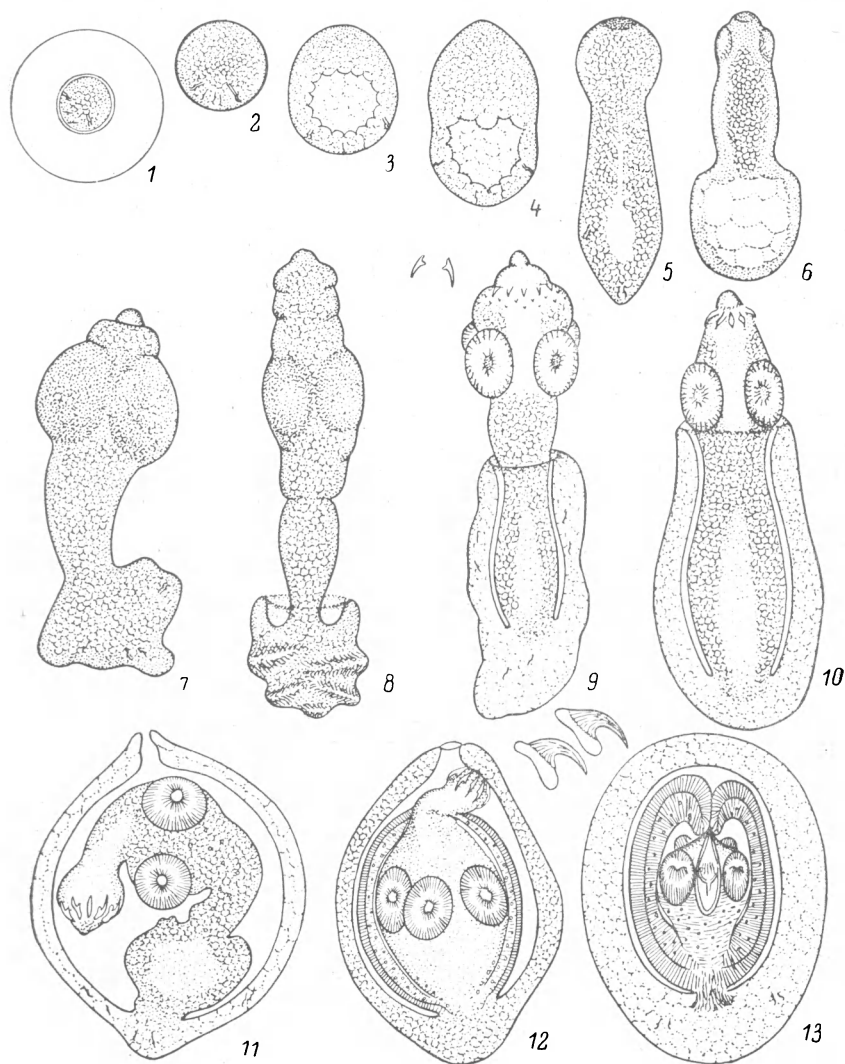


Рис. 2. Развитие лярвоцисты *A. crassirostris* (Krabbe, 1869) в промежуточном хозяине — *Eiseniella tetraedra* (Sav.).

1 — яйцо; 2 — метацестода на 2—3-й дни развития; 3 — то же, на 8—10-й дни; 4—5 — рост проксимального конца и перемещение первичной полости в каудальный; 6 — обособление первичной полости от переднего конца; 7—11 — стенка первичной полости удваивается и образует дубликатуру, которая растет к переднему концу и становится экзоцистой. Развиваются и обособляются присоски, definitiveные крючья, хоботок, шейка и эндоциста; 12 — инвагинация шейки и сколекса в эндоцисту, а хоботка — в хоботковое влагалище; 13 — зрелая диплоциста.

щается в задний отдел. На 12—13-й дни личинки достигают 0.165 мм длины и 0.100 мм ширины. У них хорошо заметна первичная полость, в стенке которой видны 3 пары эмбриональных крючьев 0.013—0.014 мм (рис. 2, 4). Спустя 2—3 дня длина личинок увеличивается до 0.260 мм. Центральная паренхима переднего отдела рыхлая с большим количеством полостей, образованных вакуолизированной цитоплазмой и синусами первичной полости, которые отходят от ее основного объема, находящегося в каудальном отделе (рис. 2, 5).

На 18—19-й дни размер метацестод увеличивается до 0.367 мм главным образом за счет интенсивного роста проксимального отдела, длина которого дости-

гает 0.267 мм, ширина — 0.105 мм. Обособляется сколекс с зачаточными присосками и хоботком. На вершине сколекса возникает скопление клеток в форме линзы, из которого развивается сумка хоботка. Первичная полость размером 0.125×0.07 мм располагается в хвостовом отделе и в виде щели с боковыми ответвлениями идет в центральную паренхиму переднего отдела до уровня присосок. Ее стенки образованы 2—3 слоями клеток, среди которых располагаются попарно эмбриональные крючья (рис. 2, 6).

Через 2—3 дня размер метацестод почти не изменяется: проксимальный отдел достигает 0.250 мм длины и 0.170 мм максимальной ширины, каудальный — соответственно 0.08 мм и 0.160 мм. Хорошо обособился сколекс, на вершине которого обычно видно куполообразное основание хоботкового влагалища, способного втягиваться внутрь и снова эвагинировать. В области формирующихся присосок тело имеет максимальную ширину, затем оно плавно сужается и достигает своего минимума у места перехода в хвостовой отдел, центр которого занят первичной полостью (рис. 2, 7).

Дальнейшее развитие метацестод связано с дифференциацией тела, сколексогенезом и ростом стенки первичной полости. На 24—26-е дни личинки достигают 0.392 мм длины, из которых 0.326 мм падает на проксимальный отдел и 0.066 мм — на каудальный, максимальная ширина на уровне присосок 0.078, на уровне первичной полости 0.112 мм. У метацестод хорошо заметны шейка с намечающейся эндоцистой, достигающие 0.197 мм длины, и сколекс, размером 0.129×0.078 мм. Присоски 0.045 мм в диаметре образованы рыхло расположенными крупными клетками. Хоботок довольно четко обособлен. Стенка первичной полости образует воротничок вокруг каудального конца проксимального отдела личинки, подобно тому, как это происходит при сдавливании полового резинового шара, что приводит к удвоению (дубликатуры) стенки первичной полости в той части, которая растет по направлению хоботка и по мере роста примыкает к цисте, шейке и сколексу. Таким образом, стенка первичной полости выстилает внутреннюю и наружную поверхности экзоцисты. Внутри дубликатуры располагаются эластичные клетки паренхимы, которые обеспечивают быстрое изменение формы и положения стенок экзоцисты. Во всяком случае, у живых метацестод мы не заметили ригидности этих клеток, о которой пишет Гуляев (1977, 1978). У 24—26-дневных личинок стенка первичной полости выросла по направлению сколекса на 0.028 мм (рис. 2, 8).

Через 1—2 дня длина переднего отдела остается практически прежней (0.319 мм). У метацестод виден хоботково-влагалищный комплекс, его длина 0.083 мм, ширина при основании 0.095 мм. Хоботок 0.073 мм длины и такой же ширины. Присоски 0.045 мм в диаметре, они хорошо обособлены. В месте объединения интертегументальных тканей хоботковой сумки с тканями хоботка появляются три ряда щетинок неоднозначной формы и разного размера. В первом ряду щетинки тонкие и относительно длинные (0.011 мм), в двух других они имеют вид небольших треугольных пластинок (рис. 2, 9). Эти щетинки можно обнаружить у основания крючьев в короне метацестод, если просматривать живых и освобожденных от ткани промежуточного хозяина личинок в чистом физиологическом растворе и при надавливании не нарушать расположения хоботковых крючьев.

Стенка первичной полости очень быстро растет по направлению хоботка. На 26—27-й дни ее вершина достигает середины проксимального отдела (рис. 2, 9), а на 28—29-й дни основания сколекса (10). У 30-дневных метацестод она полностью покрывает сколекс, шейку и эндоцисту, лишь только на переднем конце экзоцисты остается небольшая пора, через которую проксимальный отдел сообщается с внешней средой. Сколекс и шейка содержат известковые тельца. Внутри эндоцисты находится первичная полость, размером 0.061×0.106 мм, ее продолжение просматривается в шейке до вершины хоботковых сумок. Центральная паренхима рыхлая, ее клетки к периферии несколько уплотняются.

Перед инвагинацией шейки и сколекса метацестода имеет эллипсоидную форму. Ее большая ось 0.229 мм, малая 0.168 мм. Сколекс с эвагинированным хоботком 0.200 мм, присоски 0.056 мм в диаметре, хоботковое влагалище при втянутом хоботке 0.105 мм. На хоботке находится 10 крючьев аплопаракоидного типа 0.031 мм длины. Шейка 0.084×0.039 мм (рис. 2, 11). Инвагинация

сколекса и шейки в полость цисты происходит за 20—25 мин, хоботка в хоботковое влагалище — за 3—5 мин. Оба процесса мы наблюдали на 32-й день развития метацестоды (рис. 2, 12).

Ц и с т и ц е р к о и д. По своему строению зрелая лярвоциста относится к типичной диплоцисте эллипсоидной формы, большая ось которой 0.45 мм, малая 0.40 мм. Наружной оболочкой является экзоциста, образованная рыхлой и легко разрывающейся паренхимой, внешний слой которой имеет тонкую мембрану, покрытую густым слоем микрохет 0.002—0.003 мм длины. У каудального полюса экзоциста соединена с эндоцистой, при этом внутренняя поверхность экзоцисты переходит в наружный слой интегумента, а ее паренхима — в паренхиму эндоцисты. Вторая оболочка диплоцисты, размером 0.201×0.130 мм, является эндоцистой, она отделена от экзоцисты заметной полостью. Эндоциста окружает весь сколекс и переходит в стенку шейки, которая образует следующую оболочку. Паренхима шейки содержит известковые тельца, количество которых с возрастом метацестоды увеличивается. Сколекс несет 4 невооруженные бокаловидные присоски, размером 0.056×0.045 мм, и хоботок с одной коронной крючьев аплопараксоидного типа 0.031—0.033 мм длины (рис. 2, 13).

Вместе с типичными диплоцистами встречались цистицеркоиды *A. crassirostris*, у которых экзоциста была вытянута у обоих полюсов или же у одного из них.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучая цикл развития *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) у экспериментально инвазированных водных олигохет *Lumbriculus variegatus*, Гуляев (1977) пришел к заключению, что для диплоцист типично развитие с двумя последовательными инвагинациями и преимущественным ростом хвостового придатка на начальных этапах постэмбрионального развития. К такому же выводу пришли Бондаренко,

Краснощеков (1978) и Краснощеков (1980). Последний пишет, что «для большинства изученных цистицеркоидов образование хвостового придатка совпадает по времени с началом дифференцировки сколекса. Однако при развитии диплоцисты задний конец личинки получает преимущественное развитие на ранних стадиях лярвогенеза, и сколексогенез наблюдается только после инвагинации переднего отдела личинки в хвостовой придаток» (с. 624—625).

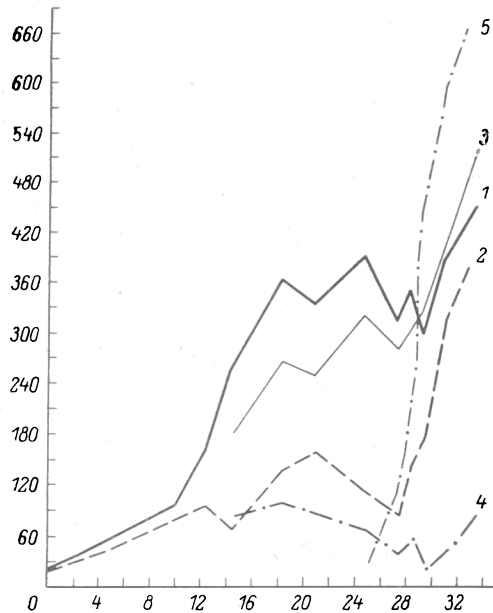


Рис. 3. Возрастные изменения метацестоды *A. crassirostris* (Krabbe, 1869) и ее отдельных органов.

1 — длина метацестоды; 2 — ее ширина; 3 — длина проксимального конца; 4 — длина каудального конца; 5 — высота дубликатуры. По оси ординат — длина, в мкм, по оси абсцисс — продолжительность развития, в сутках.

Исследуя на всех стадиях постэмбриональное развитие цестод рода *Aploparaksis*, мы наблюдали за метаморфозом метацестод в организме экспериментально инвазированных промежуточных хозяев. Личинок зарисовывали, измеряли, фотографировали только живыми, однако преимущественного роста первичной полости в ранний период лярвогенеза не обнаружили; не наблюдали мы и инвагинации в нее переднего отдела метацестоды.

Для выяснения последовательности и продолжительности развития отдельных органов метацестоды *A. crassirostris* в организме промежуточного хозяина *E. tetraedra* мы измерили максимальную длину и ширину тела, длину проксимального и каудального отделов, высоту дубликатуры стенки первичной по-

лости у личинок различного возраста и по полученным результатам построили кривые (рис. 3). Из графика видно, что в развитии метацестоды наблюдается последовательность возникновения отдельных органов и некоторая обособленность их морфогенеза. В первые 10 дней личинки сферические или слегка эллипсоидные, у них появляется и несколько увеличивается первичная полость. Лишь только у 12—13-дневных метацестод намечается удлинение тела. В следующие 5—6 дней длина личинок более чем удваивается главным образом за счет роста проксимального отдела. Его незначительный рост продолжается на стадии дифференциации тела, сколексогенеза, инвагинации сколекса и хоботка, тогда как каудальный растет в ширину без заметного увеличения длины. На 22—25-й дни развития стенка первичной полости образует дубликатуру, она обхватывает задний конец проксимального отдела и растет параллельно его стенке к хоботку. Ее рост заканчивается формированием экзоцисты, внутри которой происходит ввертывание сколекса и шейки в полость эндоцисты, а хоботка в хоботковое влагалище. Мы полагаем, что первичная полость способна создавать разность давления и наряду с мышечными волокнами участвует в инвагинации и эвагинации сколекса.

Таким образом, из наших исследований следует.

1. Формирование наружной оболочки (экзоцисты) у диплоцист *A. crassirostris* происходит за счет разрастания стенки первичной полости каудального отдела вокруг эндоцисты, шейки и сколекса.

2. Этот процесс совпадает по времени с началом дифференциации тела, сколексогенезом и заканчивается обычно ко времени окончательного развития крючьев, хоботка и присосок.

3. По мере развития экзоцисты первичная полость оказывается в центральной паренхиме эндоцисты и шейки. У морфологически развитых диплоцист в нее инвагинируют сколекс и шейка.

Лярвогенез, идентичный *A. crassirostris*, описали Бондаренко и Контримавичус (Bondarenko, Kontrimavichus, 1978) у систематически близкого вида цестод *Wardium columnacantha* (Hymenolepididae), промежуточными хозяевами которого являются также олигохеты. Это дает основание полагать, что такой ход постэмбрионального развития — явление обычное и адаптировано, вероятно, к организму олигохет.

Наши данные о постэмбриональном развитии диплоцист расходятся с описанием этого явления Гуляевым (1977, 1978), Бондаренко и Краснощековым (1978), Краснощековым (1980). Они изучали лярвогенез *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) в организме водных олигохет *Lumbriculus variegatus* и *Lumbriculus* sp. Возможно, что в этих условиях развитие диплоцист протекает иначе, чем в наземных дождевых червях.

Л и т е р а т у р а

- Бондаренко С. К. Цестоды рода *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) от ржанкообразных Чаунской низменности (фауна, морфология, жизненные циклы). — В кн.: Паразитические организмы Северо-Восточной Азии. Владивосток, 1975, с. 44—75.
- [Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л.] Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. Life-cycle of the cestode *Wardium columnacantha* (Schmidt, 1963) comb. n. (Hymenolepididae) from common snipe, *Gallinago gallinago* (L.). — *Folia Parasitol.*, 1978, vol. 25, p. 35—39.
- Бондаренко С. К., Краснощеков Г. П. Постэмбриональное развитие цестоды *Aploparaksis birulai* (Hymenolepididae). — *Зоол. журн.*, 1978, т. 57, вып. 4, с. 485—494.
- Гуляев В. Д. Лярвогенез диплоцисты *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) Fuhrmann, 1926 (Cestoda, Hymenolepididae). — *Паразитология*, 1977, т. 11, вып. 1, с. 17—23.
- Гуляев В. Д. К изучению морфологии диплоцисты *Aploparaksis furcigera* (Rudolphi, 1819) Fuhrmann, 1926. — В кн.: Проблемы гидропаразитологии. Киев, Наукова думка, 1978, с. 29—34.
- Демшин Н. И., Дворядкин В. А. Биология *Khawia sinensis* Hsü, 1935 (Caryophyllidea, Cestoda) — паразита амурского сазана. — *Гидробиол. журн.*, 1980, т. 16, вып. 2, с. 77—82.
- Краснощеков Г. П. Церкомер — личиночный орган цестод. — *Журн. общ. биол.*, 1980, т. 41, № 4, с. 615—627.
- Heuvelman D., Voge M. Host response of the flour beetle, *Tribolium confusum*, to infections with *Hymenolepis diminuta*, *H. microstoma* and *H. citelli* (Cestoda: Hymenolepididae). — *J. Parasit.*, 1971, vol. 57, p. 881—886.

- M r a z e k A. Cestoden-Studien. 1. Cysticercoiden aus Lumbriculus variegatus. — Zool. Jahrbuch. Sys., 1907, Bd 24, S. 591—626.
M r a z e k A. Cestoden-Studien. II. Die morphologische Bedeutung der Cestoden—Larven. — Zool. Jahrbuch. Anat., 1916, Bd 39, S. 514—584.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Поступило 10 XI 1982

POSTEMBRYONAL DEVELOPMENT OF THE CESTODE APLOPARAKSIS
CRASSIROSTRIS (HYMENOLEPIDIDAE)

N. I. Demschin

S U M M A R Y

Larvogenesis of the cestode *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe, 1869) in the intermediate host *Eiseniella tetraedra* (Sav.) was studied experimentally. Morphological changes of the developing metacestode at the migrating larva stage, the primary cavity, growth and differentiation of the body, scolexogenesis and exocyst development, invagination of scolex and proboscis as well as mature cysticercoide are described in detail.
