

ЛАРВОГЕНЕЗ ДИПЛОЦИСТЫ *APLOPARAKSIS FURCIGERA*  
(RUD., 1819) FUHRMANN, 1926  
(CESTODA, HYMENOLEPIDIDAE)

В. Д. Гуляев

Челябинский государственный педагогический институт

Экспериментально изучен ларвогенез диплоцисты *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) Fuhrmann, 1926. Описан процесс инвагинации метамеры *A. furcigera*. Рассмотрены адаптивные механизмы к паразитированию в олигохетах диплоцисты *Aploparaksis*.

Род *Aploparaksis* (Clerc, 1902) Clerc, 1903 один из немногих среди *Hymenolepididae*, в современных границах которого обнаружены ларвоцисты нескольких модификаций (Бондаренко, 1973), что, по-видимому, указывает на его гетерогенность. Для преодоления последней необходимы исследования над способом ларвогенеза аплопараксисов, входящих в современные границы рода. В настоящей работе мы приводим результаты изучения ларвогенеза диплоцисты *A. furcigera* (Rud., 1819) Fuhrmann, 1926.

Ларвогенез этого вида изучен фрагментарно. Впервые ларвоцисты *A. furcigera* были обнаружены Ратцелем (Ratzel, 1868) у водной олигохеты *Lumbriculus variegatus*.

Харпер (Harper, 1930) от того же промежуточного хозяина описал ларвоцист *A. furcigera*, отмечая у них организацию, идентичную таковой у цистицеркоидов *A. crassirostris* sensu Mrazek, 1907 (Mrazek, 1907). В пределах СССР известно несколько находок диплоцист *A. furcigera* (Карманова, 1962; Демшин, 1965; Чибиченко и Токабаев, 1972; Бондаренко, 1973). Данные о ларвогенезе диплоцисты *Aploparaksis* (на примере *A. crassirostris* sensu Mrazek, 1907) мы находим у Мрачека (Mrazek, 1907; 1916). Первоначально Мрачек (1907) объяснил происхождение внешней оболочки цистицеркоида *Aploparaksis* разрастанием ткани типичного церкомера вокруг сколекса, погруженного в цисту. Позднее Мрачек (1916) обнаружил двухсегментную личинку *Aploparaksis*, задний сегмент которой имел вид пузырчатой цисты, и проследил погружение передней части личинки в хвостовой пузырь. Лишь после этого у личинки происходит развитие сколекса и последующая его инвагинация. Напротив, по Демшину (1965) развитие диплоцисты *A. furcigera* идет по пути эндосколексогенеза, характерного для ларвоцист типа моноцерка *Dilepididae*. Таким образом, данные о ларвогенезе диплоцисты *Aploparaksis* противоречивы, что побудило нас провести исследования по данному вопросу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились летом 1971—1972 гг. Были поставлены две серии опытов по изучению ларвогенеза *A. furcigera*, в которых было заражено и исследовано более 1600 экз. *Lumbriculus variegatus*. Олигохет заражали яйцами, извлеченными из зрелых члеников *A. furcigera*

от утят, искусственно инвазированных диплоцистами этого вида. Заражали только молодых олигохет до 1 см длиной. Личинок *A. furcigera* извлекали из тела олигохет и изучали в физиологическом растворе (0.66%). Все измерения проводили на живых личинках. Для наблюдения за развитием цестоды в целоме олигохеты применяли метод индивидуальных культур. Для этого 50 олигохет, с уменьшенной пигментацией покровов тела после заражения были помещены, каждая отдельно, в боксы. Олигохет исследовали, осторожно помещая под покровное стекло и не повреждая олигохеты, наблюдали за ларвогенезом цестоды. Затем олигохет возвращали в боксы для последующих наблюдений. Пользуясь этой методикой, мы проследили развитие каждой ларвоцисты *A. furcigera* от стадии мегалосферы до стадии ларвоцисты.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Стадия мегалосферы.** Впервые личинки *A. furcigera* были обнаружены на 2-й день после заражения олигохет. В последующие дни развития мегалосфера интенсивно растет, не изменяя архитектоники, увеличивается в размерах с 42 до 250—300<sup>1</sup> в диаметре к двенадцатому дню развития. Обращает внимание сильное развитие первичной лакуны, появляющейся на 3-й день развития мегалосферы (рис. 1, а) и достигающей 201—234 в диаметре на 12-й день развития (рис. 1, в). На 5-й и 6-й день развития первичная лакуна смещается к проксимальному полюсу мегалосферы (рис. 1, б). В последующем ее концентрическое положение восстанавливается. На 7-й день из кортикального слоя мегалосферы обособляются две латеральные перстеновидные клетки, размером 28—35. Стадия мегалосферы *A. furcigera* при температуре 18—22° продолжается 11—12 дней.

**Стадия метамеры.** На 12-й или 13-й день развития личинки происходит существенное изменение архитектоники. За счет усиленного роста в длину проксимальной части личинки (униполярной дифференциации метамеры) радиальная симметрия преобразуется в билатеральную, причем терминальный полюс, где концентрируются эмбриональные крючья, остается широко закругленным. В связи с этим на 13-й день метамера достигает размеров 349—364 × 283—300 и приобретает грушевидную форму тела (рис. 1, в). Ее униполярная дифференцировка приводит к тому, что на 15-й день она, достигая размеров 429—504 × 292—331, разделяется на проксимальный и терминальный сегменты (рис. 1, д). Проксимальный сегмент размером 182—207 × 115 резко переходит в терминальный. Последний несет эмбриональные крючья и является церкомерным. Церкомер *A. furcigera* вторично изменен первичной лакуной, унаследованной от мегалосферы, что придает ему вид пузырчатой цисты. Церкомерный сегмент размером 294—351 × 292—331 содержит лакуну, которая на 17-й день развития достигает 304—332 в диаметре. Длина метамеры на 17-й день развития равна 610—682. К этому дню недифференцированный проксимальный сегмент метамеры размером 285—320 × 145—163 начинает погружаться в сильно развитую первичную лакуну церкомерного сегмента (рис. 1, е, ж). Инвагинация метамеры завершается за несколько часов благодаря энергичным сокращениям мышц церкомерного сегмента, и к концу 17-го дня развития проксимальный сегмент полностью инвагинирует в церкомерный, который в связи с этим вторично приобретает сферическую форму (рис. 1, з). После инвагинации размеры метамеры уменьшаются до 406—450 в диаметре. Таким образом, внешний слой дубликатуры (=экзоциста) диплоцисты *A. furcigera* является вторично измененным церкомером, на что справедливо указывал Мрачек (1916). На вершине экзоцисты сохраняется незарастающее инвагинационное отверстие.

<sup>1</sup> Здесь и далее размеры в мкм.

На 18-й день завершается формирование экзоцисты. В последней обособляются клетки, развивающие высокое тургорное давление и тем самым придающие диплоцисте известную ригидность. Подчеркивая их функцио-

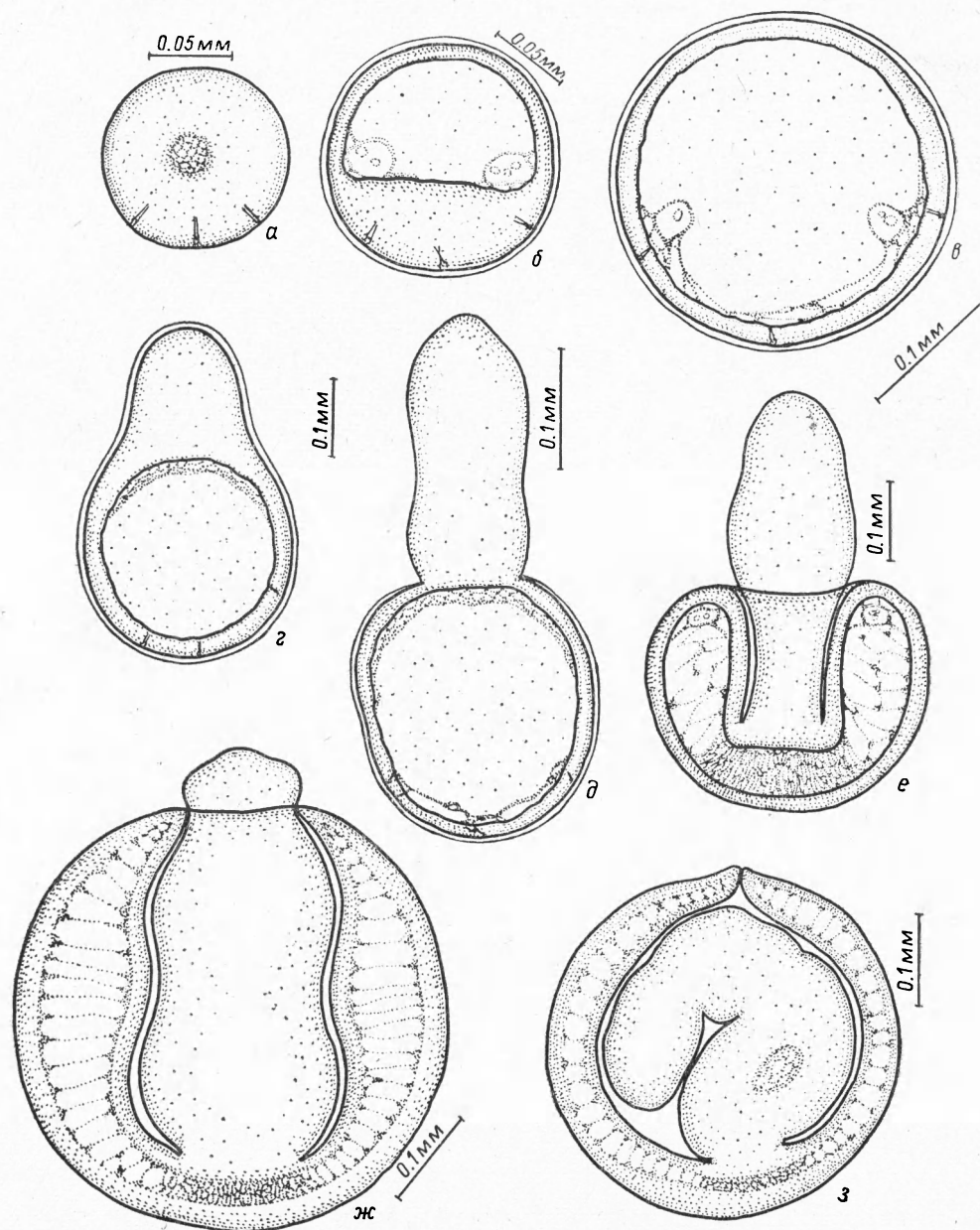


Рис. 1. Стадии ларвогенеза *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) Fuhrmann, 1926.

Мегалосфера: а — на 3-й день развития, б — на 6-й день развития, в — на 12-й день развития. Метамера: з — на 13-й день развития, д — двухсегментная метамера на 15-й день развития, е, ж — инвагинация метамеры на 17-й день развития, з — на 18-й день развития.

нальное значение, мы называем их ригидными клетками, которые являются дериватами первичной лакуны. В полости экзоцисты из примордиальных структур проксимального сегмента ( $290-381 \times 141-187$ ) формируются недифференцированные сколексовый отдел и сома, в которой закладывается лакуна. Метамера *A. furcigera* при температуре  $18-22^\circ$  развивается 5-6 дней.

Стадия сколексогенеза. Формирование имагинальных структур сколекса и инвагинационной цисты протекает 5-6 дней. Раз-

вивающийся сколекс на 19-й день развития имеет размер 208—220, к 24-му дню достигает 285—327 длины и 192—205 ширины. Присоски закладываются на 20-й день и к 24-му дню достигают размеров 91—108 × ×78—95. Крючья, появляющиеся на 21-й день, на 23-й приобретают характерную форму, а к 24-му дню их размеры варьируют от 45 до 52.

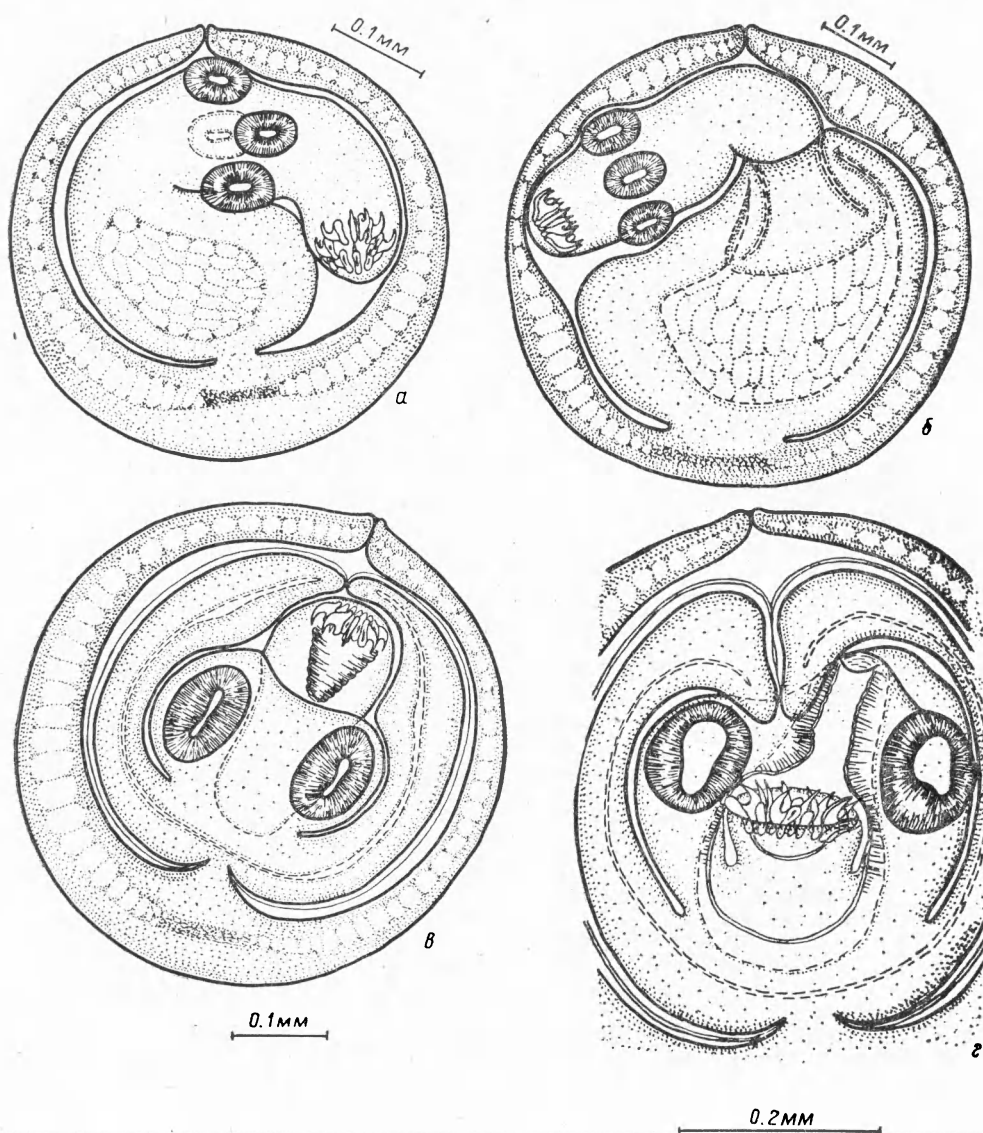


Рис. 2. Стадии ларвогенеза *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) Fuhrmann, 1926.  
 а — сколексогенез на 24-й день развития, б — инвагинация сколекса (25-й день развития), в — неинвазивная диплоциста (25-й день развития), г — положение хоботковых крючьев инвазивной диплоцисты (27-й день развития) (фрагмент).

Морфогенез сколекса и инвагинационной цисты идет параллельно, причем инвагинационная лакуна появляется независимо от первичной лакуны, т. е. возникает вторично. К 24-му дню она достигает размеров 411—456. Экзоциста диплоцисты увеличивается в размерах до 540—598 в диаметре. На этой стадии развития особенно отчетливо видны ригидные клетки экзоцисты (рис. 2, а).

Стадия инвагинации. В эту стадию личинки *A. furcigera* вступают на 24-й или 25-й день развития. Процесс инвагинации сколекса в инвагинационную цисту протекает значительно медленнее, чем у церкоцист, по-видимому, потому, что инвагинация сколекса идет под защитой

экзоцисты диплоцисты (рис. 2, б). В результате этого процесса формируется внутренний слой дубликатуры (=эндоциста) диплоцисты, причем эндоциста сохраняет связь с экзоцистой посредством шейки эндоцисты (рис. 2, в).

**Стадия ларвоцисты.** Заражение утят диплоцистами, только что закончившими стадию инвагинации, дало негативные результаты. Они заразились диплоцистами лишь 27—28-дневного возраста. Для инвазионной диплоцисты характерно глубокое погружение хоботка в хоботковое влагалище и инвертированное положение крючьев, при котором вершины их лезвий направлены к апертуре экзоцисты (рис. 2, г).

Таким образом, ларвогенез диплоцисты *A. furcigera* при температуре 18—22° протекает 27—28 дней.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Процесс ларвогенеза *A. furcigera* необычен для типичных *Hymenolepididae*, обладающих ларвоцистой типа церкоцисты. Он имеет следующие особенности:

1. Сроки развития мегалосферы превышают сроки развития мегалосфер церкоцист и достигают очень крупных размеров.

2. Мегалосфера имеет сильно развитую первичную лакуну, в 3—4 раза больше, чем у церкоцист.

3. Церкомер метамеры вторично изменен локализацией в нем первичной лакуны в связи с тем, что происходит униполярная дифференцировка метамеры.

4. Происходит инвагинация метамеры, вследствие чего метамера вторично приобретает сферическую форму.

5. В экзоцисте личинки обособляются ригидные клетки — дериваты первичной лакуны.

6. Инвагинационная лакуна возникает вторично и независимо от первичной лакуны.

7. Сколексогенез, образование инвагинационной цисты и инвагинация сколекса идет в полости экзоцисты.

В то же время в организации диплоцисты *A. furcigera* мы можем отметить признаки, сближающие ее с моноцерком дилепидид: вторично измененный церкомер в виде внешней сферической цисты, ригидные клетки и вторичная инвагинационная лакуна.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что ларвогенез диплоцисты *A. furcigera* является вторично измененным цистицеркоидным ларвогенезом, адаптированным к протеканию в организме полимиарных промежуточных хозяев—олигохет. Такой вывод мы можем сделать на основании следующего. Во-первых, несмотря на то что адаптивные изменения затронули стадию мегалосферы, на 5-, 6-й дни развития первичная лакуна смещается к проксимальному полюсу мегалосферы, как это происходит при личиночном развитии церкоцист гименолелипидид, т. е. черты цистицеркоидного ларвогенеза проявляются на стадии мегалосферы. Во-вторых, метамера *A. furcigera* претерпевает экзогенную пространственную дифференциацию, что характерно для ларвогенеза церкоцист. Проксимальный сегмент является недифференцированным сколексовым отделом, а значит, у диплоцисты сколекс образуется экзогенным путем, как у церкоцист гименолелипидид, а не эндогенно, как у моноцерка дилепидид. В-третьих, сферическую экзоцисту диплоциста *A. furcigera* приобретает вторично, в результате инвагинации проксимального сегмента метамеры в церкомерный сегмент, моноцерк же на всех стадиях ларвогенеза сохраняет сферическую форму тела. Поэтому только в конце стадии метамеры диплоциста приобретает черты, конвергентные с моноцерком.

Диплоциста *A. furcigera*, как и моноцерк дилепидид, развивается в полости тела олигохет, являющихся полимиарными животными (мышцы составляют 40—50% веса тела). Ведущей особенностью строения олигохет является кожно-мускульный мешок, оказывающий давление на цело-

мическую жидкость полости тела. Поэтому в целом олигохет выполняет опорные функции. Поскольку при локомоции тонус мышц кожно-мускульного мешка постоянно изменяется, изменяется и тургор жидкости целома олигохет. Ларвоцисты, развивающиеся в условиях целома олигохет, испытывают механические воздействия со стороны кожно-мускульного мешка промежуточного хозяина, постоянно меняющиеся как по силе, так и по направлению. В связи с этим развитие ларвоцист происходит в динамической среде, что для морфогенеза имагинальных структур сколекса неблагоприятно. Эволюция ларвогенеза *A. furcigera*, перешедшего к паразитированию в полимиарных олигохетах на фазе ларвоцисты, шла под знаком прессы кожно-мускульного мешка промежуточного хозяина. У диплоцисты *A. furcigera* возникли адаптивные ценогенезы, которые у паренхиматозных личинок, лишенных каких-либо скелетных элементов, формируются на основе лакун, заполненных жидкостью и одетых эластичными оболочками. В жидкости лакун под воздействием упругих оболочек, в ответ на пресс кожно-мускульного мешка олигохеты, возникает противодействие, поэтому первичные лакуны личинок цестод, помимо прочих функций, выполняют опорные функции, и на их основе тело ларвоцисты приобретает ригидные свойства. Поляризация функций первичной лакуны ведет к возникновению ригидных клеток.

В связи с этим становится понятным адаптивный характер ценогенезов диплоцисты *A. furcigera*, возникших на основе цистицеркоидного ларвогенеза: гипертрофированное развитие первичной лакуны; образование защитной экзоцисты (деривата типичного церкомера) в результате инвагинации метамеры, после чего сколексогенез идет под ее защитой; образование на основе первичной лакуны ригидных клеток. Таким образом, ларвогенез диплоцисты *A. furcigera* мы определяем как вторично измененный паразитированием в олигохетах цистицеркоидный ларвогенез, существенными чертами которого являются гипертрофированное развитие первичной лакуны мегалосферы и метамеры; униполярная дифференцировка метамеры; инвагинация метамеры, образующая экзоцисту с ригидными клетками; экзосколексогенез и образование вторичной инвагинационной лакуны.

#### Литература

- Бондаренко С. К. 1973. Модификация личинок рода *Aploparaksis* (Hymenolepididae). Materials of the Intern. conf. on Hymenolepididae. Warszawa : 14—16 September: 8—10.
- Демшин Н. И. 1965. Цикл развития *Aploparaksis furcigera* Rudolphi, 1819 — паразита домашних и диких уток. В сб.: «Паразитич. черви домашних и диких животных». Владивосток : 93—101.
- Карманова Е. М. 1962. Обнаружение цистицеркоида *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) в олигохетах Казахстана. Тр. ГЕЛАН, 12 : 25—26.
- Чибиченко Н. Т., Токбаев М. М. 1972. Олигохеты фауны Киргизии как промежуточные хозяева гельминтов. Изв. АН Киргизской ССР, 1 : 37—46.
- Мразек А. Л. 1907. Cestodenstudien I. Cysticercoiden aus *Lumbriculus variegatus*. Zoolog. Jahrb. Abt. Syst., 24 : 591—620.
- Мразек А. Л. 1916. Cestodenstudien II, Die morphologische Bedeutung der Cestoden—Larven. Zoolog. Jahrb. Abt. Anatom., Bd. 39 : 515—584.
- Ratzel Fr. 1868. Zur Entwicklungsgeschichte der Cestoden. Arch. Naturg., 34 : 138—149.
- Harper W. 1930. On some British larval cestodes from land- and freshwater invertebrate hosts. Parasitology., 22 (2) : 202—213.

LARVOGENESIS OF DIPLOCYST OF APLOPARAKSIS FURCIGERA (RUD., 1819)  
FUHRMANN, 1926 (CESTODA, HYMENOLEPIDIDAE)

V. D. Guljaev

S U M M A R Y

Data are given on the larvogenesis of the diplocyst of *Aploparaksis furcigera*. The invagination process of the metamere is described. The external layer of duplicature (exocyst) of the diplocyst has been shown to be a derivate of a typical cercomere. Due to this the larvogenesis of the diplocyst of *A. furcigera* is regarded as a cystocercoid larvogenesis changed by the adaptation to parasitism in polymyarian intermediate hosts (*Oligochaeta*). The origin of protective cenogeneses of diplocyst is a response to mechanical effects of the cutaneous-muscular sac of *Oligochaeta* upon the developing larvocyst.

---