

МОРФОГЕНЕЗ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ  
 PASSERILEPIS CRENATA (CESTOIDEA: HYMENOLEPIDIDAE)

А. К. Галкин

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В статье описывается последовательность формирования мужской и женской половых систем циклофиллидной цестоды *Passerilepis crenata*. На основании степени развития половых органов уточняется зонирование стробилы червя.

Стробила большинства цестод характеризуется гетерохронной метамерией (Спасский, 1951). По мере образования новых члеников в области шейки червя каждый ранее отделившийся членик сдвигается назад, и при этом в нем постепенно происходит формирование половых органов и созревание половых продуктов. У некоторых отрядов цестод (*Tetraphyllidea*, *Proteocephalidea*, *Cyclophyllidea*) в материнском организме протекает и эмбриональное развитие оплодотворенных яиц вплоть до формирования онкосферы. Таким образом, цестоды предоставляют уникальную возможность проследить на одной зрелой особи все последовательные стадии индивидуального развития половозрелой фазы, поскольку в любой стробиле каждый из предшествующих члеников отражает определенный этап развития каждого последующего членика. В статье изложено исследование морфогенеза половой системы *Passerilepis crenata* (Goeze, 1782) Sultanov e. Spasskaja, 1959 — паразита широкого круга птиц, преимущественно воробьиных.

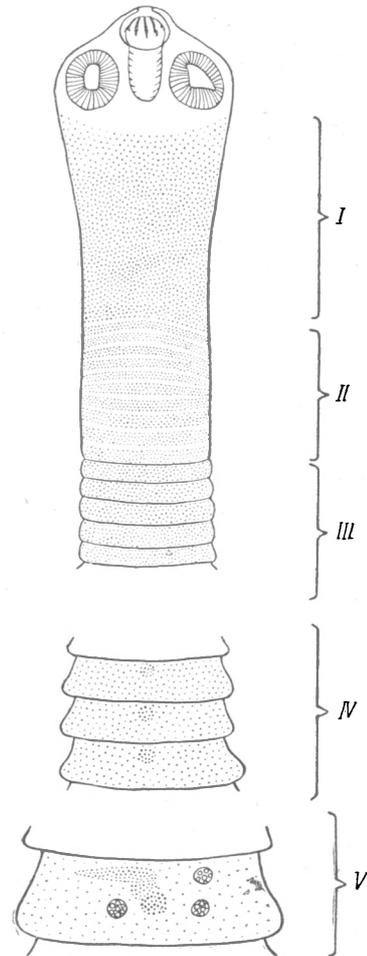
Материал собран летом 1977 и 1978 гг. при вскрытии скворцов на Биостанции ЗИН АН СССР в пос. Рыбачий, Калининградской обл. (Куршская коса). Тотальные препараты червей (23 стробилы) окрашены квасцовым кармином, двойной краской Рейнольда и гематоксилином Бёмера. Препараты изучались при помощи микроскопа Amplival с фазовым контрастом при увеличении до  $100\times\times 20\times$ . Рисунки сделаны с использованием того же микроскопа и рисовального аппарата РА-1.

Тело *Passerilepis crenata* состоит из сколекса, несущего 4 присоски и хоботок, вооруженный крючьями, шейки и членистой стробилы. Живые зрелые черви могут достигать 10—12 см длины.

Отчетливо выраженная шейка слегка сужается назад (рис. 1, I). Она всегда интенсивно окрашивается, так как содержит многочисленные недифференцированные клетки с ядрами спермального типа. Поверхностно располагаются клетки с более крупными пузырьковидными ядрами и слабо красящейся цитоплазмой.<sup>1</sup> Они не образуют сплошного субтегументального слоя, а лежат относительно свободно, возможно, соединяясь друг с другом своими цитоплазматическими отростками. Связи этих клеток с тегументом на имеющихся препаратах не обнаружено. Расчленение стробилы начинается непосредственно за шейкой, но между самыми моло-

<sup>1</sup> Два основных типа клеток отмечено и в паренхиме развивающихся марит трематод (Cheng, Provenza, 1960). Для их обозначения предложены термины  $\alpha$ - и  $\beta$ -клеток.  $\beta$ -клетки представляют собой недифференцированные элементы паренхимы, от которых берут начало  $\alpha$ -клетки.

дыми обособляющимися члениками (до 10) границы в виде бороздок и боковых перегородок не выражены. На окрашенных препаратах этот участок представляется поперечно исчерченным за счет группировки клеток со спермальными ядрами в отдельные узкие поперечные полосы — «линзы» (рис. 1, II). В то же время цитоплазма клеток субтегументального слоя становится равномерно гранулированной. Эти клетки отличаются значительными размерами (до 7—8 мкм), они лежат поодиночке, почти не соприкасаясь друг с другом. Между «линзами», образуемыми клетками



со спермальными ядрами, располагается как на дорсальной, так и на вентральной стороне стробилы по одному ряду клеток субтегументального слоя. Весьма вероятно, что одной из функций этих клеток и является подразделение недифференцированной массы клеток со спермальными ядрами на обособленные зоны, иными словами, создание внутренних перегородок, разграничивающих членики.

Первые четко отделенные друг от друга проглотида очень коротки (отношение длины к ширине около 1 : 7). По мере удаления от сколекса они увеличиваются как в длину, так и в ширину. Первоначально клетки со спермальными ядрами равномерно распределяются в толще члеников (рис. 1, III), затем по средней линии в передней части каждого членика, начиная с 50—80-го, возникает скопление таких клеток, хорошо заметное благодаря интенсивной окраске их ядер (рис. 1, IV). Эту клеточную массу мы условно называем «первичным половым зачатком». Из него формируется вся женская и часть мужской половой систем, за исключением

Рис. 1. Неполовозрелая часть стробилы *Passerilepis crenata* (схема).

I — шейка, II — зона обособления члеников, III — зона, предшествующая появлению морфологически выраженных половых зачатков, IV — зона закладки и роста первичного полового зачатка, V — зона развития мужской половой системы.

семенников и семявыносящих канальцев. Постепенно этот зачаток увеличивается в размерах, разрастаясь назад и к одной из боковых сторон членика, которая в дальнейшем становится поральной. Зачатки семенников в виде многоклеточных образований, одетых собственной мембраной, обнаруживаются в члениках, начиная со 110—130-го от сколекса. Они локализируются в паренхиме, отдельно от первичного полового зачатка, 1 порально и 2 апорально, один позади другого (рис. 1, V).

Большинство клеток, образующих семенник на ранних стадиях его развития, имеет округлое пузырьковидное ядро с нуклеолоподобной структурой в центре, которое окружено относительно тонким слоем цитоплазмы. Это уже сформировавшиеся сперматогонии. Кроме них, имеется несколько клеток с мелкими плотно красящимися ядрами и одна клетка с большим светлым ядром, в 2—3 раза превышающим размеры ядер сперматогониев. Последние клетки удается наблюдать в паренхиме 2—4 члеников, предшествующих членикам с обособленными зачатками семенников. Около каждой из них группируется несколько мелкоядерных клеток. Переход от такого состояния к одетому мембраной многоклеточному зачатку с диф-

дифференцированными клетками совершается очень быстро. Развивающиеся семенники от членика к членику увеличиваются в размерах, число сперматогониев в них возрастает, а сами они постепенно становятся мельче.

Одновременно с закладкой семенников первичный половой зачаток отчетливо подразделяется на 3 отдела. Наибольшее по объему скопление клеток удлиняется в сторону бокового края членика, одевается мембраной и в дальнейшем образует мужской половой орган (сумку цирруса и наружный семенной пузырек) и дистальную часть вагины. Этот клеточный тяж проходит дорсально от боковых экскреторных сосудов. Задний отдел клеточного скопления, лежащий в центральной части членика, — зачаток яичника и желточника — дольше всех остается недифференцированным. На-

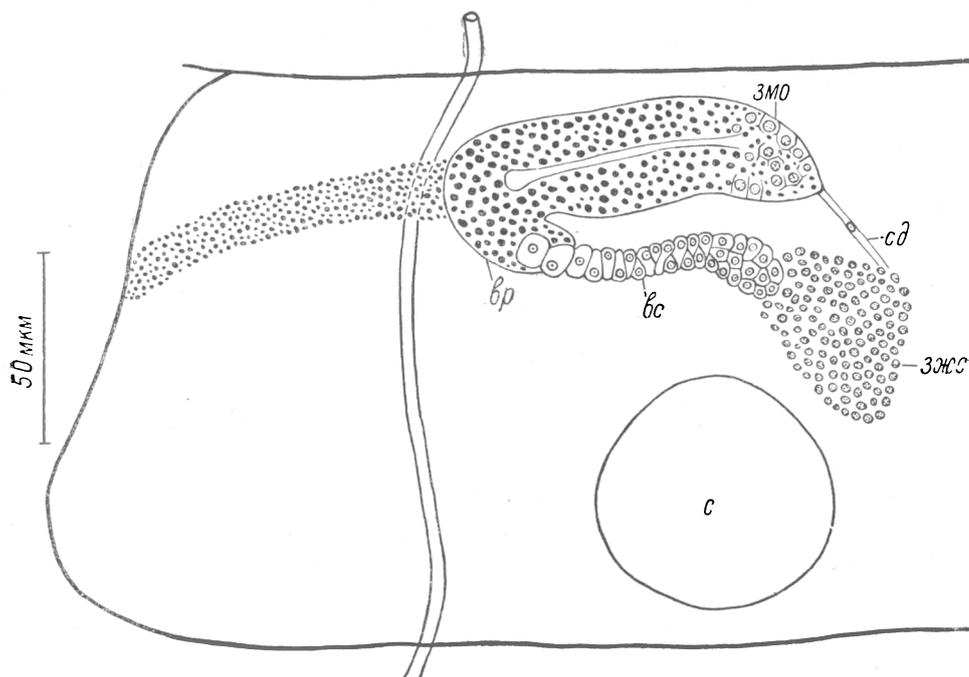


Рис. 2. 170-й членик стробилы, появление просвета в зачатке мужского полового органа.

конец, группа клеток, лежащая между этими двумя клеточными массами, формирует проксимальную часть вагины с семяприемником.

Клетки последнего из этих отделов дифференцируются первыми. К 150—160-му членику стробилы они приобретают следующий вид: ядро — пузырьковидное, цитоплазма совершенно прозрачна. В результате их группировки образуется столбик из плотно прилегающих друг к другу клеток (вагинальный столбик), соединяющий зачаток женских половых желез с зачатком мужского полового органа (рис. 2, вс). Вагинальный клеточный столбик расположен медиальнее боковых экскреторных сосудов и подходит к зачатку мужского полового органа с вентральной стороны. Большая часть клеток, составляющих зачаток мужского полового органа, также сконцентрирована медиальнее от экскреторных сосудов. Латеральнее поральных экскреторных сосудов этот зачаток ко времени оформления вагинального столбика имеет вид тонкого рыхлого клеточного тяжа. Дифференциация клеток и морфологические перестройки охватывают только медиальную половину зачатка.

Последующий участок стробилы из 40—45 члеников характеризуется полным созреванием мужских половых продуктов и окончательной дифференциацией мужского полового аппарата и вагины. К 160—172-му членику стробилы в паренхиме обнаруживаются семявыносящие каналы, закладывающиеся в виде тонких протоплазматических тяжей с редкими ядрами. Они подходят общим стволом к зачатку мужского полового органа.

В этих же члениках — в семенниках — начинается деление отдельных сперматогониев на сперматоциты. Несколькими члениками дальше медиальная половина зачатка мужского полового органа в своей дистальной части образует небольшой рукав в направлении вагинального столбика (рис. 2, *вр*) и отделяется мембраной от той его части, которая лежит латеральнее экскреторных сосудов. Одновременно проксимальная часть вагинального столбика, прилегающая к зачатку женских желез, несколько расширяется. Проксимальная часть зачатка мужского полового органа разрыхляется. Ядра составляющих ее клеток увеличиваются в размерах и становятся более светлыми, появляются отчетливые клеточные границы. По продольной оси зачатка просматривается один ряд клеток с относительно плотными ядрами, в то время как клетки дистальной части зачатка, будущей сумки цирруса, не имеют видимых клеточных границ. Наконец, в толще зачатка появляется продольная щель (семяизвергательный канал), теряющаяся в его рыхлой проксимальной части, но ясно ограниченная в дистальной (рис. 2). Заключительный этап дифференцировки половых протоков охватывает 15—20 члеников. Он сопровождается значительным увеличением в длину вагинального рукава и дистальной части зачатка мужского полового органа, формирующей сумку цирруса, которые, вытягиваясь, заходят за экскреторные сосуды и достигают бокового края членика. Вагинальный рукав и вагинальный столбик образуют трубку вагины с семяприемником. В вагинальном рукаве возникает узкий просвет, соединяющийся с концевым отделом семяизвергательного канала еще до достижения ими края членика. Цитоплазма клеток, образующих как собственно вагинальный столбик, так и его проксимальное булавовидное расширение, увеличивается в объеме и становится сетчатой. Клетки расходятся к поверхности органа, образуя внутри обширную полость будущего семяприемника. В проксимальной части дифференцирующегося мужского полового органа также возникает округлая полость — наружный семенной пузырек, связанный с сумкой цирруса посредством небольшой перетяжки, пронизанной узким протоком. Формирование цирруса и его сумки сопровождается расслоением первоначально сплошного зачатка. Наружный слой клеток с крупными пузырьковидными ядрами образует стенку сумки цирруса, а внутренний «стержень», пронизанный семяизвергательным каналом, — собственно циррус и стенки внутреннего семенного пузырька (рис. 3). Сумка цирруса до заполнения внутреннего семенного пузырька спермой очень узка и несколько заходит за поральные экскреторные сосуды.

Лежащая почти в центре членика клеточная масса, выделившись из первичного полового зачатка на вышеперечисленные отделы, сохраняется на протяжении 25—30 последующих члеников без особых изменений. Только ко времени появления просвета в зачатке мужского полового органа (165—175-й членик стробилы) она начинает дифференцироваться на яичник, желточник и протоки женской половой системы. В передней части этого клеточного скопления формируется пара латерально направленных лопастей — зачаток яичника (рис. 3, *яя*). Составляющие его клетки характеризуются относительно крупными пузырьковидными ядрами. Такие же ядра имеют и клетки зачатка желточника, расположенного позади зачатка яичника. Пространство между зачатками женских половых желез заполнено клетками, в большинстве своем имеющими мелкие плотно красящиеся ядра. Эти клетки формируют многочисленные протоки женской половой системы, за исключением влагалища с семяприемником. Дифференциация протоков начинается от семяприемника к желточнику. Проток семяприемника, яйцевод и проток оплодотворения закладываются подобно вагинальному столбику — в виде плотного тяжа, состоящего из столбчатых клеток с крупным светлым ядром с ядрышком и прозрачной цитоплазмой. В районе желточника клеточный тяж перегибается на вентральную сторону и направляется вперед, заходя за мостик яичника. Ядра клеток этого зачатка (маточный канал) остаются плотно красящимися.

Ко времени окончательного формирования мужского полового органа (190—200-й членик стробилы) в семенниках созревают сперматозоиды. Начинается заполнение спермой сначала внутреннего, а затем и наружного семенного пузырьков (рис. 4). При этом внутренний семенной пузырек

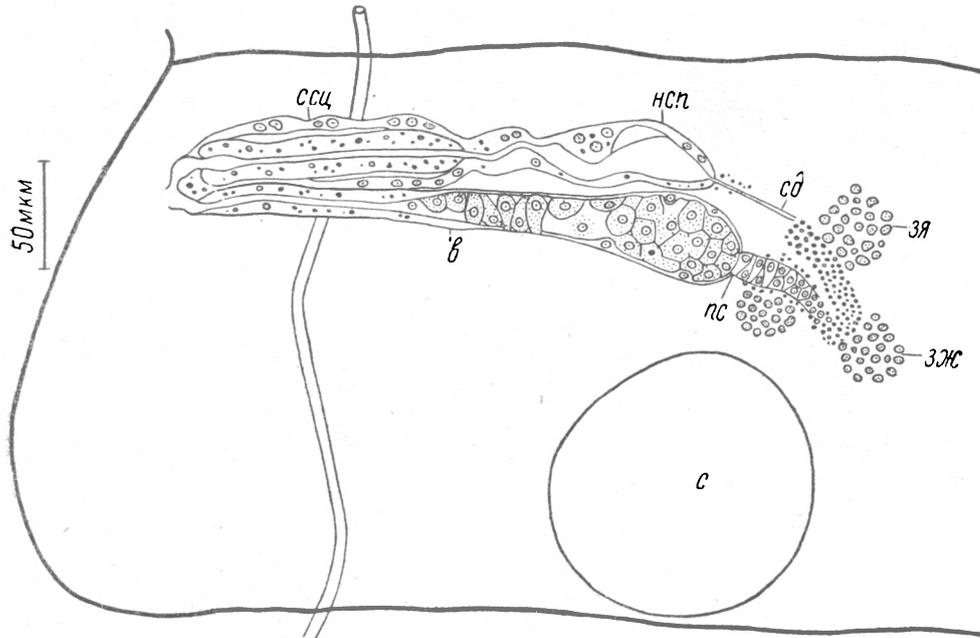


Рис. 3. 180-й членик стробилы, дифференциация наружного семенного пузырька, сумки цирруса и вагины.

занимает почти всю полость сумки цирруса, которая становится «дубинко-видной» (Спасский, 1965), с отношением ширины к длине около 3 : 5. Одновременно в просвете вагины обнаруживается клеточный детрит и

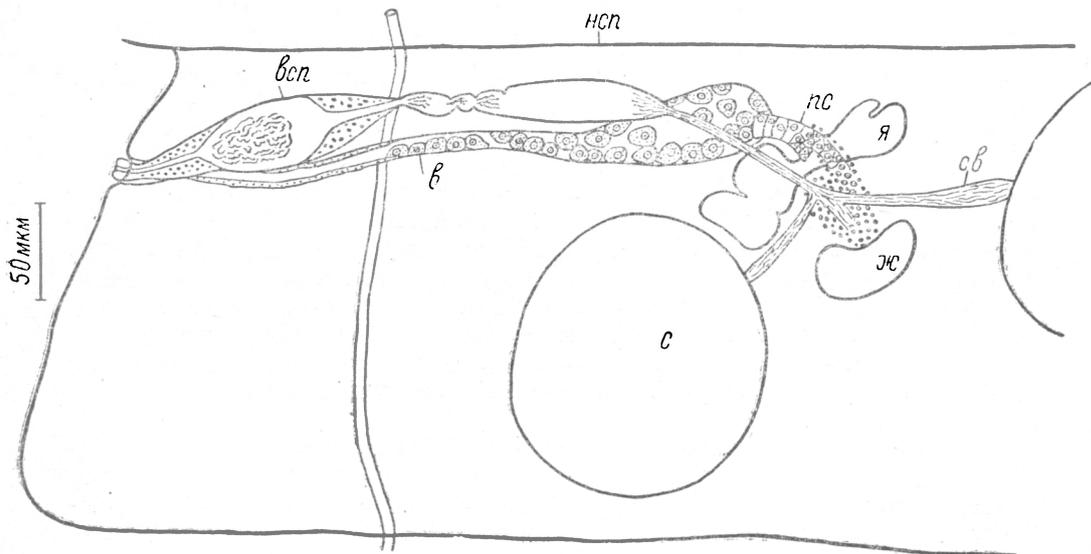


Рис. 4. 195-й членик стробилы, появление спермы во внутреннем семенном пузырьке.

клетки с ядрами, идентичными ядрам клеток семяприемника. В самом семяприемнике клетки утрачивают связь друг с другом и оказываются в его полости. Стенка этого органа представляется прозрачной эластичной пленкой, не имеющей клеточной природы.

После наполнения спермой семенных пузырьков происходит наполнение семяприемника — копуляция (рис. 5). При перекачивании спермы просвет вагины увеличивается до 30—50 мкм в диаметре, в то время как до и после копуляции он составляет всего 6—7 мкм. Заполненный спермой семяприемник по объему значительно превышает семенные пузырьки и занимает всю толщину членика. Копуляция в каждом членике является однократным процессом, в дальнейшем пополнение семяприемника спермой не происходит. По всей видимости, у *P. crenata* имеет место самооплодотворение в пределах членика, но циррус, введенный в вагину, нам наблюдать не удалось. Как во время копуляции, так и после нее семенные пузырьки остаются наполненными спермой, так как семенники функционируют еще длительное время. Диаметр семявыносящих канальцев в этот период достигает 10 мкм.

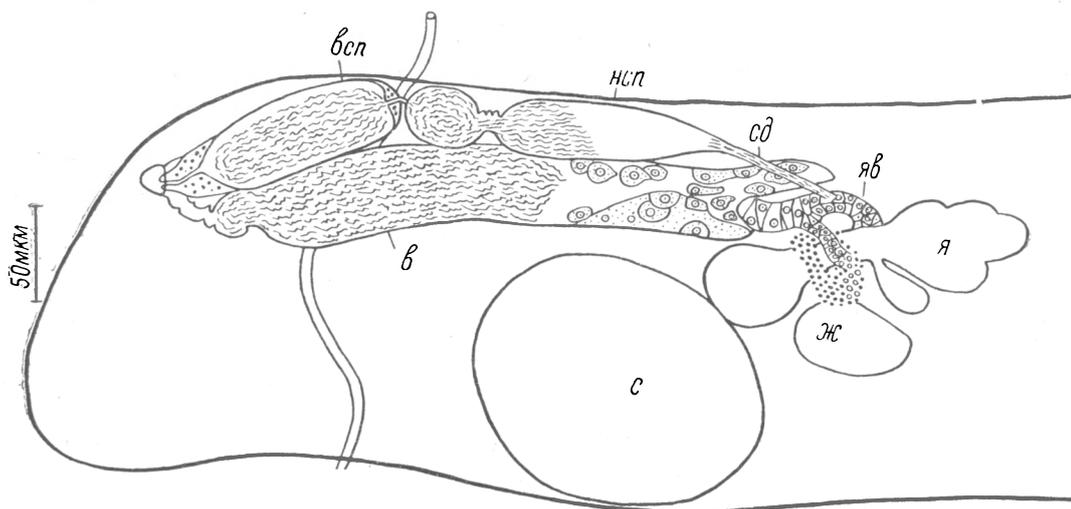


Рис. 5. 205-й членик стробилы, поступление спермы из семенных пузырьков в вагину (копуляция).

В период заполнения семенных пузырьков спермой, на протяжении 12—15 члеников, происходит интенсивное развитие яичника: заканчивается размножение оогониев, и первичные ооциты синхронно приступают к росту. При этом их диаметр увеличивается вдвое (от 6 до 12 мкм). Одновременно достигают окончательного развития проток семяприемника, яйцевод и проток оплодотворения. Ядра образующих их клеток уменьшаются и уплощаются, стенка протоков становится волокнистой, без каких-либо клеточных границ. Клетки, формирующие маточный канал, специализируются в значительно меньшей степени. Их размеры не увеличиваются, ядра все время остаются почти без изменений. В начале маточного канала лежит тельце Мелиса, состоящее из колбовидных клеток 30 мкм длины. Оно обнаруживается в члениках сразу после наполнения спермой семяприемника (рис. 6). Просвет в маточном канале появляется несколько позже.

Женская половая система не начинает функционировать непосредственно после копуляции. 20—25 члеников, семяприемники которых заполнены спермой, еще не содержат яиц. В этот период ооциты подвергаются дальнейшим изменениям. Их цитоплазма, которая при росте клеток окрашивается равномерно и интенсивно, становится значительно светлее, но в ней появляются отдельные гранулы. Одновременно закладывается матка в виде двух узких карманов, отходящих от переднего конца маточного канала к боковым сторонам членика. Свою окончательную форму матка принимает только после заполнения ее яйцами.

Появление оплодотворенных яиц в маточном канале обнаруживается с 235—250-го членика стробилы. По маточному каналу оплодотворенные

яйца непрерывным потоком проходят в матку, которая лежит поперек членика и первоначально имеет гантелевидную форму. Заполнение матки яйцами происходит очень быстро. Этот процесс можно наблюдать на участке стробилы, состоящем из 10—12 члеников. При этом яйца концентрируются в боковых отделах матки, а центральная ее часть имеет вид относительно узкого перешейка. К концу периода оплодотворения от яичника остается только его оболочка, содержащая незначительное количество клеточного детрита, в желточнике сохраняется значительное количество содержимого, имеющее вид темноокрашенных гранул. В дальнейшем матка становится мешковидной, и развивающиеся эмбрионы заполняют ее более или менее равномерно (рис. 7). Семенники оттесняются к передней и задней стенкам членика и деформируются. Семенные пузырьки и семяприемник, однако, не претерпевают изменений и даже остаются наполненными спермой. Такими они сохраняются вплоть до созревания онкосфер —

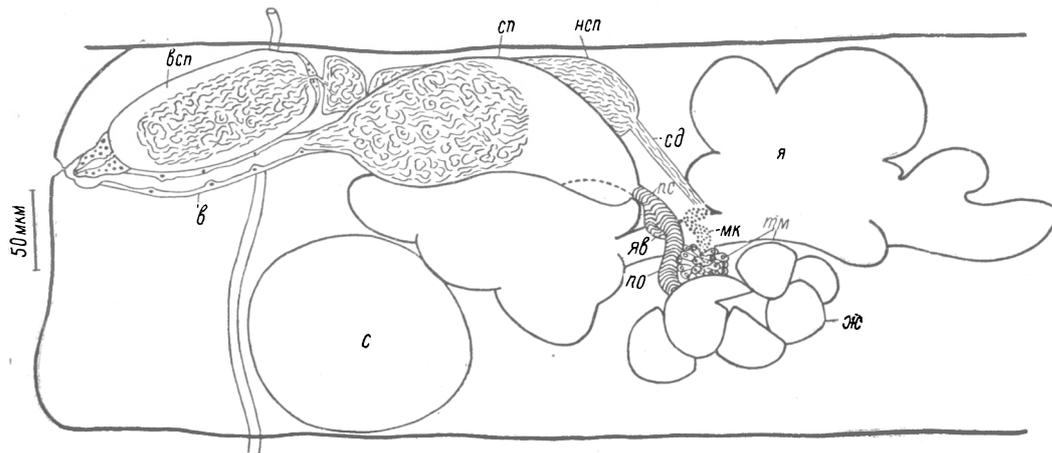


Рис. 6. 230-й членик стробилы, полное формирование женской половой системы.

до полного формирования в них эмбриональных крючьев (340—350-й членик стробилы).

Итак, по степени развития половых органов стробилу *Passerilepis crenata*, как и у большинства других циклофиллидных цестод, можно подразделить на неполовозрелую, мужскую, женскую и зрелую части. Более подробное изучение неполовозрелой части стробилы показывает, что она, в свою очередь, состоит из нескольких зон, расположенных в следующем порядке от шейки: 1. зона обособления члеников (не имеет наружных границ между члениками); 2. зона, предшествующая появлению морфологически выраженных половых зачатков; 3. зона закладки и роста первичного полового зачатка; 4. зона развития мужской половой системы (рис. 1). В пределах последней зоны происходит созревание мужских половых продуктов и формирование мужских половых протоков и вагины с семяприемником. Мужская часть стробилы включает членики, в которых происходит наполнение спермой семенных пузырьков и поступление ее в семяприемник. Женская часть стробилы охватывает членики с семяприемником, наполненным спермой, до начала процесса оплодотворения. Здесь достигают окончательного развития яичник, желточник и протоки женской половой системы. Наконец, членики с оплодотворенными яйцами и эмбрионами, заполняющими матку, составляют зрелую часть стробилы.

В пределах мужской и женской части стробилы железы и протоки соответствующей половой системы достигают своего полного развития. Так, семенные пузырьки и семяприемник приобретают окончательное строение только после наполнения их спермой, т. е. во время функционирования семенников. Протоки женской половой системы полностью диффе-

ренцируются перед самым началом функционирования яичника, уже после копуляции.

К сожалению, специальные исследования по морфогенезу половой системы цестод отсутствуют. Известны лишь самые общие сведения о последовательности формирования гонад (Шульц и Гвоздев, 1970). Большинство ленточных червей свойственна протерандрия. При морфологическом описании некоторых видов указывается, в какой части стробилы «появляются» зачаток сумки цирруса, семенники, женские железы, молодая матка (Czaplinski, 1956). Для *Aploparaksis sanjuanensis* (Спасский, 1963) отмечает, что «вагина и семяприемник оформляются и начинают функцио-

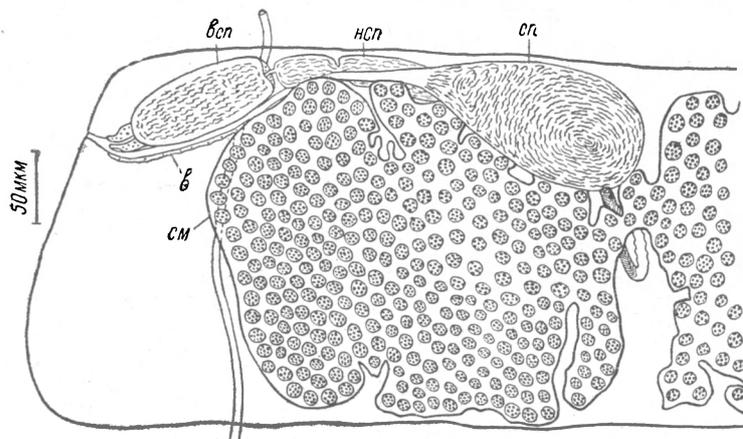


Рис. 7. 290-й членик стробилы, матка с развивающимися эмбрионами.

Условные обозначения к рис. 2—7.

в — вагина, вр — вагинальный рукав, вст — вагинальный столбик, встп — внутренний семенной пузырек, ж — желточник, жж — зачаток желточника, жжс — зачаток женской половой системы, жмо — зачаток мужского полового органа, я — зачаток яичника, мж — маточный канал, нсп — наружный семенной пузырек, но — проток оплодотворения, нс — проток семяприемника, с — семенник, сп — семявыносящий каналец, сд — семяпровод, см — стенка матки, сп — семяприемник, ссц — стенка сумки цирруса, тм — тельце Мелиса, я — яичник, яв — яйцевод.

нировать почти одновременно с бурсой цирруса, тогда как яичник, желточник и тельце Мелиса еще представлены небольшой недифференцированной группой клеток».

Для исследованного нами вида данные по развитию анатомических структур червя приведены лишь Морелем (Morell, 1895). Исследователь отмечает, что половые железы и протоки закладываются в паренхиме в виде «скопления ядер» (Kernanhäufung): первыми — зачатки мужских гонад (3 группы, по числу семенников), следующее скопление клеток дифференцируется в мужской половой орган и, наконец, последней в центральной части членика появляется группа клеток — зачаток женских половых желез, который на протяжении многих члеников остается на «эмбриональной ступени развития».

Наше исследование расширило и уточнило эти наблюдения. Морфологическое изучение стробил цестод следовало бы продолжать. Работы в этом направлении имеют значение для решения вопроса о происхождении стробилиации у цестод и о механизме этого процесса. Кроме того, исследование стробил цестод различных систематических групп представляет интерес и в эволюционном аспекте.

#### Литература

- С п а с с к и й А. А. 1951. Основы цестодологии. Т. I. Аноплоцефалаты — ленточные гельминты домашних и диких животных. Изд-во АН СССР, М.: 1—736.
- С п а с с к и й А. А. 1963. Основы цестодологии. Т. II. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц. Изд-во АН СССР, М.: 1—418.
- С п а с с к и й А. А. 1965. О жизненном цикле и морфологии *Passerilepis crenata* (Cestoda: Hymenolepididae). — В кн.: Паразиты животных и растений, вып. I, Кишинев: 113—118.
- Ш у л ь ц Р. С., Г в о з д е в Е. В. 1970. Основы общей гельминтологии. Т. I. Морфология, систематика, филогения гельминтов. «Наука», М.: 1—492.

- Cheng T. C., Provenza D. V. 1960. Studies on cellular elements of the mesenchyma and of tissues of *Haematoloechus confusus* Ingles, 1932 (Trematoda). — Trans. Amer. Micro. Soc., 79 (2) : 170—179.
- Czaplinski B. 1956. Hymenolepididae Fuhrmann, 1907 (Cestoda) parasites of some domestic and wild Anseriformes in Poland. — Acta parasitol. polon., 4 (8) : 175—357.
- Morell A. 1895. Anatomisch-histologische Studien an Vogeltanien. — Arch. Naturgesch., 61 (1) : 81—102.
- 

MORPHOGENESIS OF THE GENITAL SYSTEM OF *PASSERILEPIS CRENATA*  
(CESTOIDEA: HYMENOLEPIDIDAE)

A. K. Galkin

S U M M A R Y

The consecutive development of the genital organs in proglottides of the mature strobile of *Passerilepis crenata* was studied. The organs of the male and female genital systems, excluding testes and efferent ductules, are laid as a common genital anlage, which later become subdivided into three departments. On the basis of the degree of development of the genital organs zonation of the worm's strobile has been specified.

---