

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ
НЕКОТОРЫХ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ ЦЕСТОД
СБОРНОГО РОДА «SCOLEX» (TETRAPHYLLIDEA)
И ПРОБЛЕМА ИХ ИДЕНТИФИКАЦИИ

Н. В. Авдеева, В. В. Авдеев

Лаборатория паразитологии морских животных ТИНРО, Владивосток

С целью выявления стабильных признаков, позволяющих вести определение тетрафиллидных плероцеркоидов, изучены особенности морфогенеза прикрепительных органов (дополнительные присоски и ботридии) для некоторых из них.

Определение до вида плероцеркоидов цестод отряда *Tetraphyllidea* в большинстве случаев пока практически невозможно из-за отсутствия таких четких и многообразных морфологических признаков, какие имеются у взрослых цестод (строение половой системы, количества и формы крючьев и т. п.).

Определение родовой принадлежности многих тетрафиллидных личинок, паразитирующих в морских рыбах, обычно не вызывает затруд-

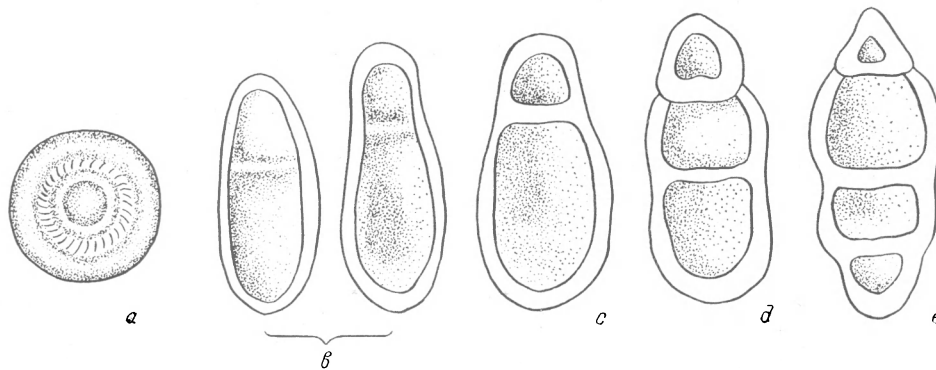


Рис. 1. Схема развития ботридий у плероцеркоидов *Scolex* spp. (по Monticelli, 1888).

Объяснения в тексте.

нений, так как строение сколекса на стадии плероцеркоида у них и у взрослых цестод, например, таких родов, как *Dinobothrium*, *Echeneibothrium*, *Dioecotaenia*, идентично или подобно. В основном это цестоды со сложноустроенными ботридиями.

Между тем наиболее массово встречаемые плероцеркоиды с примитивными ботридиями (моно-, би-, три- и quadriлокулярного типа) до сих пор обычно фигурируют в гельминтологической литературе под названиями «*Scolex pleuronectis*», «*Scolex polymorphus*», «*Scolex* sp.» и т. д.; подобные названия уже давно рассматриваются как названия сборной группы точнее не определяющихся тетрафиллидных плероцеркоидов. С точки зрения правил современной зоологической номенклатуры, такие

архаичные названия, как *S. pleuronectis* и *S. polymorphus*, в настоящее время употреблять нецелесообразно. По-видимому, как это и делали некоторые авторы, начиная с Олссона (Olsson, 1867), представителей этой сборной группы плероцеркоидов следует обозначать как *Scolex* spp. Исходя из особенностей строения прикрепительных органов, Ямагути (Yamaguti, 1934) выделил следующие 5 типов таких личинок (он обозначал их как *S. polymorphus*):

1. *Scolex* sp. — «монолокулярный без дополнительных присосок».
2. *Scolex* sp. — «монолокулярный с дополнительными присосками».
3. *Scolex* sp. — «монолокулярный с хоботком вместо терминальной присоски».

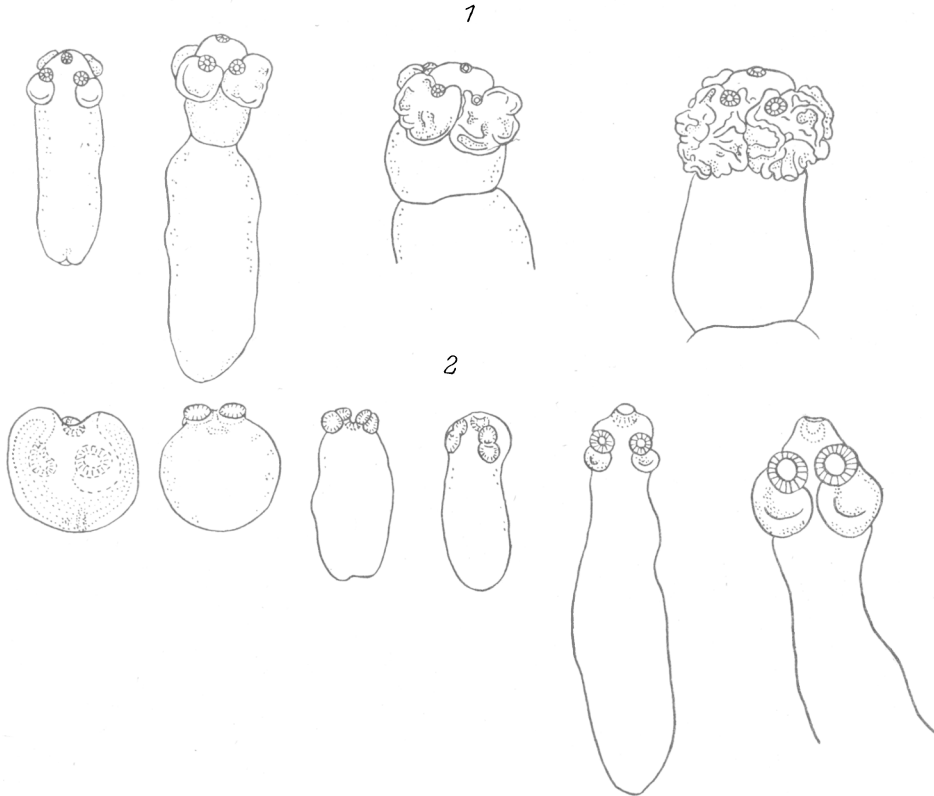


Рис. 2. Развитие *Phyllobothrium* sp. (1) и *Scolex* sp. с монолокулярными присосками (2) (по Скрыбину, 1972).

4. *Scolex* sp. — «билокулярный без дополнительных присосок».

5. *Scolex* sp. — «трилокулярный с дополнительными присосками».

По поводу морфогенеза и систематической принадлежности таких личинок существуют различные точки зрения. Согласно концепции Монтичелли (Monticelli, 1888) наличие личинок с ботридиями без поперечных перегородок и личинок, у которых ботридии имеют 1, 2 и 3 перегородки, является доказательством постепенного развития ботридий от монолокулярного типа к quadriлокулярному (рис. 1, a—e). Тем самым Монтичелли подтвердил высказанное ранее Рудольфи (Rudolphi, 1819) мнение о том, что личинки данной сборной группы могут представлять различные возрастные формы одного и того же вида цестод.

Особое внимание Монтичелли уделил строению ботридий на последней фазе развития одного из видов плероцеркоидов (рис. 1, e). Он считал, что передняя самая маленькая ареола впоследствии обособляется в дополнительную присоску. Особенности ее строения позволили ему сделать вывод о принадлежности плероцеркоидов *Scolex* spp. к виду сем. *Onchobothriidae* — *Acanthobothrium filicollae*.

Аналогичный подход к пониманию природы *Scolex* spp. можно встретить и в ряде современных работ. Следует остановиться на работе Скрыбина (1972), где автор по серии личинок из желудка и кишечника кальмара показал постепенное развитие одного из пяти типов плероцеркоидов сборного рода — *Scolex* sp. «монолокулярный с дополнительными присосками» в *Phyllobothrium* sp. (сем. Phyllobothriidae) (см. рис. 2, 1). При этом, основываясь на серии личинок из двенадцатиперстной кишки кашалота (рис. 2, 2), он также считал, что личинки с монолокулярными ботридиями и дополнительными присосками, с которыми он работал, развивались из личинок с билокулярными ботридиями. Он считает их двумя последовательными фазами развития одних и тех же плероцеркоидов. В результате такого развития, по его мнению, из передней ареолы формируется дополнительная присоска. Этой точки зрения придерживаются Ковалева и Гаевская (1974). Однако развитие некоторых представителей сборного рода *Scolex* в *Phyllobothrium* sp. противоречит схеме в работе Монтичелли, согласно которой плероцеркоиды этого сборного рода развиваются в представителя сем. Onchobothriidae.

Для выяснения особенностей морфогенеза плероцеркоидов сборного рода мы обратились к имеющемуся у нас материалу по личинкам *Phyllobothrium caudatum*. Среди типичных плероцеркоидов в большом количестве имелись более молодые личинки того же вида с ботридиями, соответствующими всем фазам развития (с монолокулярными ботридиями и дополнительными присосками), представленными в работе Скрыбина (1972).

Продольные срезы ботридий, представленных из нашей серии плероцеркоидов (рис. 3, 1—5) показали, что Скрыбин не совсем правильно интерпретировал морфогенез прикрепительных органов в процессе развития личинок до плероцеркоида.

Как видно из приведенной нами схемы, при внешнем осмотре все промежуточные фазы, действительно, легко принять за различные морфологические типы личинок. Однако продольные срезы показывают, что это только кажущиеся внешние отличия, так как у всех более молодых личинок фактически уже имеются хорошо развитые дополнительные присоски с собственной мышечной стенкой.

Можно утверждать, что дополнительные присоски закладываются на самых ранних фазах развития плероцеркоидов, но не образуются из передней ареолы ботридии. Однако у личинок на начальных фазах развития дополнительные присоски погружены в сколекс. Расположение этих присосок по отношению к плоскости ботридий под углом, близким к 90°, не дает возможности при внешнем изучении обнаружить их (рис. 3, 1). Поэтому создается впечатление, что личинка имеет монолокулярную ботридию без дополнительной присоски. Нет сомнения, что для многих авторов это послужило причиной отнесения подобных личинок к *Scolex* sp. с указанным типом ботридий. На срезе также видно, что на этой ранней фазе развития ботридия у плероцеркоида прикреплена к сколексу только в верхней части, что свойственно и взрослым цестодам родов *Phyllobothrium* и *Pelichnibothrium*. Срезы 14 аналогичных личинок показали, что этот признак также не формируется в процессе развития плероцеркоида, а заложен сразу.

На следующей фазе развития видно, что ботридия и дополнительная присоска полностью выдвинуты из сколекса. Они расположены почти в одной плоскости, что обуславливает внешне слабо выраженную границу между ними. Таким образом, создается впечатление начала закладки поперечной перегородки и образования билокулярных ботридий, как это и изображено на схеме развития в работе Монтичелли (рис. 1, в). Впечатление о билокулярном типе ботридий усиливается за счет того, что дополнительная присоска на этой фазе развития плероцеркоида внешне не имеет характерной округлой формы и по своему размеру не намного меньше ботридий. Такая особенность в развитии ботридий у плероцеркоидов характерна, в частности, для *Ph. delphini* и *Ph. caudatum*. В проти-

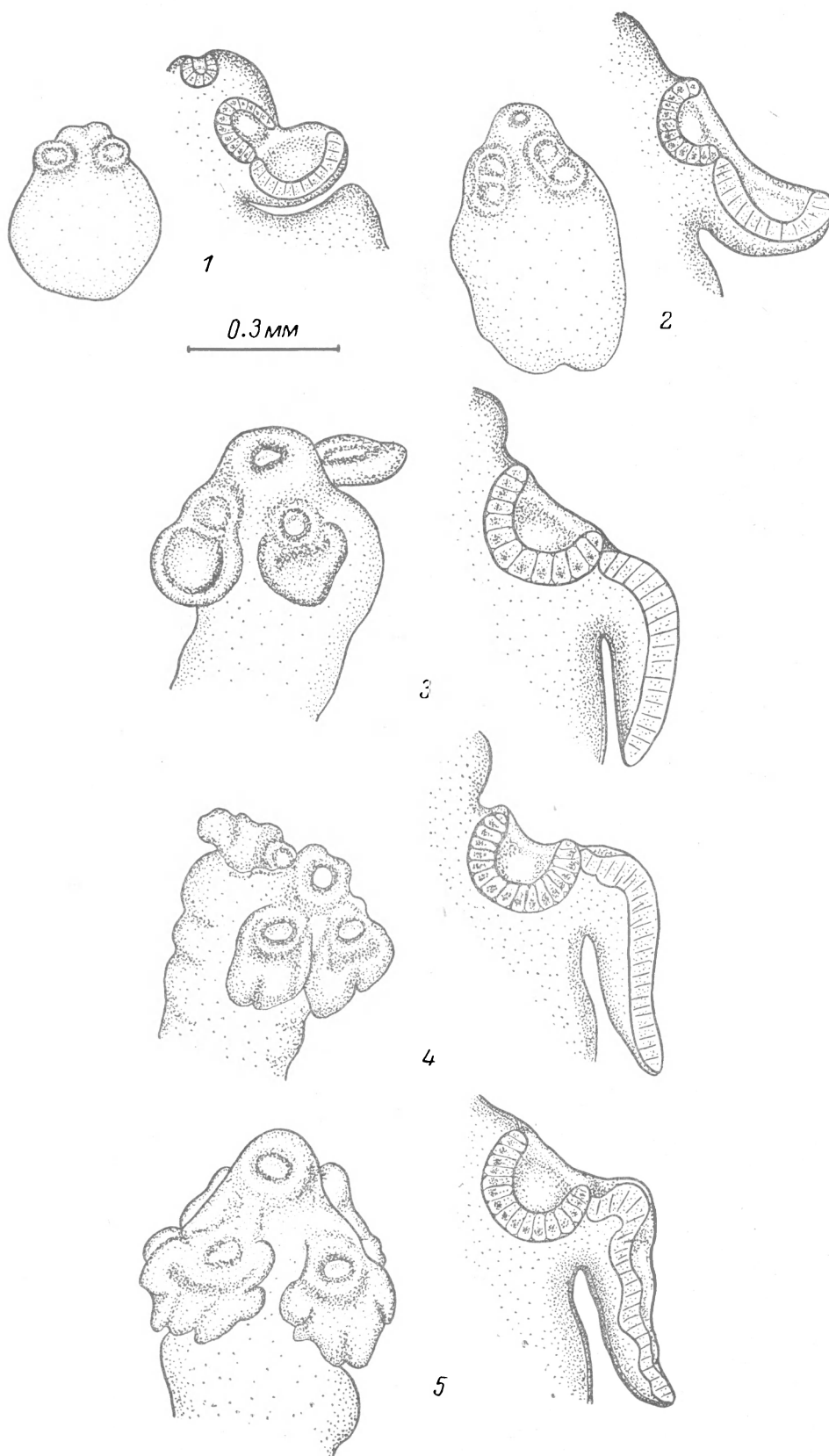


Рис. 3. Развитие ботридий у *Phyllobothrium caudatum*.
 1—5 — фазы развития.

воположность им у многих других представителей рода *Phyllobothrium* наблюдается значительное преобладание размеров ботридий над величиной дополнительных присосок даже на ранних фазах развития.

Нередко бывает, что у одной и той же особи молодого плероцеркоида у одной ботридии дополнительная присоска еще сохраняет форму, характерную предыдущей фазе, а у другой — она уже приобрела окончательную форму (рис. 3, 3). На срезе видно, что это происходит за счет

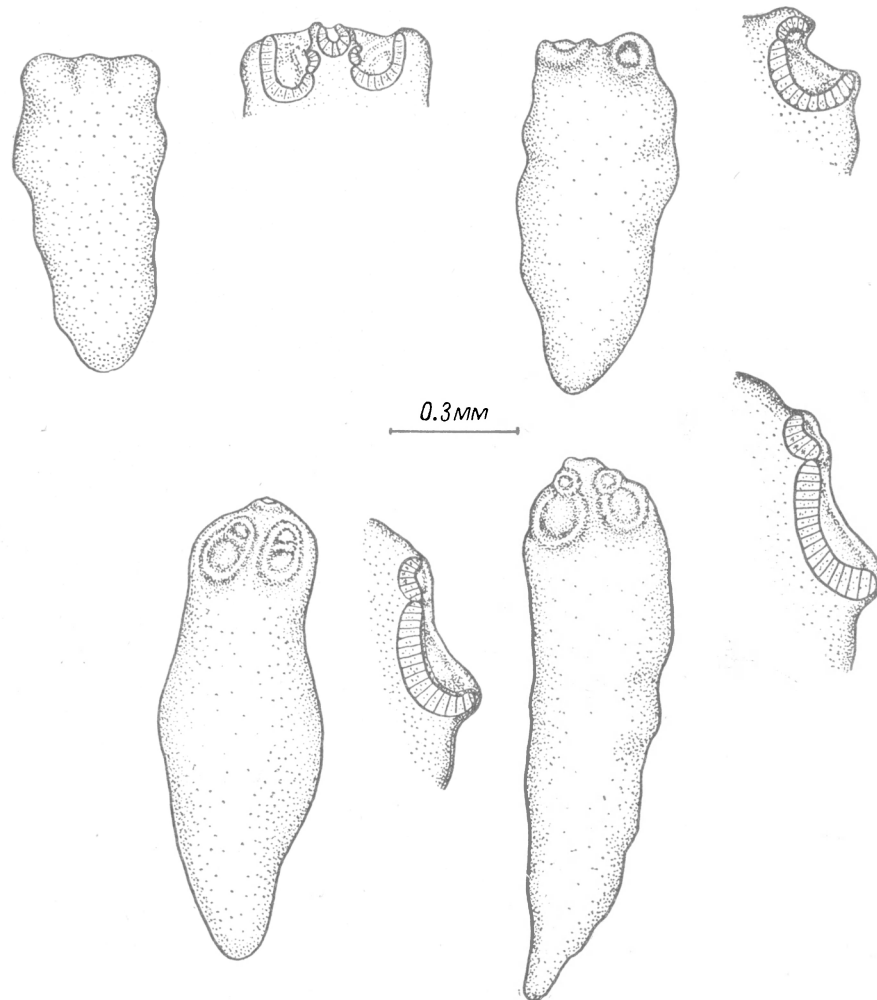


Рис. 4. Развитие ботридий у *Monorygma* sp.

поперечного изгиба ботридии, в результате чего задняя часть мышечной стенки дополнительной присоски приподнимается над поверхностью ботридии, что и обуславливает приобретение дополнительной присоской характерной для нее округлой формы. Поперечный изгиб ботридии является началом образования ее складчатости у *Ph. caudatum*. На последующих фазах хорошо виден этот процесс.

Аналогичную картину развития прикрепительных органов можно наблюдать и у представителей рода *Monorygma* (рис. 4). На рис. 4 виден постепенный выход из сколекса ботридий и дополнительных присосок у плероцеркоидов этого рода, обнаруженных в кишечнике большого числа экземпляров *Sardinops neopilchardus*. Ботридии этих личинок на ранних фазах развития внешне почти неотличимы от таковых у плероцеркоидов *Ph. caudatum*. Единственным признаком, четко указывающим на принадлежность плероцеркоидов к тому или иному роду, является характер прикрепления ботридий к сколексу. Особенно хорошо это

видно на срезах. В отличие от рода *Phyllobothrium* личинкам рода *Monorygma* свойственно прикрепление ботридий по всей их длине. Эта особенность хорошо выражена у плероцеркоидов и на самой ранней фазе развития.

Определенная степень погружения прикрепительных органов в сколекс свойственна всем представителям отряда Tetraphyllidea на ранних фазах развития плероцеркоидов. Однако наличие у многих из них тех

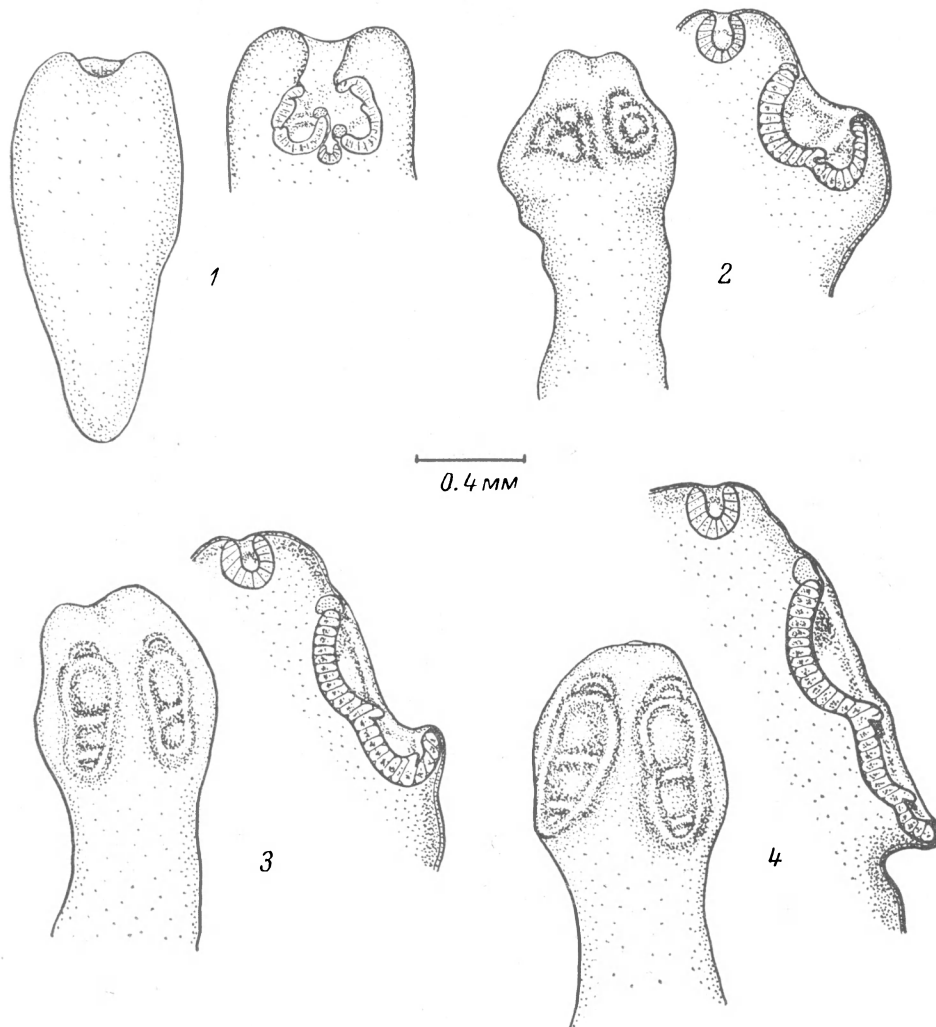


Рис. 5. Развитие *Scolex* sp. с трилокулярными ботридиями и дополнительными присосками.

или иных характерных особенностей строения этих органов дает возможность для их идентификации.

Складчатость ботридий у *Phyllobothrium* и грушевидная форма их у *Monorygma* формируется в процессе морфогенеза. Поэтому данные признаки не могут быть в полной мере использованы при идентификации.

Единственными удобными признаками, позволяющими судить о принадлежности плероцеркоидов к этим родам, являются дополнительные присоски и характер прикрепления ботридий к сколексу. Выявление этих стабильных признаков на ранних фазах развития плероцеркоидов — необходимое условие для правильной идентификации. Первый признак позволяет дифференцировать представителей этих родов от тетрафиллид, не имеющих дополнительных присосок, а второй — один род от другого.

Подобный характер морфогенеза прикрепительных органов обнаружен нами у плероцеркоидов с трилокулярными ботридиями и дополнительными присосками.

Ямагути (1934) и ряд других авторов (Friedle, Simon, 1970; Vivaris, 1971; Dollfus, 1974; Пойс, 1976; Реймер, 1977), указывая на явно выраженную аналогию в строении ботридий, придерживаются мнения о принадлежности этого типа плероцеркоидов к видам родов *Acanthobothrium*, *Calliobothrium* и *Onchobothrium*. К этой группе мы можем отнести и недавно описанный род *Acanthobothroides* (Brooks, 1977).

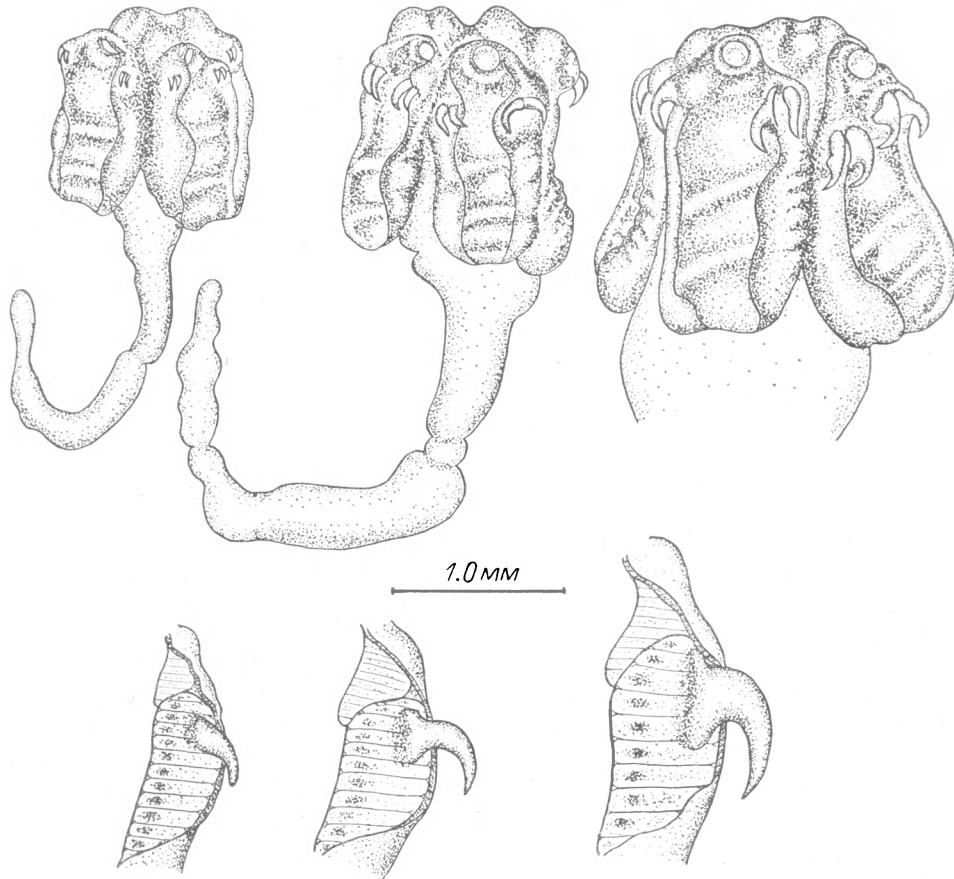


Рис. 6. Развитие крючьев у *Onchobothrium tylocephalum*.

Сравнительно-анатомический анализ плероцеркоидов рассматриваемого типа, собранных от *Bothrocarina microcephala*, позволил выявить среди них личинок с различной степенью развития ботридий. На приведенном рис. 5, 1—4 наглядно показан весь процесс их последовательного выворачивания из сколекса с последующим распрямлением и ростом. На продольном срезе ботридий мы вначале видим еще слабо развитые, но уже хорошо заметные две поперечные перегородки и дополнительные присоски. Самостоятельность последних хорошо видна. Она подтверждается тем, что мышечная ткань дополнительной присоски имеет губчатое строение, характерное для некоторых представителей рода *Acanthobothrium*, тогда как стенка ботридии сложена из кольцевой мускулатуры (Schmidt, 1970).

Дальнейшее развитие заключается в постепенном выворачивании ботридий передним концом из сколекса. При этом вначале внешне их можно принять за монолокулярные, так как остальные ареолы еще скрыты (рис. 5, 2). Последующее раскрытие ботридий приводит к появлению

остальных ареол, что создает видимость последовательной закладки поперечных перегородок от переднего конца ботридий к заднему, как это представлено на схеме в работе Монтичелли.

Отсутствие крючьев у представителей сем. *Onchobothriidae* на стадии плероцеркоида, несмотря на существующую явно выраженную аналогию в строении ботридий между личинками и взрослыми формами, долгое время было основной причиной затруднения в идентификации личинок.

Однако ряд современных работ убедительно показал, что у плероцеркоидов с трилокулярными ботридиями и дополнительными присосками при дальнейшем их развитии закладываются крючья, что, несомненно, указывает на принадлежность их к сем. *Onchobothriidae*. Особое внимание в этом плане заслуживает работа Гамильтона и Бирэма (Hamilton, Bigham, 1974). В ней авторы на искусственно созданной среде выращивали рассматриваемый тип личинок. По своему химизму эта среда была близка к среде спирального клапана акулы. Ссылаясь на работу Рида, эти авторы указывают, что развитие крючьев может происходить только при попадании плероцеркоидов в дефинитивного хозяина, условия среды которого являются необходимым стимулирующим фактором.

Правильность этого вывода подтверждается анализом нашего материала. Просмотр большого числа плероцеркоидов с трилокулярными ботридиями и дополнительными присосками от различных видов рыб показал на отсутствие у них крючьев. В свою очередь, при просмотре материала из акулы *Mustelus antarcticus* нам удалось среди взрослых цестод *Onchobothrium tylocephalum* (Alexander, 1963) обнаружить плероцеркоиды этого вида с различной степенью развития крючьев. Это позволило построить серию, наглядно показывающую постепенное увеличение крючьев в размере и формирование их формы в процессе морфогенеза (рис. 6).

Анализ серий экземпляров личинок, показывающих развитие прикрепительных органов, позволяет нам сделать вывод, что строение ботридий, а именно наличие дополнительных присосок, характер прикрепления ботридий и число перегородок на последних, — все это соответствует строению их у взрослых цестод. И лишь хитиновые крючья развиваются только при попадании плероцеркоидов в дефинитивного хозяина. Все это позволяет относить плероцеркоидов к конкретному роду или к конкретной группе морфологически близких родов. В некоторых случаях для выявления отдельных структур прикрепительных органов (например, дополнительных присосок и перегородок на ботридиях) необходимо делать продольные срезы сколекса.

Л и т е р а т у р а

- К о в а л е в а А. А., Г а е в с к а я А. В. 1974. Некоторые особенности паразитофауны нототеноидных рыб в районе о. Южная Георгия. — Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб. М.: 119—123.
- П о й с Н. В. 1976. К морфологии некоторых личиночных форм тетрафиллидных цестод. — В кн.: Краткие тезисы докладов II Всесоюзного симпозиума по паразитам и болезням морских животных. Калининград: 51.
- Р е й м е р Л. 1977. Личинки цестод планктонных беспозвоночных Атлантического океана у побережья северо-западной Африки. — Паразитология, 11 (4): 309—315.
- С к р я б и н А. С. 1972. Личинки цестод рода *Phyllobothrium* van Beneden, 1870 (Tetraphyllidae), паразитирующие у китов и др. морских животных. — Паразитология, 6 (5): 426—436.
- В r o o k s D. R. 1977. Six new species of Tetraphyllidean Cestodes, including a new genus, from a marine stingray *Himantura schmardae* (Werner, 1904) from Colombia. — Proc. Helminthol. Soc. Washington, 44 (1): 51—59.
- D o l l f u s R. Ph. 1974. Enumeration des cestodes du plancton et des invertébrés marins. 9 contrib. — Ann. parasitol. hum et comp., 251 (2): 27—220.
- F r i e d l e F. E., S i m o n J. J. 1970. A tetraphyllidean tapeworms larva from the marine snail *Fasciolaria tulipa* in Florida. — J. parasitology, 56 (2): 400—401.
- H a m i l t o n K. A., B y r a m J. E. 1974. Tapeworm development: the effects of urea on a larval tetraphyllidean. — J. Parasit., 60: 20—28.

- Monticelli F. S. 1888. Contribuzioni allo studio della fauna elmintologica del Golfo di Napoli. I. Ricerche sulle Scolex polymorphus Rud. — Mitt. Zool. Stat. Neapel, 8 : 85—152.
- Olsson P. 1867. Entozoa iakktagna hos Skandinaviska Hafsiskar. Platyhelminthes I. — Lunds Univ. Arsskr., 3 : 41—59.
- Rudolphi C. A. 1819. Entozoorum Synopsis cui Accedunt mantissa Duplex et Indices Locupletissimi : 1—811.
- Schmidt G. 1970. How to know the tapeworms. — Wm. C. Brown, Dubuque, Iowa : 1—266.
- Vivares C. P. 1971. Etudes des parasites des Crustacea Decapodes Brachyours : nemerted et larves de cestodes. — Ann. Parasitol. hum. comp., 46 : 1—9.
- Yamaguti S. 1934. Studies on the helminth fauna of Japan. Part. 4. Cestodes of fishes. — Japan. J. Zool., 6 (1) : 1—112.

PECULIARITIES OF MORPHOGENESIS OF ADHESIVE ORGANS
OF SOME PLEROCERCOIDS OF THE COLLECTIVE GENUS «SCOLEX»
(TETRAPHYLLIDEA) AND THEIR IDENTIFICATION

N. V. Avdeeva, V. V. Avdeev

S U M M A R Y

It has been established that all peculiarities of the structure of bothridia and additional suckers in adult tetraphyllids are characteristics of their plerocercoids too. In most cases longitudinal sections of the scolex must be done in order to elucidate the real structure of the above adhesive organs.
