УДК 595.895.121

ЭВОЛЮЦИЯ ФОРМ ГЕРМАФРОДИТИЗМА CYCLOPHYLLIDEA (CESTODA). 1. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЦЕПНЕЙ С ПРОТАНДРИЧЕСКИМ РАЗВИТИЕМ ПОЛОВОГО АППАРАТА

© В. Д. Гуляев

Исследованы морфофункциональные причины возникновения протандрических Cyclophyllidea (цепней). Описаны 2 формы протандрии. Протандрия I типа характерна для полимерных (многочлениковых) Hymenolepididae. Она возникает независимо в разных таксонах семейства (*Aploparaksis*, *Echinatrium*, *Wardium*, *Diorchis* и др.) в процессе становления узкостробильных форм с низкой плодовитостью проглоттид. Экологической причиной появления этой жизненной формы гименолепидид является высокая плотность их агрегаций в кишечнике хозяина. Ранняя закладка приводит к развитию половых органов в ограниченном внутреннем объеме ювенильных проглоттид стробилы. По этой причине параллельный морфогенез мужских и женских гонад оказывается невозможным. Отбор на опережающее формирование семенников и копулятивного аппарата по отношению к морфогенезу яичника и желточника вызван более ранним созреванием семенников и групповой копуляцией проглоттид с недоразвитым яичником у исходных, эугермафродитных форм. Групповое осеменение проглоттид многочлениковой стробилы, снижая частоту половых контактов, повышает эффективность перекрестной копуляции цепней. В результате в стробиле дифференцируются морфофункциональные зоны мужских проглоттид с незрелым яичником и фертильных женских члеников, утративших семенники. Протандрия II типа возникает у мезомерных цепней (Dilepididae, Schistotaeniidae, Anoplocephalidae). Ее причиной также является ограниченность объема проглоттид для формирующейся гермафродитной половой системы. Однако к этому приводит не только перенос морфогенеза половой системы в ювенильные проглоттиды, но и увеличение размеров гонад, обусловленное отбором на более высокую плодовитость проглоттид. Диссоциация развития мужских и женских гонад при этом возникает из-за ретардации морфогенеза яичника.

Ленточные черви — колониальные гермафродитные животные (Беклемишев, 1961) с полимерной половой системой, образованной многочисленными гермафродитными половыми аппаратами члеников. Причем, каждая проглоттида, несмотря на высокую степень ее интеграции в стробиле, участвует в половом процессе как отдельная особь (Беклемишев, 1961; Гуляев, 1996б). Среди Eucestoda представители отряда Cyclophyllidea (цепни) выделяются особым разнообразием сроков закладки и темпов развития мужских и женских половых органов стробилы (Ошмарин, 1979). Среди них известны эугермафродитные, протандрические и протерогинические формы (Fuhrmann, 1931). Эугермафродитные стробилы характеризуются синхронной закладкой, развитием и одновременным функционированием в

проглоттиде всех органов гермафродитного полового аппарата, протандрические — опережающим развитием семенников и копулятивных органов по отношению к яичнику и желточнику (Спасский, 1963). При протогинии органы женской половой системы в проглоттидах формируются и функционируют раньше семенников и мужского копулятивного аппарата.

Протандрия и протогиния возникают из-за рассогласования (диссоциации) морфогенезов мужского и женского половых аппаратов проглоттид в процессе гетерохронных изменений половой системы стробилы в филогенезе цепней. Постоянно идущий процесс стробиляции (образование новых проглоттид) приводит к тому, что в стробиле зрелых цестод представлен полный спектр стадий формирования полового аппарата. Благодаря этому исследование всего одного экземпляра цестоды позволяет получить полную картину морфогенеза половой системы стробилы. Поэтому цепни — удобный объект изучения гетерохронной эволюции организации животных. Однако особенности формирования и функционирования полимерной половой системы стробилы оказываются наименее изученными не только в эволюционной, но и в описательной морфологии цепней (Дубинина, 1974). Детальные описания половой системы стробилы известны лишь у крайне небольшого числа представителей отряда (Галкин, 1979; Ошмарин, 1981; Толкачева, 1991). Причем протогиния среди систематиков имеет больший таксономический «вес», чем протандрия: протогинические формы цепней в отличие от протандрических выделяются в самостоятельные роды и даже семейства (Fuhrmann, 1931; Спасский, 1951; Wardle, McLeod, 1952; Yamaguti, 1959; Рыжиков, Толкачева, 1981).

До сего времени причины возникновения протандрии и протогинии у цепней не подвергались специальному обсуждению. Выдвинуто лишь предположение, что обе формы гермафродитизма — приспособления, препятствующие самооплодотворению цепней (Власова, 1981; Рыжиков, Толкачева, 1981). Однако это представление верно лишь отчасти, так как не у всех облигатно экзогамных форм цепней гонады развиваются по протандрическому типу. Кроме того, маловероятно, чтобы столь различные формы гермафродитизма, как протандрия и протогиния, возникли бы по одной и той же причине.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования морфофункциональной организации стробилы протадрических цепней проведены на представителях семейств Hymenolepididae (*Aploparaksis larina* (Fuhrmann, 1921), *Confluaria capillaroides* (Fuhrmann, 1906), *Diorchis elisae* (Skrjabin, 1914), *Echinatrium filosomum* Spassky et Yurpalova, 1965, *Microsomacanthus acus* Spassky et Yurpalova, 1964, *Tschertkovilepis setigera* (Froelich, 1789), *Wardium fusa* (Krabbe, 1869), *Urocystis prolifer* Villot, 1880), Dilepididae (*Pseudangularia* sp.), Schistotaeniidae (*Ryjikovilepis dubininae* (Ryjikov et Tolkatscheva, 1981)) и Anoplocephalidae (*Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1872)). Морфофункциональная дифференциация эугермафродитных стробил изучена у *Hymenolepis megaloon* (Linstow, 1901), *Paraoligorchis skrjabiniana* (Achumian, 1947), *Dicranotaenia coronula* (Dujardin, 1845), *Microsomacanthus arcuatus* (Kowalewski, 1904), *Retinometra skrjabini* (Mathevossian, 1945), *Rodentolepis microstoma* (Dujardin, 1845), *Wardium creplini* (Krabbe, 1869) (Hymenolepididae); *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783), *P. blanchardi* (Moniez, 1891) (Anoplocephalidae).

Среди протогинических форм исследованы *Tatria gulyaevi* Vasileva et al., 2003, *Joyeuxilepis acanthorhyncha* (Wedl, 1855), *Paraschistotaenia mathevossianae* (Okorokov, 1956) (Schistotaeniidae); *Paranoplocephaloides schachmatovae* Gulyaev, 1998, *Anoplocephaloides dentata* (Galli-Valerio, 1905), *Hokkaidocephala apodemi* (Iwaki, Tenora, Abe, Oku, Kamiya, 1994) (Anoplocephalidae); *Leptotaenia ischnorhyncha* (Luhe, 1898), *Progynotaenia odhneri* Nybelin, 1914 (Progynotaeniidae).

Цестод окрашивали кислым гематоксилином Эрлиха, дифференцировали в 0.5—1 %-ном растворе железоаммонийных квасцов и спиртовом растворе, подкисленном ледяной уксусной кислотой. Затем червей обезвоживали в последовательности спиртов (70—100 %), просветляли в эвгеноле и заключали в канадский бальзам.

Сравнивались сроки закладки, темпы морфогенеза мужских и женских гонад, а также мужского и женского копулятивного аппаратов в проглоттидах стробилы. Количество члеников подсчитывалось только в тех морфофункциональных зонах стробилы, в которых можно объективно установить начало или завершение того или иного морфофункционального процесса: в зонах сперматогенеза (с функционирующими семенниками), осеменения члеников с развивающимися женскими гонадами и оогенеза (с функционирующим яичником). Зрелость семенников (начало сперматогенеза) устанавливалась по наличию спермы в наружном и внутреннем семенных пузырьках (или петлях семяпровода) проглоттид. Созревание яичника регистрировалось при обнаружении первых оплодотворенных яйцеклеток в матке. Способность женских половых органов к копуляции — по присутствию спермы в семяприемнике. Фиксация размеров семяприемника рассматривалось, как прекращение копуляции проглоттид.

Морфофункциональная организация цепней с протандрическим типом развития гонад

В соответствии с тем или иным типом развития гонад в стробиле цепней формируется определенная последовательность морфофункциональных зон, т. е. групп члеников, имеющих определенную морфологию и функциональное состояние полового аппарата. В стробилах эугермафродитных цепней из-за синхронной закладки и формирования мужских и женских половых органов четко выделяются морфофункциональные зоны, образованные развивающимися половозрелыми и маточными члениками. Половозрелые гермафродитные членики этой группы цепней одновременно являются копулирующими. Причем, для этих цестод характерно функционирование семенников в развивающихся маточных члениках. Эта асимметрия в продолжительности сперматогенеза и оогенеза вызвана уменьшением числа яйцеклеток в яичнике и залповом их оплодотворением в узкой зоне стробил, обусловленных восстановлением «конвеерного» типа стробилы в процессе становления Cyclophyllidea (Гуляев, 2002). Кроме того, эугермафродитные цепни — обычно самооплодотворяющиеся, автогамные формы. В их стробиле часто удается обнаружить эвагинированный циррус в вагине того же членика.

Стробилы протандрических цепней организованы более сложно (Галкин, 1979; Ошмарин, 1979; 1981; Власова, 1981; Гуляев, Толкачева, 1987; Толкачева, 1991). В результате диссоциации морфогенезов мужских и женских гонад в их стробиле дифференцируется 2 функционально раздельно-

полых участка — сперматогенеза и оогенеза (Толкачева, 1983). Поэтому внешним признаком протандрии служит резорбция семенников в члениках с развитыми женскими гонадами. Протандрические цепни четко разделяются на 2 группы по степени полимерности (числу члеников) стробилы. Представители первой имеют полимерную, многочлениковую стробилу (Спасская, 1966; Ошмарин, 1979; Власова, 1981). Стробилы видов, образующих вторую группу, мезомерны (Гуляев, Толкачева, 1987; Georgiev, Murai, 1993).

Бóльшая часть цепней с протандрической стробилой первого типа — представители сем. Hymenolepididae. Их объединяет ряд общих черт организации. Это цестоды с узкой стробилой, образованной многочисленными поперечно вытянутыми члениками, в каждом из которых развивается относительно небольшое число гексакантов. В процессе стробиляции соматический морфогенез проглоттид значительно опережает закладку половых органов. В развивающихся проглоттидах стробилы первоначально появляется закладка мужского копулятивного аппарата (Галкин, 1979). Затем одновременно закладываются семенники и общий зачаток женских гонад и семяприемника. Однако если развивающиеся семенники быстро приобретают базальную пластину, то зачаток яичника и желточника вплоть до копуляции и осеменения проглоттид сохраняется в виде недифференцированной группы стволовых клеток вокруг фундальной части развивающегося семяприемника. Тем самым в стробиле протандрических цепней первым дифференцируется фрагмент, членики которого содержат только развивающиеся семенники и копулятивный аппарат — бурсу цирруса, семенные пузырьки, вагину и семяприемник (рис. 1, *1*). Поэтому членики первой морфофункциональной зоны стробилы (сперматогенеза или половозрелых мужских члеников) содержат функционирующие семенники и способны копулировать. Передняя граница этой зоны фиксируется по появлению сперматозоидов в наружном и внутреннем семенных пузырьках (рис. 1, *2*). В этом фрагменте стробилы обычно происходит копуляция и осеменение проглоттид. Причем заполнение семяприемника спермой, сопутствующее копуляции, происходит несколько позднее появления сперматозоидов в семенных пузырьках, что указывает на более медленные темпы формирования женских копулятивных органов членика.

Морфогенез яичника и желточника начинается после осеменения проглоттид в мужской морфофункциональной зоне стробилы. Одновременно со снижением активности сперматогенеза семенники уменьшаются, а после его прекращения — резорбируются. Этот процесс сопровождается перемещением сперматозоидов в семенные пузырьки, что увеличивает их объем (рис. 1, *3*). Одновременно растут размеры семяприемника, что указывает на неоднократность копуляций между разными цестодами или члениками разных фрагментов одной и той же стробилы (Ошмарин, 1981). В результате у протандрических гименолепидид членики с неразвитым яичником оказываются осемененными. Для обозначения этого способа копуляции, характеризующегося опережающим оплодотворением проглоттид с незрелым яичником, мы заимствуем термин «кориогамия», используемый в нематологии для обозначения оплодотворения ювенильных самок Alantonematoidea (Nematoda) (Слободянюк, 1984).

После редукции семенников проглоттиды с развивающимися женскими гонадами содержат только мужской копулятивный аппарат, содержащий в семенных пузырьках сперматозоиды. Однако не у всех протандрических гименолепидид эти проглоттиды участвуют в копуляции. В частности, у *D. eli-*

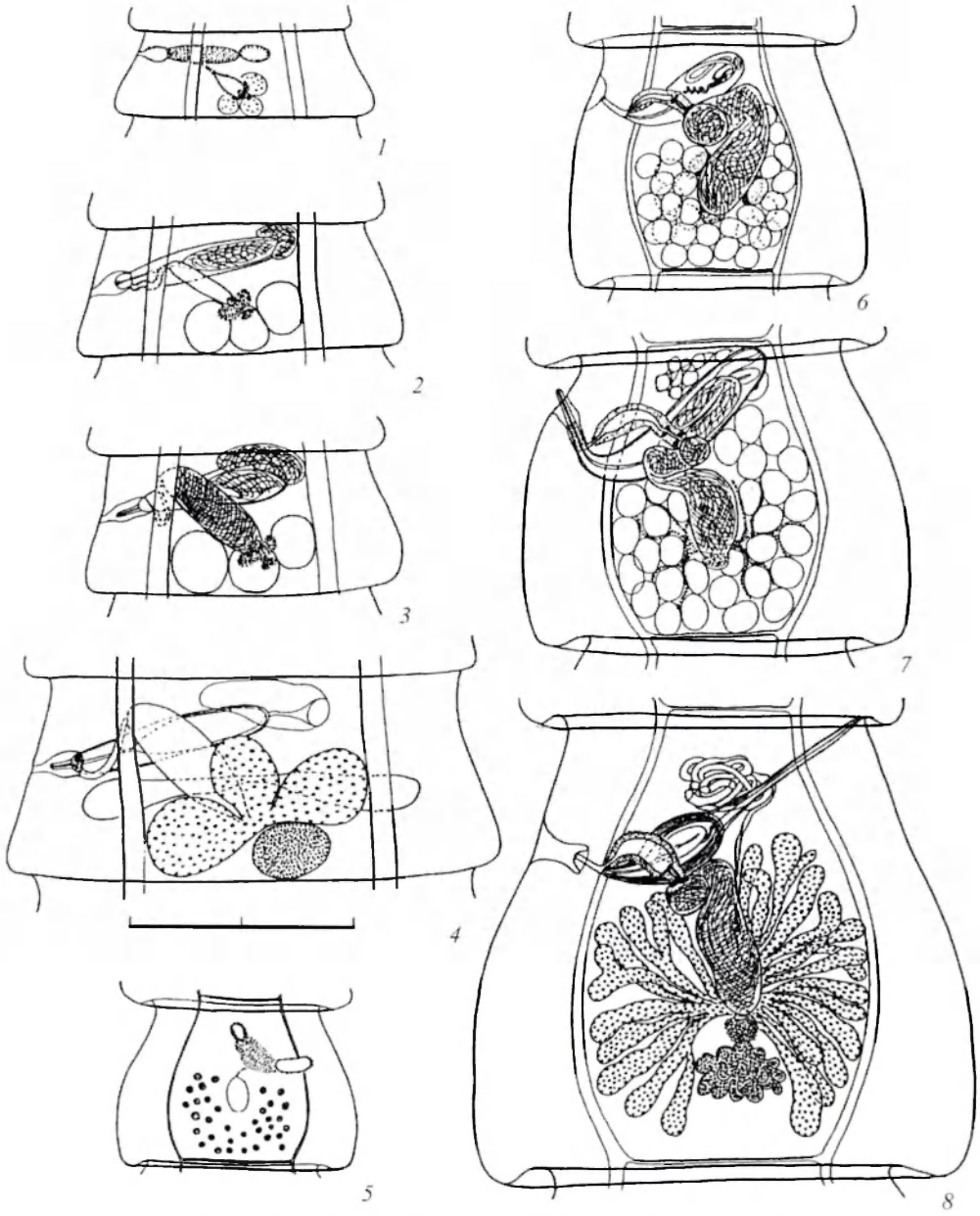

Рис. 1. Морфогенез проглоттид протандрических Cyclophyllidea.

1—4 — Echinatrium filosomum, 5—8 — Pseudangularia sp. (*1, 5* — развивающиеся членики; *2, 3, 7* — мужские членики; *6* — развивающийся мужской членик; *4, 8* — женские членики).

Fig. 1. Morphogenesis of proglottides of the protandrous Cyclophyllidea.

sae и *W. fusa* размеры наружного и внутреннего семенных пузырьков в члениках с развивающимся яичником остаются постоянными. Сохранение размеров семенных пузырьков в члениках без семенников, по-видимому, возможно только в том случае, если эти проглоттиды не участвуют в копуляции.

Следующая морфофункциональная зона стробилы фертильных женских члеников образована проглоттидами со сформированным яичником, желточником, маткой и с заполненным спермой семяприемником (рис. 1, *4*). В этой зоне стробилы происходит оплодотворение яйцеклеток, их переход в матку. Эти процессы сопровождаются параллельной резорбцией яичника и желточника. Размеры этого участка стробилы невелики и варьируют в зависимости от степени полимерности цестоды. У полимерных гименолепидид со стробилой из 500 и более члеников их может быть до 30. Таким образом, у настоящих протандрических форм в стробиле отсутствуют членики, одновременно содержащие функционирующие мужские и женские гонады: мужские проглоттиды отделены от женских фрагментом стробилы, состоящим из развивающихся женских члеников. Терминальная морфофункциональная зона стробилы протандрических гименолепидид образована развивающимися и зрелыми маточными члениками, в которых отсутствуют семенники.

Между настоящими эугермафродитными и протандрическими цепнями существует непрерывный ряд переходных форм, различающихся по степени диссоциации морфогенезов мужских и женских гонад. Среди гименолепидид к организации эугермафродитных цепней наиболее близки *Paraoligorchis skrjabiniana* (Гуляев, Чечулин, 1996) и *Hymenolepis megaloon* (см. таблицу), у которых начало сперматогенеза совпадает с началом осеменения проглоттид.

Протандрия второго типа обнаружена у ряда цепней с мезомерной стробилой — *Pseudangularia* sp. (Dilepididae) (Georgiev, Murai, 1993), *Ryjikovilepis dubininae* (Schistotaeniidae) (Гуляев, Толкачева, 1987) и *Anoplocephala perfoliata* (Anoplocephalidae) (Спасский, 1951). В отличие от протандрических Hymenolepididae эти цепни имеют более короткую стробилу, образованную значительно меньшим числом члеников, но которым свойственна высокая индивидуальная плодовитость. В стробиле этих цестод практически отсутствует шейка или внутренняя сегментация опережает наружное членение. В мезомерной стробиле этих цепней, насчитывающей до 100 члеников, число фертильных женских члеников невелико — до 5. Мужские и женские гонады у этих цестод закладываются одновременно, или общий зачаток семяприемника и женских гонад обособляется даже раньше семенников (рис. 1, *5*). При этом зачаток яичника очень крупный, но его формо-

Различия в степени диссоциации морфогенеза гонад и кориогамной копуляции у эугермафродитных гименолепидид

Differences in rates of dissociation of the gonad morphologenesis and the karyogamic copulation in euhermaphoditic hymenolepidids

Виды цестод	Морфофункциональные процессы			
	Начало сперматогенеза	Начало осеменения проглоттид	Начало оогенеза	Завершение оогенеза
Hymenolepis megaloon	Одновременно		Через 6—7	Через 12
Paraoligorchis skrjabiniana	»		Через 9—10	Через 20
Retinometra skrjabini		Через 24—26*	Через 18—20	Через 15—17
Rodentolepis microstoma		Через 40—42	Через 45	
Microsomacontus arcuatus		Через 22—25	Через 50—55	Через 13—15
Wardium creplini		Через 30—35	Через 75—80	Через 30—35
Dicranotaenia coronula		Через 38—42	Через 72—80	Через 56—60

Примечание. * — число проглоттид.

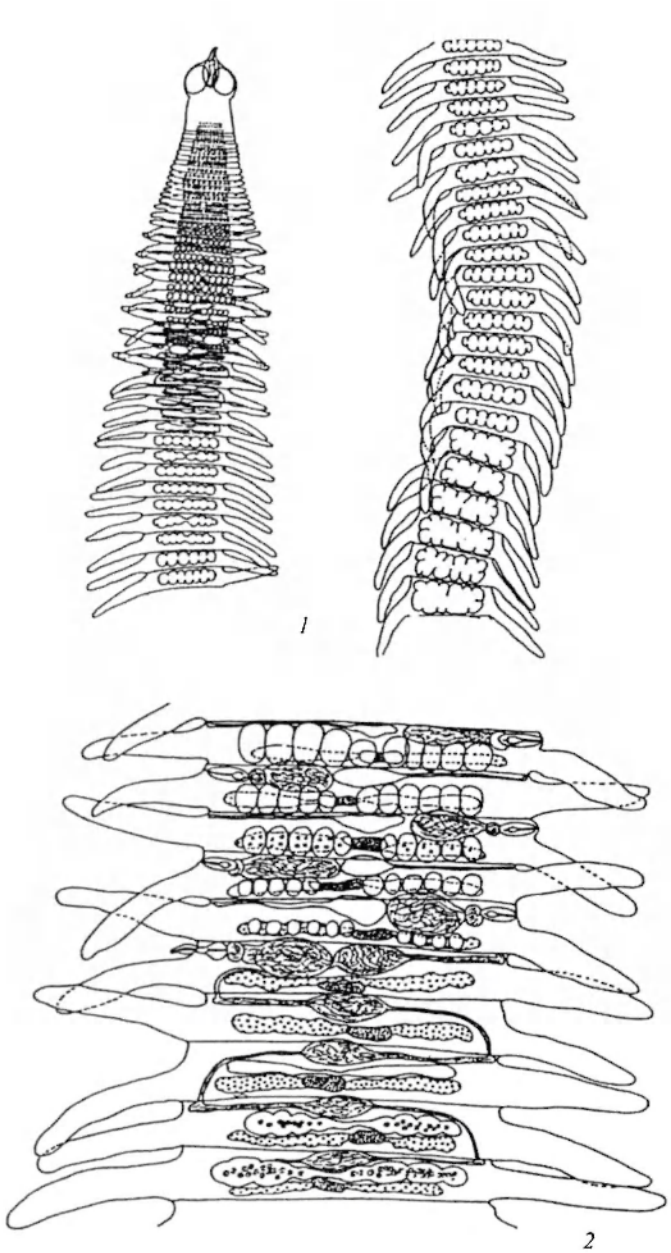

Рис. 2. *Ryjikovilepis dubininae* (Ryjikov et Tolkatscheva, 1981).
1 — общий вид стробилы, *2* — фрагмент стробилы с мужскими и женскими половозрелыми члениками.
Fig. 2. *Ryjikovilepis dubininae* (Ryjikov et Tolkatscheva, 1981).

образование в отличие от зачатков семенников приостанавливается. В результате морфогенез семенников и копулятивного аппарата членика значительно опережает морфогенез яичника и желточника (рис. 1, *6*). После прекращения сперматогенеза и редукции семенников сперматозоиды накапливаются в петлях семяпровода (*Pseudangularia* sp.) (рис. 1, *7*) или в наружном семенном пузырьке (*R. dubininae*, *A. perfoliata*) (рис. 2, *2*). Одновременно с этим процессом происходит быстрый морфогенез женских гонад.

При этом у этих цепней в отличие от протандрических Hymenolepididae развивающийся яичник буквально вытесняет семенники, заполняя весь объем медуллы (рис. 1, *8*). Членики женской морфофункциональной зоны стробилы содержат только сформированный яичник, желточник и копулятивный аппарат.

У *Pseudangularia* sp. происходит очень раннее осеменение проглотид: семяприемник ювенильных проглоттид с развивающимися семенниками уже заполнен спермой (рис. 1, *6*). Причем размеры семяприемника остаются неизменными в течение всего онтогенеза членика, что свидетельствует об одноразовой копуляции проглоттид этих цестод (рис. 1, *6—8*). А поскольку объем спермы в семяизвергательном канале и петлях семяпровода фертильных женских члеников *Pseudangularia* sp. соизмерим с объемом спермы в семяприемнике ювенильных члеников, то можно предположить, что именно они копулируют между собой. Это подтверждается также нахождением только в женской части стробилы *Pseudangularia* sp. члеников с сокращенной бурсой цирруса. Аналогичную кориогамную форму копуляции мы обнаружили у аноплоцефалидных цестод *A. perfoliata*. У *R. dubininae* между собой копулируют мужские и развивающиеся женские членики разных стробил (рис. 2, *2*). Сперма может переноситься по общему вагинальному протоку в переднюю часть стробилы, в развивающиеся женские членики.

Причины возникновения протандрии Hymenolepididae

Свет на причины возникновения протандрических Hymenolepididae проливает тесная связь протандрии с экзогамной копуляцией этих цестод. Действительно, все протандрические цепни, независимо от типа протандрии, — экзогамные, перекрестно копулирующие цестоды (Fuhrmann, 1931; Рыжиков, Толкачева, 1981) или формы, осуществляющие инбридинг внутри одной стробилы (Ошмарин, 1981). Экзогамия этих цепней доказывается как прямыми находками их в состоянии in copuli (Регель, 1987), так и развитием различных структур их копулятивного аппарата, препятствующих самооплодотворению проглоттид (Спасский, 1963). Общеизвестно, что основное селективное преимущество перекрестного оплодотворения состоит в повышенной приспособленности потомства. Экологическим условием эффективности этой формы полового размножения является высокая плотность популяций животных. В этом отношении протандрические Hymenolepididae не являются исключением, поскольку обычно имеют высокую плотность особей в кишечнике хозяина.

В отличие от эугермафродитных цепней, у которых благодаря автогамии эффективность оплодотворения проглоттид стопроцентна, оплодотворение экзогамных и бипарентальных цестод требует значительно большей частоты копуляций, так как каждая проглоттида сохраняет в половом процессе свою индивидуальность. Поэтому, за очень редкими исключениями, каждый членик должен быть оплодотворен другим. Причем каждый членик цепней из-за «конвеерного» типа стробилы должен быть оплодотворен в строго определенный момент онтогенеза из-за необходимости завершения эмбриогенеза гексакантов до отделения маточных члеников от стробилы (Гуляев, 2002). Очевидно, что эффективность размножения при бипарентальной копуляции цепней будет повышаться как при продлении периода копуляции члеников, так и при уменьшении частоты половых контактов цестод.

Универсальный способ уменьшения частоты копуляции при увеличении полимерности стробилы цестод — одновременная (групповая) копуляция нескольких проглоттид (Гуляев, 1996а). Необходимыми морфологическими предпосылками для перехода к этой форме копуляции является односторонность половых пор и наличие нескольких члеников, находящихся примерно на одинаковой стадии развития. Высокая скорость образования новых члеников, приводящая к увеличению полимерности стробилы сглаживает возрастные, а следовательно, и морфофункциональные различия между соседними члениками. Причем эти различия будут тем меньше, чем выше полимерность стробилы. Кроме того, групповая копуляция члеников эффективна при односторонности половых отверстий на больших отрезках стробилы. Поэтому при переходе к этой форме копуляции, селективное преимущество имели стробилы цепней, у которых половые атриумы располагались не случайно, как у эугермафродитных форм, а группами по обеим сторонам стробилы или унилатерально. Благодаря унилатеральности половых пор репродуктивное поведение цепней приобретает черты, свойственные монозоичным животным (Гуляев, 1996а).

В результате того что онтогенез проглоттид протекает в составе стробилы, цепни — высокоинтегрированные колониальные животные, у которых функция размножения переходит от проглоттид к стробиле. Поэтому стробила цепней, независимо от типа развития гонад (эугермафродитного, протандрического или протерогинического), всегда гермафродитна (Толкачева, 1983). В разных участках «конвеерной» стробилы цепней всегда находятся функционирующие мужские и женские половые органы, обеспечивающие своевременную копуляцию, оплодотворение яйцеклеток и эмбриогенез гексакантов. Поэтому у цепней разновозрастные гермафродитные членики могут выполнять либо только функцию сперматогенеза, либо только оогенеза и оплодотворения яйцеклеток. Аналогичным образом функцию осеменения в гермафродитной стробиле могут обеспечивать членики с развивающимися женскими гонадами или даже маточные членики, при наличии в стробиле общего вагинального протока. Подобная морфофункциональная дифференциация и перераспределение функций половой системы стробилы в филогенезе цепней оказывается возможной, потому что цепни остаются гермафродитными организмами. Именно эта важнейшая черта организации, как будет показано ниже, наложила отпечаток на перестройки полового аппарата проглоттид и половой системы стробилы в филогенезе цепней при переходе их к вторичной экзогамии.

Увеличение числа одновременно копулирующих проглоттид у экзогамных полимерных цестод уменьшает частоту половых контактов между ними и делает процесс перекрестной копуляции более эффективным. Однако расширение морфофункциональной зоны копулирующих проглоттид у цепней не может происходить одновременно как за счет более молодых, так и за счет более зрелых проглоттид. Причиной тому является их «конвеерный» тип формирования стробилы: как уже было сказано выше, членик цепней по достижению половой зрелости должен быть своевременно оплодотворен, чтобы гексаканты успели сформироваться до отделения маточного членика от стробилы (Гуляев, 2002). Поэтому расширение морфофункциональной зоны копуляции могло осуществляться только путем включения в нее только развивающихся члеников. Морфологической основой для этого процесса послужила известная растянутость во времени сперматогенеза, допускающая одновременное участие в копуляции как члеников завершивших сперматогенез, так и только что его начавших. Участие послед-

них в групповой копуляции проглоттид будет приводить к опережающему осеменению передних проглоттид с еще не сформированным яичником.

Сопутствующая этой форме протандрии акселерация сроков закладки и морфогенеза мужских гонад и копулятивного аппарата тесно связана с кориогамной копуляцией. Это подтверждается чрезвычайно широким распространением кориогамии среди цепней и особенно среди Hymenolepididae. Практически все эугермафродитные гименолелепидиды, сохранившие более или менее продолжительную гермафродитную фазу в развитии и функционировании полового аппарата проглоттиды, характеризуются не только опережающим созреванием семенников, но и опережающей копуляцией члеников с несформированными женскими гонадами. Ранее эта асимметрия морфогенезов мужских и женских гонад описывалась нами, как «функциональная протандрия» (Гуляев, 1989).

Очевидно, что акселерация морфогенеза семенников и копулятивного аппарата, обусловленная увеличением полимерности стробилы, осуществлялась в филогенезе протандрических цестод также благодаря отбору на кориогамию. Эти два процесса взаимосвязаны и протекают одновременно. Расширение морфофункциональной зоны копуляции за счет кориогамии расширяет спектр морфофункциональных состояний проглоттид, готовых к копуляции и тем самым пролонгирует период онтогенеза проглоттид, в течение которого она может произойти. Эта особенность морфогенеза полового аппарата имеет большую адаптивную ценность, поскольку «конвеерный» тип стробилы цепней, напротив, ограничивает сроки копуляции проглоттид. Таким образом, по сравнению с унилатеральными эугермафродитными формами, селективное преимущество в условиях постоянно высокой средней интенсивности инвазии дефинитивного хозяина будут иметь цепни с более ранним созреванием семенников и копулятивных органов.

На первом этапе эволюции протандрии возникают «функционально» протандрические формы с кориогамным способом копуляции, имеющие незначительную асимметрию морфогенеза женских и мужских гонад (см. таблицу). В стробиле этих цестод появляется морфофункциональная зона мужских проглоттид, копулирующих между собой и обеспечивающих осеменение большого числа проглоттид с ювенильным, формирующимся яичником. Она присутствует в стробиле всех экзогамных цестод, являясь хорошим маркером данного типа гермафродитизма.

На втором этапе в результате все более ранней закладки полового аппарата ювенильные проглоттиды цепней становятся прогенетическими (Гуляев, 2002). Ювенилизация морфологического облика половозрелых члеников неизбежно будет сопровождаться существенным уменьшением их внутреннего объема. По-видимому, этот процесс влечет за собой разрушение ранее сложившихся топографических координаций между размерами проглоттиды и ее гермафродитного полового аппарата. В процессе этой перестройки возникают новые их соотношения. В филогенезе Aploparaksinae и Diorchinae интенсификация стробиляции и акселерация закладки половых органов привели не только к задержке развития женских гонад, но и к олигомеризации числа семенников. Это подтверждается резким сокращением числа семенников у протандрических *Aploparaksis* (1 относительно крупный семенник) и *Diorchis* (2 относительно небольших семенника). Тесная связь протандрии с глубокой ювенилизацией облика половозрелых проглоттид находит подтверждение в строении половой системы протандрической *Urocystis prolifer*. В стробиле этой миниатюрной мезомерной цестоды длиной до 1.5 мм около 50 поперечно вытянутых члеников, а размеры мужских

половозрелых проглоттид, имеющих всего 2 семенника, составляют всего 0.017—0.020 × 0.13—0.15 мм.

По-видимому, именно ограниченность внутреннего объема ювенильных проглоттид при опережающем развитии в них половых органов явилась основной причиной рассогласования морфогенезов половых органов у кориогамных гименолепидид. В результате в ювенильных члениках протандрических цестод формируется только мужской половой аппарат, поскольку его развитие диктуется отбором на кориогамию, в то время как формообразование женских гонад резко замедляется или вообще приостанавливается. В стробилах полимерных гименолепидид (*Aploparaksis, Diorchis* и *Wardium*) рационализация морфогенеза полового аппарата приводит к тому, что наружный семенной пузырек по мере созревания гонад вытесняет семенники. Поэтому мужские копулирующие членики этих цестод не содержат мужских гонад, а яичник развивается только после копуляции и заполнения спермой семяприемника (Спасский, 1963).

Таким образом, протандрия I типа — специфическая акселерация морфогенеза мужских гонад и копулятивного аппарата проглоттид у экзогамных Hymenolepididae с односторонними половыми порами и опережающей копуляцией групп члеников с развивающимися женскими гонадами. Морфофункциональными причинами ее становления явились интенсификация стробиляции и формообразование полового аппарата в ограниченном объеме проглоттид, сохраняющих ювенильный облик.

Причины возникновения протандрии мезомерных цепней

Несмотря на внешнее сходство цестод с протандрией I и II типов, они различаются степенью полимерности стробилы. Если протандрические Hymenolepididae имеют полимерную стробилу (500 и более проглоттид), то у протандрических *R. dubininae* (Schistotaeniidae), *Pseudangularia* sp. (Dilepididae) и *A. perfoliata* (Anoplocephalidae) стробила состоит из значительно меньшего числа проглоттид (80—85). Протандрия II типа не связана и с уменьшением размеров половозрелых проглоттид: размеры половозрелых проглоттид у мезомерных протандрических цестод не меньше, чем у родственных им эугермафродитных форм. В то же время для них в отличие от протандрических Hymenolepididae характерна более ранняя закладка половых органов, опережающая наружное членение стробилы (соматический морфогенез проглоттид), которое начинается сразу за сколексом. Эта особенность онтогенеза мезомерных протандрических цепней указывает на то, что их становление не было связано с интенсификацией стробиляции. Очевидно, что становление этих цепней сопровождалось ускорением морфогенеза полового аппарата по отношению к соматическому морфогенезу проглоттид. Кроме того, для цепней с протандрией II типа характерна более высокая плодовитость проглоттид. У *R. dubininae* по сравнению с филогенетически близкими эугермафродитными формами шистотениид (например, *Joyeuxilepis* (s. l.) spp.) больше семенников и более крупный яичник с бо́льшим числом яйцеклеток. Столь же высока индивидуальная плодовитость проглоттид у *Pseudangulaia* sp. и *A. perfoliata* — в каждом членике развивается более 1000 гексакантов. Поэтому семенники в мужских члениках, как и яичник в женских, у этих цепней занимают практически весь объем медуллы проглоттид. Эти особенности морфологии и онтогенеза проглоттид позволяют предположить, что протандрия в филогенезе мезомерных цепней

была вызвана не только акселерацией морфогенеза полового аппарата, но и повышением плодовитости их проглоттид по сравнению с предковыми кориогамными формами. По-видимому, при этом число члеников в их стробиле не только не увеличивалось, а напротив, уменьшалось, а членики в онтогенезе сохранили исходные размеры и геометрию. Ограниченность внутреннего объема развивающихся члеников, в которых при отборе на повышение плодовитости формируются более крупные половые органы, не могла не повлечь за собой приостановку (ретардацию) морфогенеза либо мужских, либо женских гонад. Функционально протандрический тип развития гонад проглоттид предковых форм со свойственной ему опережающей, кориогамной копуляцией, по-видимому, явился морфологической предпосылкой, канализировавшей в процессе становления протандрии II типа отбор на замедление формообразования яичника, а не семенников.

Таким образом, протандрические цепни, независимо от типа протандрии, обладают рядом общих черт организации, морфогенеза и физиологии. Во-первых, в их стробиле мужские и женские половозрелые фрагменты пространственно обособлены. Во-вторых, разделение морфогенезов мужских и женских гонад во времени у этих цестод тесно связано с ограниченностью внутреннего объема проглоттид. В-третьих, для них характерна кориогамная копуляция. В то же время, очевидно, что протандрический тип развития гонад стробилы в филогенезе Cyclophyllidea формировался по меньшей мере двумя независимыми путями. Протандрия Hymenolepididae связана с существенным увеличением числа члеников стробилы, их минимизацией и уменьшении их индивидуальной плодовитости. Напротив, протандрия мезомерных цепней обусловлена ростом плодовитости проглоттид при сохранении их исходных размеров и геометрии. Оба направления приводят к одному и тому же эволюционному результату — повышению общей плодовитости стробилы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49974).

Список литературы

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Л.: Наука, 1961. Т. 2. 446 с.

Власова Т. А. Морфо-функциональная дифференцировка стробилы цестоды Echinatrium filosomum Spassky et Jurpalova, 1965 (Cestoidea: Hymenolepididae) // Экология гельминтов. Ярославль, 1981. С. 13—17.

Галкин А. К. Морфогенез половой системы Passerilepis crenata (Cestoidea: Hymenolepididae) // Паразитология. 1979. Т. 13, № 6. С. 611—619.

Гуляев В. Д. К морфологии и таксономии Tatria (s. l.) (Cestoda: Schistotaeniinae) поганок Западной Сибири и Зауралья // Редкие гельминты, клещи и насекомые. Новосибирск: Наука, 1989. С. 199—213.

Гуляев В. Д. О таксономической самостоятельности Anoplocephaloides spp. (Cestoda: Anoplocephalidae) с серийным чередованием половых атриумов // Паразитология. 1996а. Т. 30, № 3. С. 263—269.

Гуляев В. Д. Становление основных признаков организации и онтогенеза ленточных червей (Plathelminthes: Cestoda). 3. Происхождение метамерии и метагенеза Eucestoda // Зоол. журн. 1996б. Т. 75, № 8. С. 1040—1050.

Гуляев В. Д. Возникновение основных признаков организации стробилы Cyclophyllidea (Plathelmintes: Cestoda) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 10. С. 1201—1209.

Гуляев В. Д., Толкачева Л. М. Новый род цестод поганок Ryjikovilepis gen. n. и переописание R. dubininae (Ryzhikov et Tolkatscheva, 1981) comb. n. // Насекомые, клещи и гельминты. Новосибирск: Наука, 1987. С. 80—88.

Гуляев В. Д., Чечулин А. И. Состав и морфологические критерии трибы Sudaricovinini Spassky, 1991 (Cestoda: Cyclophyllidea: Hymenolepididae) // Паразитология. 1996. Т. 30, № 6. С. 495—503.
Дубинина М. Н. Состояние и очередные задачи систематики ленточных червей (Cestoidea Rud., 1808) // Паразитология. 1974. Т. 8, № 4. С. 281—292.
Ошмарин П. Г. Морфо-функциональные зоны в стробиле цестод // Матер. науч. конф. Всесоюз. общ-ва гельминтологов. М., 1979. Вып. 31. С. 91—98.
Ошмарин П. Г. Морфо-функциональные зоны в стробиле цестод Microsomacanthus styloides (Hymenolepididae) // Экология гельминтов. Ярославль, 1981. С. 58—67.
Регель К. В. Морфология и жизненный цикл Echinocotyle clanduli sp. n. (Cestoda, Hymenolepididae) // Паразитология. 1987. Т. 21, № 3. С. 482—487.
Рыжиков К. М., Толкачева Л. М. Аколеаты — ленточные гельминты птиц. Основы цестодологии. М.: Наука, 1981. Т. 10. 216 с.
Слободянюк О. В. Энтомопатогенные нематоды двукрылых. Отряд Tylenchida. М.: Наука, 1984. 199 с.
Спасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука, 1966. 696 с.
Спасский А. А. Аноплоцефаляты — ленточные гельминты домашних и диких животных. Основы цестодологии. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. 735 с.
Спасский А. А. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц, ч. 1. Основы цестодологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 2. 417 с.
Толкачева Л. М. Раздельнополые цестоды // Паразитология. 1983. Т. 17, № 6. С. 426—429.
Толкачева Л. М. Цестоды фауны СССР. Род Diorchis. М.: Наука, 1991. 181 с.
Georgiev B. B., Murai E. Pseudangularia europaea sp. n. and other cestodes (Cyclophyllidea: Dilepididae and Paruterinidae) from the common swift, Apus apus L. (Aves: Apodiformes) in Hungary // Parasit. Hung. 1993. Vol. 26. P. 15—26.
Fuhrmann O. Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes, Cestoidea / Kukenthal's Handbuch der Zoologie. Berlin—Leipzig, 1931. Bd 2. P. 141—416.
Wardle R. A., McLeod J. A. The zoology of tapeworms. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1952. 780 p.
Yamaguti S. Systema helminthum. The cestodes of vertebrates. New York—London, 1959. Vol. 2. 860 p .

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск

Поступила 10 XI 2004

THE EVOLUTION OF FORMS OF HERMAPHRODITISM IN CYCLOPHYLLIDEA (CESTODA). 1. MORPHO-FUNCTIONAL CAUSES OF THE FORMATION OF TAPEWORMS WITH THE PROTANDROUS TYPE OF GENITAL APPARATUS DEVELOPMENT

V. D. Gulyaev

Key words: Cestoda, tapeworm, hermaphroditism, protoandry, gonads, morphogenesis, selection.

SUMMARY

Morpho-fuctional causes of the formation of protandrous Cyclophyllidea (tapeworms) have been studied. Two forms of protandry are described. The protandry type I is typical for polymeric (polysegmental) Hymenolepididae. It appears independently in different taxa of this family (*Aploparaksis*, *Echinatrium*, *Wardium*, *Diorchis* and others) while the narrow-strobila forms with a low prolificacy of proglottids are formed. The development of this living form of hymenolepidids is ecologically caused by the high density of their aggregation in intestines of hosts. The primordium results in the development of genitals in the juvenile strobila proglottids with the limited internal space. Due to this process, parallel morphogenesis of male and female gonads is proved to be impossible. A selection leading to the overtaking development of testicles and copulative apparatus regarding mor-

phogenesis of ovary and vitellarium is based an earlier maturation of testicles and group copulation of proglottids with and underdeveloped ovary that is typical in original euandrogyne forms. The group insemination of proglottids from a polysegmented strobila reduces the number of copulation and improves an efficiency of cross-copulation of tapeworms and. As a result, morpho-functional zones of male proglottids characterized by an immature ovary and those of fertile female segments losing their testicles are differentiated in the strobila. The protandry type II is typical of mesomeric tapeworms (Dilepididae, Schistotaeniidae, Anoplocephalidae). It is also resulted from a limited space of proglottids for developing the hermaphroditic genital apparatus. This is caused by the shift of genital morphogenesis process into juvenile proglottids and also by the enlargement of gonad sizes as the result of a selection for a higher prolificacy of proglottids. The dissociation of the development of male and female gonads takes place because of the retardation of ovary morphogenesis.