

УДК 595.121

**ЭВОЛЮЦИЯ ФОРМ ГЕРМАФРОДИТИЗМА  
CYCLOPHYLLIDEA (CESTODA).  
2. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ  
ЦЕПНЕЙ С ПРОТОГИНИЧЕСКИМ РАЗВИТИЕМ  
ПОЛОВОГО АППАРАТА**

© В. Д. Гуляев

Исследованы морфобиологические причины возникновения протогинических форм Anoplocephalidae (Cyclophyllidea) грызунов. Уменьшение числа члеников в стробиле протогинических аноплоцефалид (*Anoplocephaloides*, *Paranoplocephaloides*) по сравнению с родственными полимерными видами таксона (*Paranoplocephala*) позволяет предположить, что протогиния связана с вторичной олигомеризацией стробилы в филогенезе этих цестод. Экологической причиной отбора на малочлениковость стробилы, очевидно, послужила острая конкуренция между крупными полимерными цестодами, что привело к появлению мелких аноплоцефалид, локализующихся в задней части тонкой кишки (*Paranoplocephaloides*) и в слепой кишке грызунов (*Anoplocephaloides*). Переход к протогинии сопровождается замедлением темпов стробилизации, акселерацией развития полового аппарата и соматического морфогенеза проглоттид. Благодаря более раннему по отношению к морфогенезу семенников формированию яичника и матки, маточные членики больше времени развиваются в стробиле. Тем самым протерогиния — один из универсальных механизмов продления эмбриогенеза гексакантов во вторично олигомерной стробиле цепней.

У Cyclophyllidea с протогиническим типом развития половых органов женские гонады в проглоттидах формируются и функционируют раньше семенников. Протогинические цепни известны среди Anoplocephalidae (Спаский, 1951; Гуляев, 1996), Schistotaeniidae и Prognotaeniidae (Рыжиков, Толкачева, 1981; Гуляев, 1989). Причем морфология их стробил не менее разнообразна, чем у протандрических представителей отряда (сообщение 1). Если протогинические Anoplocephalidae сохранили цирровагинальный атирум, типичные женские половые протоки и имеют унилатеральные половые отверстия, то у аналогичных Schistotaeniidae нет ни того, ни другого: вместо них имеется вторичный общий вагинальный проток, проходящий вдоль стробилы (Рыжиков, Толкачева, 1981; Гуляев, 1992). У Prognotaeniidae нет ни копулятивной, ни проводящей части вагины. Очевидно, что протогинические формы возникают в каждой из этих филогенетических ветвей цепней независимо.

*Морфофункциональная организация  
протогинических цепней*

Стробилы протогинических Anoplocephalidae образованы немногочисленными поперечно вытянутыми члениками, в которых развивается большое число гексакантов. В стробиле *Anoplocephaloides dentata* (Galli-Valerio, 1905) около 50 проглоттид, у *Hokkaidocephala apodemi* (Iwaki, Tenora, Abe, Oki, Kamiya, 1994) — 115—120 (Tenora, Ganzorig, Koubkova, Kamaya, 1999), у *Paranoplocephaloides schachmatovae* Gulyaev, 1996 — до 140 (Гуляев, 1996). Половые поры у протогинических Anoplocephalidae односторонние (*A. dentata*, *H. apodemi*) или чередуются группами (*P. schachmatovae*). Мужские и женские гонады, а также копулятивный аппарат в члениках закладываются одновременно, но темпы их морфогенеза различны. Первая морфофункциональная зона стробилы образована члениками, в которых сформированы только женские половые протоки — вагина и семяприемник. Мужские и женские гонады в них, равно как и мужской копулятивный аппарат, находятся на разных стадиях морфогенеза. Причем яичник, как и матка, формируются раньше семенников, поэтому второй в стробиле протогинических анопловефалид дифференцируется женская морфофункциональная зона (рис. 1, 1). В этом фрагменте, состоящем из 3—5 члеников, происходит оплодотворение яйцеклеток, уменьшение размеров яичника и желточника, заканчивающееся их полной резорбцией. Фертильные женские членики отделены от зоны сперматогенеза (функционально мужских члеников) члениками с развивающимися маткой и семенниками. Поэтому половозрелые мужские членики, кроме мужских половых органов, содержат также и развивающуюся матку (рис. 1, 2). Семенники функционируют в более протяженной зоне стробилы, чем яичник. Таким образом, у протогинических анопловефалид в стробиле отсутствуют гермафродитные членики, содержащие одновременно функционирующие яичник и семенники. Копуляция этих цепней экзогамная, причем копулирующие членики, а тем самым физиологически более старые мужские членики, находящиеся в задней части стробилы, копулируют с развивающимися женскими проглоттидами той же стробилы.

Стробилы протогинических Schistotaeniidae также мезо- и олигомерны. В стробиле *Tatria gulyaevi* Vasileva, Gibson, Bray, 2003 всего 16 проглоттид (Гуляев, 1989; Vasileva et al., 2003a) (рис. 2, 5—7); у *T. minor* Kowalewski, 1904 — 30—32 (Гуляев, 1989); у *Joyeuxilepis acanthorhyncha* (Wedl, 1855) — до 45; у *Paraschistotaenia mathevossianae* Okorokov, 1956 — около 50. Несмотря на редукцию копулятивной части вагины и вторичное возникновение в филогенезе шистотениид общего вагинального протока, обусловленного переходом к травматической копуляции (Гуляев, 1992), морфогенез их половой системы протекает идентично описанному выше у протогинических анопловефалид (рис. 1, 1, 2). Экзогамная копуляция у них, за исключением *T. gulyaevi*, уникальна: между собой копулируют членики с развивающейся маткой, сохранившие к этому времени только мужской копулятивный аппарат, заполненный спермой и общий вагинальный проток. После копуляции сперма переносится по вагинальному протоку в переднюю часть стробилы к развивающимся и фертильным женским членикам. Причем данный способ копуляции и осеменения женских проглоттид одинаков как у эугермафродитных, так и протогинических форм Schistotaeniidae. Причем они ведут себя, как бипарентальные, раздельнополые черви, сохраняя при этом гермафродитную организацию. В случае единичного заражения дефинитивного

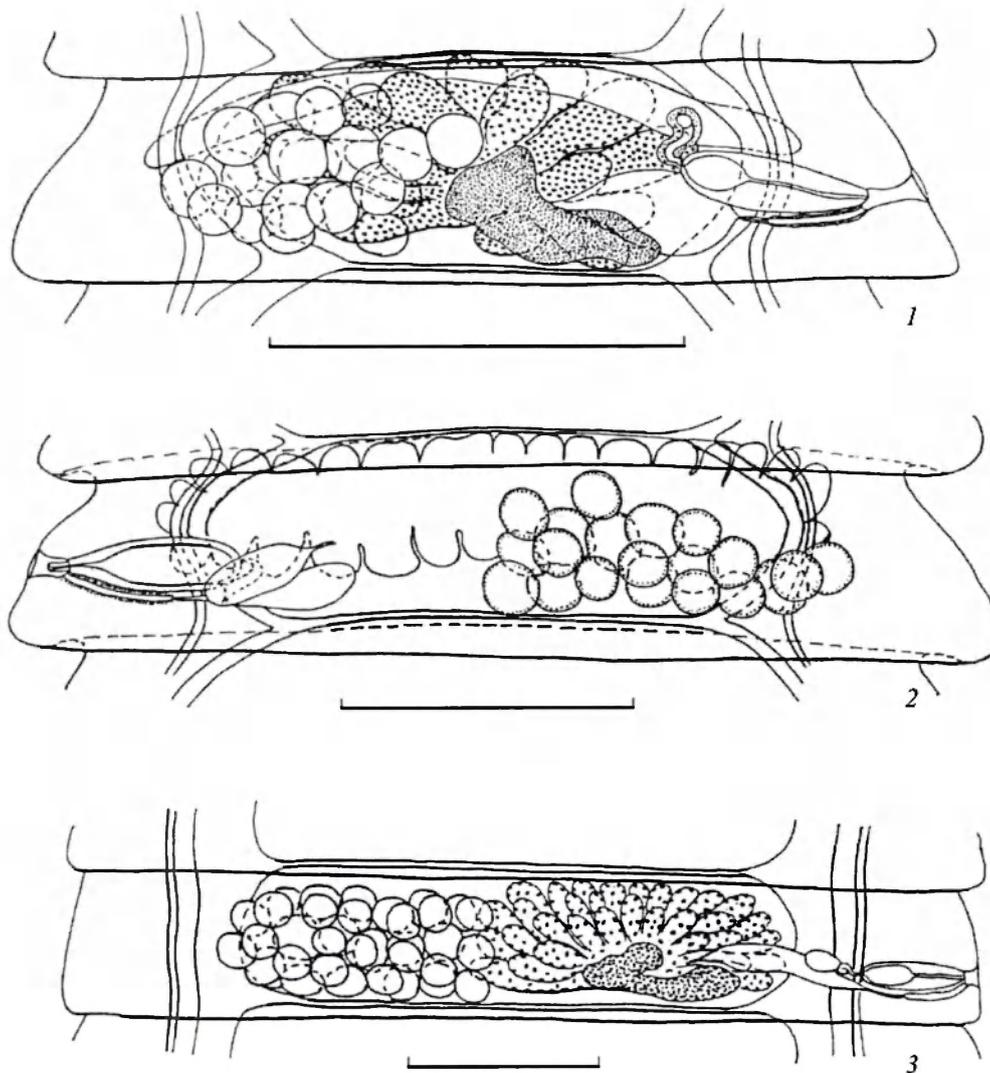


Рис. 1. Морфология половозрелых члеников протогинических и эугермафродитных Cyclophyllidea.

1 — женский членик *Paranoplocephaloides schachmatovae*, 2 — мужской членик *P. schachmatovae*, 3 — половозрелый гермафродитный членик *Paranoplocephala omphalodes*.

Fig. 1. Morphology of mature proglottides of the protogynous and euhermaphroditic Cyclophyllidea.

хозяина (поганки) стробила этих цестод остается неоплодотворенной, и в ее терминальных члениках матка не развивается.

Протогинические стробилы всех без исключения представителей сем. Progluptaeniidae мезомерны или олигомерны и состоят из 20–70 члеников. Так, стробила *Leptotaenia ischnorhyncha* (Luhe, 1898) состоит из 19–20 поперечно вытянутых члеников, в матке которых развивается очень большое число гексакантов (Nikolov et al., 2004). В первых члениках стробилы есть развивающиеся яичник, медианный семяприемник и бурса цирруса (рис. 2, 4). В десятом членике стробилы яичник замещается маткой. Характерны резкие морфологические различия между развивающимися и зрелыми маточ-

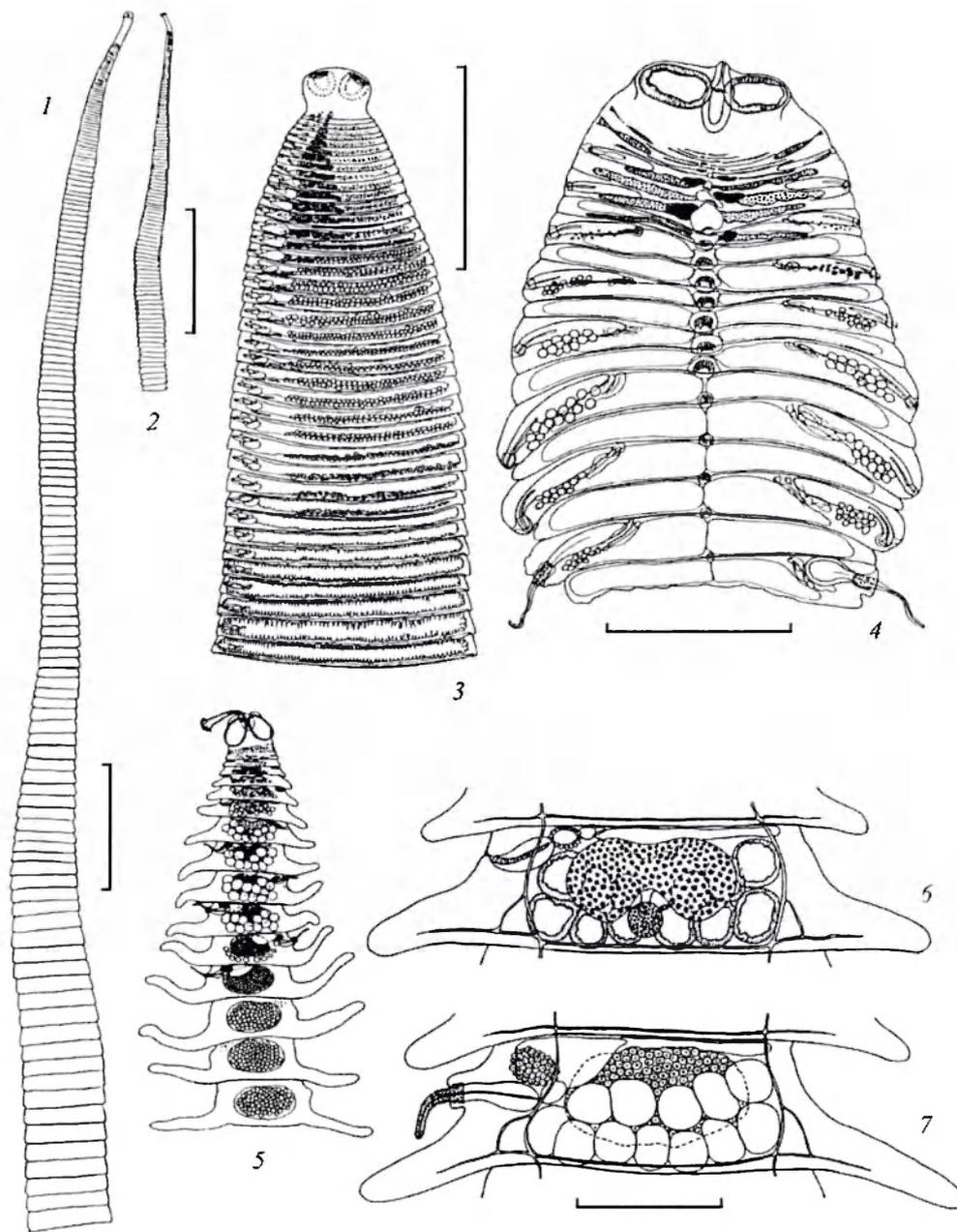


Рис. 2. Эугермафродитные (1) и протогинические (2-7) Cyclophyllidea.  
 1 — *Paranoplocephala omphalodes*, 2 — *Paranoplocephaloides schachmatovae*, 3 — *Anoplocephaloides* sp., 4 — *Leptotaenia ischnorhyncha*, 5 — *Tatria gulyaevi*, 6 — мужской членик *T. gulyaevi*, 7 — женский членик *T. gulyaevi*.

Fig. 2. Euhermaphroditic (1) and protogynous (2-7) Cyclophyllidea.

ными члениками. Эта особенность морфологии при наличии в стробиле зрелых члеников со сформированными гексакантами, по-видимому, свидетельствует о невысоких темпах образования и морфогенеза новых члеников. Семенники закладываются в фертильных женских члениках. Формирование бурсы цирруса и завершение сперматогенеза приурочены к задним членикам стробилы (рис. 2, 4). Для прогинотениид характерна полная редукция копулятивной части вагины. Поэтому в первых развивающихся члениках находятся только формирующиеся яичник и бурса цирруса. Копуляция этих цепней, как и у шистотениид, либо травматическая (циррус одной из копулирующих цестод вводится через тегумент в преовариальный семяприемник), либо циррус вводится во вторичный женский копулятивный орган (*Leptotaenia*). Закладка семенников происходит на поздних стадиях оогенеза в женских члениках или в первом маточном членике. Морфогенез мужского копулятивного аппарата завершается очень поздно, после резорбции семенников в члениках задней части стробилы (рис. 2, 4).

Таким образом, у Cyclophyllidea существует 2 типа протогинической организации стробилы (Gulyaev, 2001). 1-й, свойственный Anoplocephalidae и Schistotaeniidae, характеризуется одновременной закладкой мужских и женских гонад. Мужской и женский копулятивные аппараты закладываются одновременно с гонадами, однако женские копулятивные органы формируются раньше мужского копулятивного аппарата. При 2-м типе протогинии, характерном для Progynotaeniidae, закладка семенников происходит на поздних стадиях развития женских проглоттид или после резорбции яичника в маточных проглоттидах. Причем опережающее развитие женских гонад сопровождается полной редукцией копулятивной части вагины.

Несмотря на столь существенные различия в морфологии полового аппарата цепням с протогиническим типом развития гонад свойственен ряд общих черт. Во-первых, стробилы этих цестод более олигомерны, чем родственные им эутермафродитные или функционально протандрические цестоды. Во-вторых, их объединяет опережающее осеменение проглоттид с развивающимся яичником. В-третьих, для них характерно разделение зоны копуляции на обособленные зоны женских и мужских копулирующих проглоттид. В стробиле этих цестод мужские копулирующие проглоттиды расположены всегда за зоной сперматогенеза. Очевидно, общие морфологические черты протогинических цепней сформировались не случайно, а под влиянием общих морфобиологических причин, способствовавших акселерации морфогенеза женских половых органов проглоттид в процессе их становления.

#### *Причины возникновения протогинии цепней*

Протогинические цепни характеризуются разнообразными способами копуляции. Среди них есть как формы, способные к экзогамии внутри одной стробилы (Anoplocephalidae), так и облигатно бипарентальные формы либо с кориогамной, опережающей копуляцией стробил (Progynotaeniidae), либо с «геронтогамной» копуляцией маточных проглоттид (Schistotaeniidae). Поэтому переход к экзогамной копуляции не может быть причиной возникновения протогинического типа развития половой системы цепней. Это позволяет исключить какое-либо формообразующее влияние той или иной формы копуляции при ее возникновении.

Уникальную возможность для выявления экологических условий и морфофункциональных предпосылок возникновения протогинии цепней пред-

ставляют цестоды родов *Paranoplocephala* Luhe, 1910, *Paranoplocephaloides* Gulyaev, 1996 и *Anoplocephaloides* Baer, 1927 (Anoplocephalidae), паразитирующие у полевок (Rodentia: Arvicolinae) Голарктики. *P. omphalodes* (Hermann, 1783) — крупные полимерные (до 500 проглоттид в стробиле) анопловефалиды, локализующиеся в среднем отделе тонкого кишечника грызунов (рис. 1, 3; 2, 1). Являясь функционально протандрическими формами, они относятся к цестодам со смешанным типом копуляции: они способны как к бипарентальной копуляции, так и к экзогамии физиологически более старых проглоттид с развивающимися женскими в пределах одной стробилы. Средняя интенсивность инвазии облигатных хозяев этими цестодами невелика — 1—2 паразита. В отличие от *P. omphalodes* протогинические *A. dentata* имеют олигомерную стробилу из 48—50 члеников, в которой более 70 % члеников содержат развивающуюся и зрелую матку (рис. 2, 3). Эти цестоды локализируются в слепой кишке и имеют более высокий уровень интенсивности инвазии (более 10 экз.) хозяев.

Поскольку паразитирование цестод в слепой кишке вторично, очевидно, что *Anoplocephaloides* произошли от кишечных форм анопловефалид, близких по морфологии к *Paranoplocephala*. Эти цестоды морфологически очень близки, что прежде служило основанием для объединения представителей обоих таксонов в рамках одного рода (Спасский, 1951). Это дает основание трактовать *Anoplocephaloides* как группу цестод, вторично возникшую в процессе дробления экологической ниши анцестральных Anoplocephalidae. Олигомерность стробил *Anoplocephaloides*, а эти цестоды являются одними из самых малочлениковых анопловефалид, при этом оказывается не только адаптацией к существованию в слепой кишке, но и вторично возникшей. Это дает основание предположить, что протогиния этих цестод связана со вторичным процессом олигомеризации многочлениковых стробил их предков.

Экологической причиной занятия новой ниши является острая внутривидовая и межвидовая конкуренция между крупными кишечными анопловефалидами полевок. Единственная особь *P. omphalodes*, проникшая раньше других в кишечник грызуна, подавляет развитие особей, заразивших хозяина позднее. В то же время у *Paranoplocephala* spp. с меньшей, чем у *P. omphalodes*, полимерностью стробилы, например, у *P. blanchardi* (Moniez, 1891), имеющей более высокую среднюю интенсивность инвазии (4—5 экз.) полевок, большая часть особей агрегации достигает зрелости. Интенсивность инвазии *A. dentata* еще больше (более 10 экз.), но у всех особей успешно завершается эмбриогенез гексакантов.

Уменьшение степени полимерности стробилы влечет за собой пропорциональное падение плодовитости протогинических мезомерных и олигомерных анопловефалид, но негативные последствия этого процесса компенсировались увеличением численности их популяций. При этом происходит не только замедление стробилиации, но и ускорение всего онтогенеза проглоттид, которое затронуло как морфогенез полового аппарата, так и морфогенез соматических структур членика. Морфологическими доказательствами этого служат сравнительно быстрое увеличение ширины проглоттид, из-за чего передний конец цестод (*Anoplocephaloides* spp., *Hokkaidocephala* spp.) имеет форму широкого клина, и то, что закладка общего полового зачатка опережает наружное членение стробилы. Морфогенезы сомы и женского полового аппарата проглоттид оказываются координированными, что обеспечивает формирование крупного яичника уже в первых члениках стробилы.

Вторичная аполизия зрелых проглоттид предопределила важную роль темпов их онтогенеза в эволюции полового аппарата цепней (Гуляев, 2002). Поэтому изменение числа члеников стробилы в филогенезе того или иного таксона тесно координировано с темпами эмбриогенеза гексакантов. Но акселерация морфогенеза женских гонад приводит к тому, что зона фертильных члеников смещается вперед, благодаря чему продляется период эмбриогенеза гексакантов в составе более короткой «конвеерной» стробилы, а относительное число маточных члеников в стробиле увеличивается. Именно в этом, на наш взгляд, заключается адаптивность более быстрого созревания яичника у протогинических цестод.

Подтверждением этих представлений является существование среди *Paranoplocephala* видов (*P. blanchardi*), занимающих промежуточное положение по числу члеников в стробиле между полимерной функционально протандрической *P. omphalodes* и мезомерной протогинической *Paranoplocephaloides schachmatovae*, паразитирующей в заднем отделе тонкой кишки (рис. 2, 2). Стробила *P. omphalodes*, как уже говорилось выше, содержит до 500 члеников. У *P. blanchardi* их всего 190—200, яичник созревает раньше — в 78—83-м члениках стробилы. Но если в стробиле *P. omphalodes* около 50 % маточных члеников, то у *P. blanchardi* они составляют около 60 % от общего числа члеников стробилы. Кроме того, между этими видами наблюдаются большие различия в продолжительности функционирования семенников. У *P. omphalodes* семенники быстро резорбируются в развивающихся маточных члениках, тогда как у *P. blanchardi* они сохраняются в последних на значительно большем отрезке стробилы. Столь широкая морфофункциональная зона сперматогенеза в стробиле *P. blanchardi* свидетельствует, на наш взгляд, о том, что женские гонады в процессе уменьшения полимерности стробилы претерпели незначительную акселерацию. Иными словами, широкая зона сперматогенеза в стробиле тех или иных видов анопловефалид служит свидетельством более ускоренного морфогенеза яичника. Это дает основание рассматривать такие формы анопловефалид в качестве переходных к настоящим протогиническим формам. А поскольку акселерацию в процессе становления *Anoplocephaloides* испытали проглоттиды в целом, можно предположить, что при вторичной олигомеризации стробилы акселерация морфогенеза мужских и женских гонад происходит с разной скоростью.

Аналогичным путем в процессе вторичной олигомеризации стробилы, по-видимому, возникли также протогинические виды шистотениид. Протогинические представители семейства — олигомерные цестоды, в то время как функционально протандрические представители семейства, например, *Joyeuxilepis fuhrmanni* (Solomon, 1932) (Vasileva et al., 2003b) имеют более многочлениковые (до 90 проглоттид) стробилы. Процесс вторичной олигомеризации стробилы в процессе становления этих цестод сопровождается не только замедлением стробилиации, но и общим ускорением темпов морфогенеза полового аппарата проглоттид, о чем свидетельствует опережающая закладка полового аппарата по отношению к наружной сегментации стробилы. Причем при этом акселерация морфогенеза мужских и женских гонад происходит с разной скоростью. За счет более раннего созревания яичника в проглоттидах, находящихся непосредственно за сколексом, маточные членики формируются раньше и больше времени развиваются в составе короткой стробилы.

В отличие от протогинии I типа у прогинотениид процесс акселерации морфогенеза женских гонад происходит более быстрыми темпами, чем раз-

витие соматических структур членика, в связи с чем формообразование женского полового аппарата происходит в ограниченном объеме ювенильных члеников (*Progynotaeniidae*). Возникнет ситуация аналогичная процессу становления протандрических форм, с той разницей, что из-за ограниченности объема медулы недоразвитие будет испытывать не женская, а мужская половая система. Но поскольку акселерация морфогенеза полового аппарата будет наблюдаться у малочлениковых форм, это приведет к недоразвитию не только мужских гонад, но и всего копулятивного аппарата в женских члениках. Возможно, это является настоящей причиной редукции вагины у *Progynotaeniidae* и *Amabiliidae*.

Благодаря протогонии олигомеризация стробилы цепней и темпы эмбриогенеза гексакантов не претерпевают резких изменений. Тем самым, протерогиния — универсальный механизм продления эмбриогенеза гексакантов при вторичной олигомеризации стробилы многочлениковых эугермафродитных или протандрических цепней.

Снижение интенсивности стробилиации и темпа онтогенеза проглотид — универсальный способ уменьшения плодовитости стробилы. Данное направление морфологической эволюции при видообразовании цестод запускается при облигатно высокой плотности цепней у всех особей популяции хозяина. К этому или (что одно и то же) к высоким индексам обилия в популяции хозяев приводят любые изменения условий существования в биогеоценозе, вызывающие повышение плотности популяций промежуточных и окончательных хозяев и соответственно уменьшающие неизбежную гибель свободноживущих и паразитических расселительных личинок цестод. Отбор на снижение плодовитости приводит в филогенезе цепней к образованию малочлениковых межворсиночных жизненных форм. Олигомерные цепни характеризуются либо очень медленными темпами стробилиации, либо протерогинией гермафродитного полового аппарата проглотид. Тем самым, все структурные трансформации стробилы цепней тесно связаны с гетерохронными перестройками морфогенеза члеников и с изменениями темпов эмбриогенеза гексакантов.

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

#### Список литературы

- Гуляев В. Д. К морфологии и таксономии *Tatria* (s. l.) (Cestoda: Schistotaeniinae) поганок Западной Сибири и Зауралья // Редкие гельминты, клещи и насекомые. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1989. С. 199—213.
- Гуляев В. Д. Морфологические критерии рода *Tatria* Kowalewski, 1904 (Cestoda: Schistotaeniinae) // Сибирский биологический журнал. 1992. Вып. 4. С. 68—75.
- Гуляев В. Д. О таксономической самостоятельности *Anoplocephaloides* spp. (Cestoda: Anoplocephalidae) с серийным чередованием половых атриумов // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 263—269.
- Gulyaev V. D. On two types of organization and the reasons of protogynous tapesworms evolution // 6-th national conference of parasitology. Sofia 5—7 October 2001. Sofia—Moscow: Pensoft, 2001. P. 34—35.
- Nikolov P. N., Georgiev B. B., Gulyaev V. D. New data on morphology of species of the genus *Leptotaenia* Cohn, 1901 (Cestoda, Progynotaeniidae) // Systematic Parasitology. 2004. Vol. 58. P. 1—15.
- Tenora F., Ganzorig S., Koubkova B., Kamaya M. Gynandry in Hokkaidocephala Tenora, Gulyaev, Kamiya, 1999 (Anoplocephalidae, Cestoda) parasitizing Rodentia in Japan // Helminthologia. 1999. Vol. 36, N 4. P. 269—274.

Vasileva G. P., Gibson D. I., Bray R. A. Taxonomic revision of *Tatria* Kowalewski, 1904 (Cestoda: Amabiliidae): redescription of *T. minor* Kowalewski, 1904, and description of *T. gulyaevi* n. sp. from Palearctic grebes // *Systematic Parasitology*. 2003a. Vol. 54. P. 177–198.

Vasileva G. P., Gibson D. I., Bray R. A. Taxonomic revision of *Joyeuxilepis* Spassky, 1947 (Cestoda: Amabiliidae): redescription of *J. acanthorhyncha* (Wedl, 1855) and *J. fuhrmanni* (Solomon, 1932), key and a new generic diagnosis // *Systematic Parasitology*, 2003b. Vol. 56. P. 219–233.

Остальные цитированные работы приведены в сообщении 1.

Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Новосибирск

Поступила 27 I 2005

## THE EVOLUTION OF THE FORMS OF HERMAPHRODITISM IN CYCLOPHYLLIDEA (CESTODA).

### 2. MORPHOFUNCTIONAL CAUSES OF THE FORMATION OF TAPEWORMS HAVING A PROTOGYNOUS TYPE OF THE GENITAL APPARATUS DEVELOPMENT

V. D. Gulyaev

*Key words:* Cestoda, Anoplocephalidae, protogyny, strobila oligomerization.

#### SUMMARY

Morpho-biological causes of the formation of protogynous forms of Anoplocephalidae (Cyclophyllidea) parasitizing rodents have been studied. The reduction in the number of segments in the strobila of anoplocephalideans (*Anoplocephaloides*, *Paranoplocephaloides*) in comparison with related polymeric species of the taxon (*Paranoplocephala*) suggests that protogyny is resulted from the secondary oligomerization of strobila in the phylogenesis of these cestodes. It is evident that the ecological cause of the selection for a small number of segments in the strobila is a tough competition among large polymeric cestodes that results in the formation of small anoplocephalideans located in the back part of the small intestine (*Paranoplocephaloides*) and in the blind gut (*Anoplocephaloides*) of rodents. There is slowing down of strobilation rates, acceleration of genital apparatus development and somatic proglottid morphogenesis during the change into protogyny. Due to an earlier, regarding testicle morphogenesis, formation of the ovary and uterus, uterus segments are developing most of the time in the strobila. Thus, proterogyny is one of the universal mechanisms to extend the terms of hexacanth embryogenesis in the second oligomeric strobila of tapeworms.