

Вильма ЙЫГИС

## НЕОБЫЧНЫЙ ТИП РАЗВИТИЯ ЦЕСТОД НА ПРИМЕРЕ РАЗДЕЛЬНОПОЛОГО ВИДА *DIOECOCESTUS ASPER* (*CYCLOPHYLLIDEA: ACOLEIDAE*)

Раздельнополая цестода *Dioecocestus asper* (Mehlis, 1831) — специфичный паразит серошекой поганки *Podiceps griseigena* (Bodd.), но встречается и у других палеарктических поганок: у большой — *P. cristatus* (L.), красношейной — *P. auritus* (L.), черношейной — *P. nigricollis* (C. L. Vreht) и малой — *P. ruficollis* (Pall.). Описание *D. asper* дано по экземплярам, обнаруженным в Западной Европе (Fuhmann, 1900). Позже В. Клер (Clerc, 1907, 1930) детально исследовал этот вид на обширном материале, собранном в Челябинской области. В Корпачевска (Korpaczewska, 1972) дала описание особей *D. asper*, обнаруженных в Польше. Остальные сведения о *D. asper* сводятся к регистрации единичных находок этого вида, как в европейской, так и в азиатской частях СССР.

Материал для данной работы был собран нами в 1970—1972 и 1974 гг. с мая по октябрь в Эстонской ССР (озера Маарду, Поркуни, Виртсъярв), в Ленинградской (оз. Большое Раковое) и Челябинской (оз. Тирикуль) областях. Обследованы 4 вида поганок (большая, серошекая, красношейная и черношейная) — всего 147 птиц разного возраста. *D. asper* обнаружен у 41 из них. Найдено 82 экземпляра — 38 самцов и 44 самки. Строение этих цестод изучалось в основном по срезам, сделанным с помощью замораживающего микротомы.

Подобно предшествующим авторам (Clerc, 1930; Korpaczewska, 1972), мы обнаружили среди *D. asper* из кишечника поганок, помимо половозрелых самцов и самок с нормальными стробилами, своеобразные особи, у которых гонады совсем отсутствуют или развиты только в передней части стробилы. Такие полностью или частично стерильные экземпляры *D. asper* встречались в поганках в течение всего гнездового периода и у птиц разного возраста. В нашем материале они составляли 75,6%.

В. Клер (1930) предложил для объяснения таких необычных стробил *D. asper* так наз. теорию интерсекса. Теория была заимствована у Ф. Балцер (Baltzer, 1928; цит. по Clerc, 1930), которая выдвинула ее в отношении эхиуриды *Bonellia*. Как известно, у *Bonellia* пол определяется в метагамный период: одиночные личинки развиваются в самку, личинки, растущие вместе с самкой, превращаются в самцов. По аналогии с *Bonellia* В. Клер назвал молодые особи *D. asper*, в которых гонады отсутствуют или развиты не во всей стробиле, интерсексами, предполагая, что потенциально они могут быть как самцами, так и самками. Такое представление о становлении пола настолько укоренилось, что его применяют и в отношении других раздельнополых

цестод. Например, В. Х. Койл (Coil, 1972) допускает, что первая особь *Gyrocoelia pagollae* Cable et Myers, 1956 в окончательном хозяине развивается в самку, а последующие — в самца.

Кроме *D. asper*, полностью и частично стерильные особи известны и у другой раздельнополой цестоды *Shipleya dioica* Spassky et Gubanov, 1959. А. Спасский и Н. Губанов (1959) предполагают, что стерильные особи *S. dioica* возникают в результате редукции как мужских, так и женских гонад, в то время как нормально у этого вида редуцируются гонады только одного пола. Однако оба предположения как В. Клера, так и А. Спасского и Н. Губанова, которые по-разному объясняют возникновение стерильных стробил, оставались непроверенными.

В отношении самок *D. asper* было высказано еще мнение (Clerc, 1930; Korpaczewska, 1972), что у них гонады начинают развиваться только тогда, когда стробила достигает определенных размеров. Но проведенное нами исследование показало, что размеры самок, у которых начинается закладка гонад, различны.

Затронутые вопросы можно разрешить только изучением этих червей в процессе онтогенеза. Проведение такого исследования затруднено тем, что промежуточные хозяева раздельнополых цестод семейства *Acoleidae* неизвестны. Но благодаря тому, что были обнаружены цистицеркоиды *D. asper*, нам все же удалось выяснить особенности морфогенеза этой цестоды, обуславливающие возникновение своеобразных стробил. Эти неизвестные до настоящего времени личинки совершенно неожиданно были нами найдены не в промежуточном хозяине, который еще не выявлен, а в необработанном коллекционном материале Зоологического института АН СССР. Как позднее выяснилось, они были собраны еще в 1948 г. студенткой Тартуского государственного университета И. Тальвисте из желудка серошекой поганки на оз. Поркуни. Эти цистицеркоиды (3 экз.) вместе с другими цестодами из поганок были переданы для определения преподавателю Таллинского педагогического института В. Вооре, который в свою очередь передал этот материал в ЗИН АН СССР.\* В дипломной работе И. Тальвисте (Talviste, 1950) отмечено, что в 1948—1949 гг. все отстреленные на озере Поркуни серошекие поганки (11 экз.) были заражены цестодами *Dioecocestus*. Однако находка личиночной фазы этой цестоды в работе осталась не отмеченной. Возможно, цистицеркоиды не были изучены потому, что, будучи найдены в желудке, они по внешнему виду напоминают скорее свободноживущие организмы, чем паразитические.

Внешние очертания и жесткие покровы с поперечными складками, похожими на сегментацию, придают цистицеркоидам *D. asper* отдаленное сходство с куколками двукрылых и бабочек, а также с некоторыми пятиступками (*Linguatulidae*) (рис. 1 и 2, 7, 9). Однако складки у них не метамерны, а проходят по спирали и только на поверхности цисты. Число оборотов этой рельефной спирали у большей цисты — 24, а у меньшей — 17.\*\* Края складок цисты направлены к переднему концу цистицеркоида. Такая структура оболочки, вероятно, способствует освобождению личинки от цисты в кишечнике окончательного хозяина. Описываемые цистицеркоиды значительно крупнее, чем личинки этой фазы других цестод. При этом их размеры значительно варьируют. Из трех

\* Автор выражает искреннюю признательность сотруднице Зоологического музея Тартуского государственного университета И. Хейдемаа (ранее И. Тальвисте) и зоологу В. Вооре за переданный в лабораторию паразитологии ЗИН АН СССР уникальный материал.

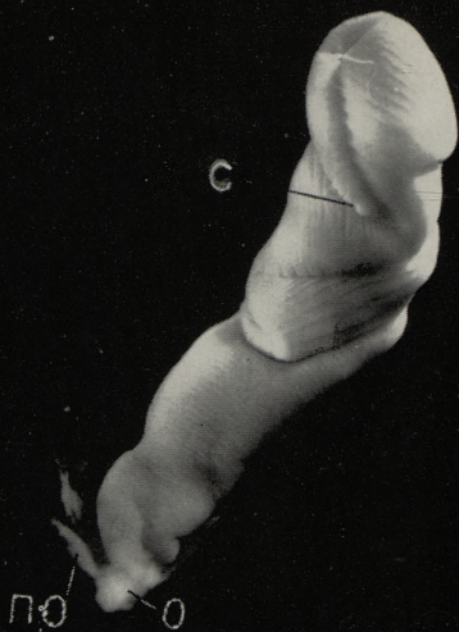
\*\* В описании не приводятся цифровые данные третьего цистицеркоида, так как из него сделаны срезы (рис. 3, 11—15).



Рис. 1. Инвагинированный цистицеркоид *D. asper* в разных положениях: 1—3 — экз. длиной 17 мм, 4—6 — экз. длиной 9 мм; КИ — канал инвагинации, ЭП — экскреторная пора.



7



8



9



10

Рис. 2. Цисты цистицерков *D. asper* (7 — длина 17 мм, 9 — длина 9 мм) и извлеченные из них цестоды (8 — длина 30 мм, 10 — длина 13 мм).

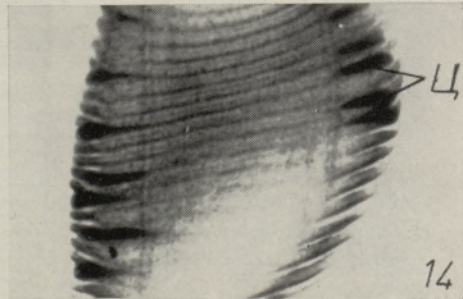
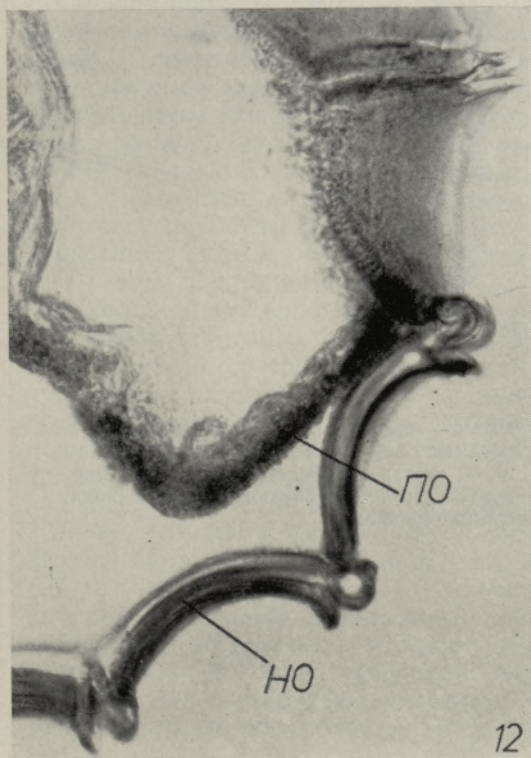
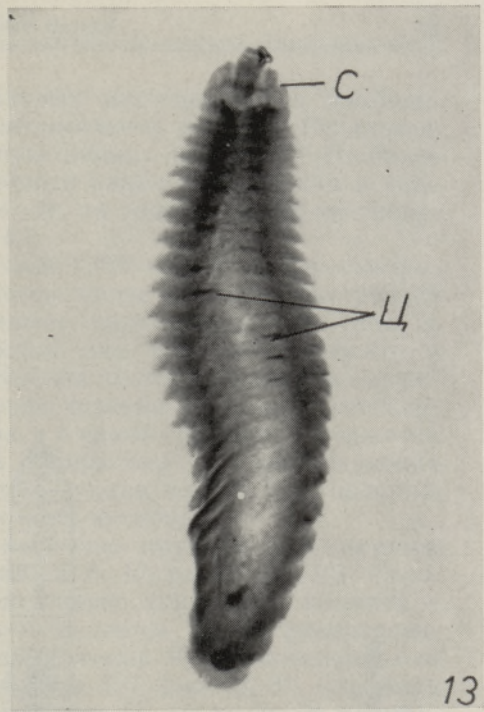
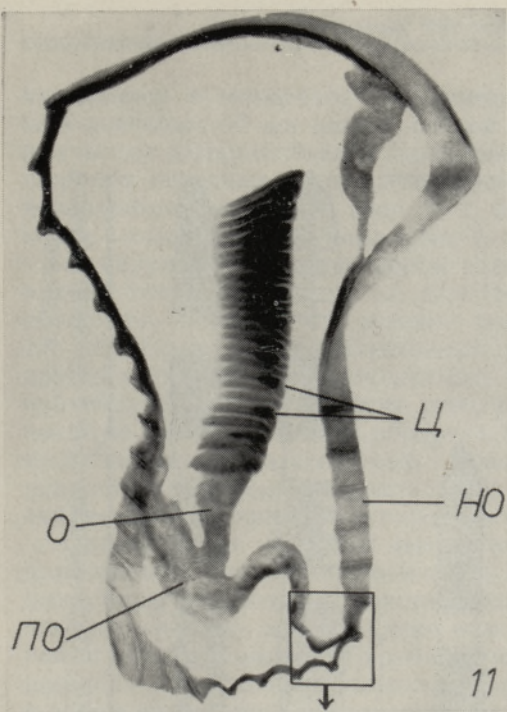


Рис. 3. Продольные срезы инвагинированного цистицеркоида *D. asper* (длина 9 мм): 11 — оболочки цисты с прикрепленной к ним стробилой (внутренняя оболочка на заднем конце цисты отделена от наружной), 12 — оболочка цисты, 13 — передняя часть стробилы со сколексом, 14 — средний участок стробилы, 15 — хоботок с крючьями; Ц — зачаточный циррус, НО — наружная оболочка, О — отросток, ПО — внутренняя, паренхиматозная оболочка, С — сколекс.

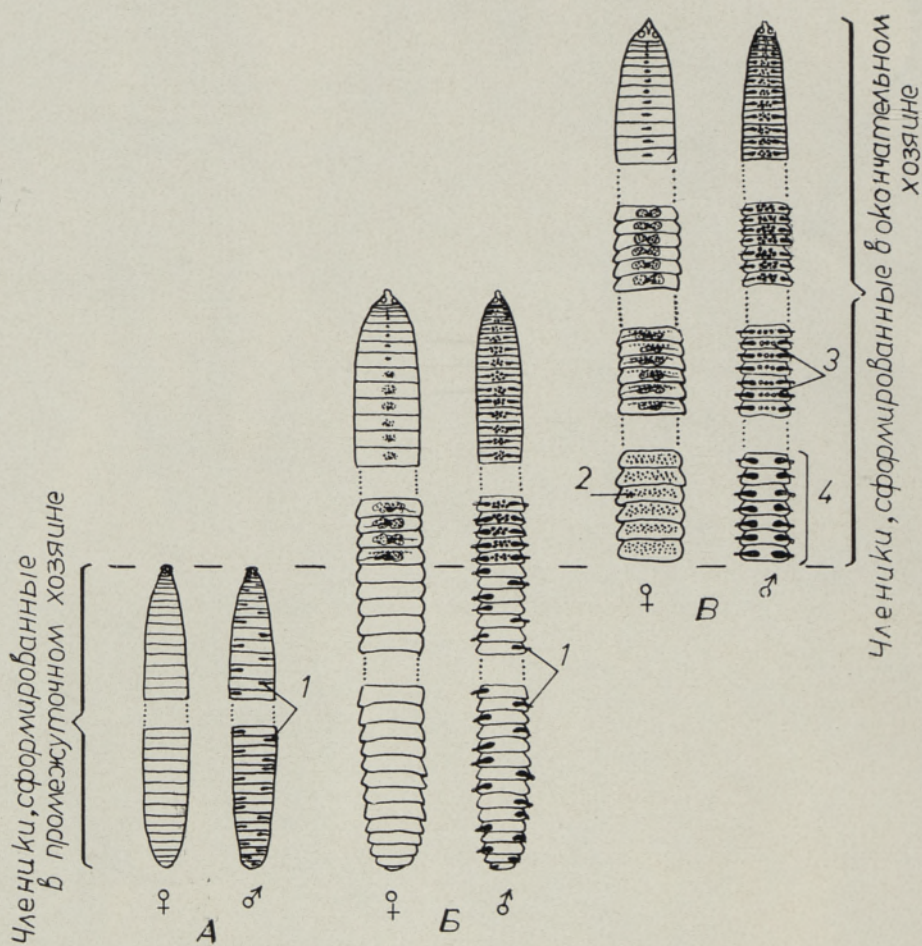


Рис. 4. Схема развития стробилы *D. asper*: А — цистицеркоидная стробила, Б — переходное состояние стробилы (задние членики сформированы в промежуточном хозяине, передние — в окончательном), В — зрелая стробила, отбросившая цистицеркоидные членики; 1 — циррус, 2 — матка, 3 — резорбирующиеся семенники, 4 — семенники резорбированы.

имеющихся в материале инвагинированных цистицеркоидов наибольшей достигает 17 мм длины и 5 мм максимальной ширины. Остальные два имеют длину по 9 мм и максимальную ширину по 3 мм.\*\*\* На более широком переднем конце цисты расположен канал инвагинации в виде дорсовентральной щели (рис. 1, 1, 2, 4, 5), на заднем конце цистицеркоида — экскреторная пора (рис. 1, 4, 6).

В наружной оболочке цисты толщиной 0,028—0,039 мм просматриваются три слоя (рис. 3, 11, 12). Полость цисты выстлана внутренней оболочкой, которую мы условно называем паренхиматозной (рис. 3, 11, 12). Помимо паренхиматозных клеток, она, вероятно, содержит и другие элементы. Паренхиматозная оболочка плотно прилегает к наружной оболочке цисты и, кроме того, в виде чехлика окружает цистицеркоидную стробилу. В этой оболочке, как и в самой стробиле, содержатся многочисленные известковые тельца. Церкомер у цистицеркоида полностью превращен в цисту. Об этом можно судить по наличию эмбриональных крючков в паренхиматозной оболочке.

Цистицеркоид *D. asper* содержит необычно крупную для личинок циклофиллид расчлененную цестоду (рис. 2, 8, 10; рис. 3, 11, 13). Стробила инвагинированного цистицеркоида сильно сокращена и сжата в плотные складки, заполняющие всю полость цисты. Длина расправленной стробилы у наиболее крупного цистицеркоида 30 мм, максимальная ширина — 4 мм, число члеников в стробиле 197 (рис. 2, 8). Стробила в одном из меньших цистицеркоидов достигает 13 мм длины, 2 мм максимальной ширины и состоит из 118 члеников (рис. 2, 10). Цестода расположена в цисте так, что сколекс находится напротив канала инвагинации, а постепенно суживающаяся задняя часть стробилы заполняет конусовидный задний конец цисты. Стробила прикреплена к стенке цисты несегментированным отростком (рис. 3, 11), в котором, по-видимому, располагается экскреторный пузырь. Судя по строению молодых особей *D. asper* из поганок, вместе с цистой от цистицеркоидной стробилы отрывается и упомянутый отросток, после чего латеральные выделительные сосуды червя открываются самостоятельно. Зачатки гонад в цистицеркоидной стробиле отсутствуют, но зачаточный циррус имеется у всех трех экземпляров (рис. 3, 11, 13, 14).

Сколекс цистицеркоида *D. asper* имеет такое же строение и положение, как у взрослого червя (рис. 2, 8, 10). Хоботок у всех трех экземпляров вывернут (рис. 3, 13, 15). Крючья хоботка у цистицеркоидов по форме и размерам сходны с таковыми у особей *D. asper* из окончательного хозяина. У наиболее крупного цистицеркоида они достигают длины от 0,176 до 0,193 мм. Очевидно, рост отдельных крючков происходит не совсем синхронно. У двух меньших цистицеркоидов длина крючков 0,173—0,190 мм. Длина крючков у *D. asper* из окончательного хозяина, по нашим материалам, составляет 0,196—0,256 мм, по данным других авторов — 0,180—0,277 мм (Clerc, 1907, 1930; Korpaczewska, 1972). Точное число крючков у цистицеркоидов определить не удалось, так как они начали отпадать еще при вскрытии цисты и несколько крючков могло пропасть. У одного экземпляра их было обнаружено 20, у второго — 15. Число крючков *D. asper* по материалам из окончательного хозяина чрезвычайно изменчиво. По данным В. Клера (Clerc, 1907, 1930), их число варьирует от 14 до 24, по нашему материалу — от 19 до 28.

\*\*\* Учитывая крупные и варьирующие размеры цистицеркоидов *D. asper*, а также состав беспозвоночных, входящих в пищу поганок, промежуточного хозяина этой цестоды, по-видимому, целесообразно искать в первую очередь среди личинок стрекоз подотряда *Anisoptera*.

Проведенное исследование выявило полное сходство строения стробилы цистицеркоидов с теми загадочными особями и участками стробил *D. asper* из поганок, в которых гонады отсутствуют. Из сказанного выше можно заключить, что формирование стробилы этой цестоды происходит следующим образом. Крупная стерильная стробила цистицеркоида целиком переходит в окончательного хозяина — поганку. Однако гонады в ней не формируются даже, когда червь обитает в кишечнике поганки. Закладка и дифференциация гонад происходит только в тех молодых члениках, которые образуются в окончательном хозяине. По мере формирования этих нормально развивающихся члеников стерильный участок стробилы, происшедший от цистицеркоидной фазы, смещается все дальше от сколекса, пока не отбрасывается на зрелой стадии червя (рис. 4).

Все экземпляры *D. asper*, обнаруженные у молодых птиц, в том числе и у вскрытых в сентябре перед отлетом, имеют гонады только в передней части стробилы или вообще стерильны. Половозрелые цестоды, у которых все членики содержат половые железы, и следовательно, цистицеркоидный участок стробилы отброшен, встречались только у взрослых серощеких поганок. Среди 82 особей *D. asper*, обнаруженных нами, таковых было лишь 20 (24,4%). Выясняется, что заражение поганок цестодой *D. asper* происходит в течение всего периода обитания этих птиц на гнездовье. Кроме того, приведенные данные говорят о том, что *D. asper* достигает зрелости только к следующему гнездовому сезону хозяина.

Четкое различие участков стробилы, развившихся в промежуточном и окончательном хозяевах, позволяет изучить цистицеркоидную стробилу *D. asper* по материалу из поганок.

Мы провели анализ более 120 особей *D. asper*, стробилы которых цистицеркоидные или переходного состояния (см. рис. 4). Кроме наших сборов при этом были использованы еще данные из работы В. Клера (Clerc, 1930). В результате выяснилось, что число члеников в стробиле цистицеркоида у этой цестоды варьирует от 60 до 224. Не исключено, что в птицу могут попадать и неинвазионные цистицеркоиды. Интересно отметить, что самые маленькие цистицеркоидные стробилы у особей с уже развивающимися гонадами состоят из 103 и 111 члеников. Из этого можно заключить, что описанные выше инвагинированные цистицеркоиды со стробилами из 118 и 197 члеников, несомненно, инвазионны. В связи с тем, что размеры инвазионных цистицеркоидов *D. asper* варьируют, размеры стробил в окончательном хозяине, в котором начинается развитие гонад, различны.

Следует отметить, что цистицеркоидные участки стробил самцов и самок *D. asper* по размерам сходны, но четко различаются по наличию или отсутствию копулятивного аппарата. У самцов цистицеркоидный участок, как и вся стробила, всегда имеет циррус, который у самок отсутствует как в цистицеркоидном участке стробилы, так и в члениках, развившихся в окончательном хозяине. Наличие копулятивного аппарата у инвагинированных цистицеркоидов и постоянство этого признака у *D. asper* в окончательном хозяине говорит о том, что пол этой цестоды определен уже на стадии цистицеркоида. Следовательно, теория интерсекса в отношении *Dioecocestus* не применима.

В формировании копулятивного аппарата у *D. asper* проявляется следующая закономерность. В стерильной цистицеркоидной стробиле циррус одинарный, неправильно чередующийся, а в члениках, развившихся в окончательном хозяине и содержащих семенники, парный. Небольшие отклонения от этого правила наблюдаются иногда лишь



в первых члениках половозрелой фазы, которые содержат семенники, но могут иметь еще не парный, а одиночный копулятивный аппарат. В. Клер (Clerc, 1930) также отмечает, что карликовые самцы, лишенные семенников, имеют чередующиеся зачаточные сумки цирруса. В сообщении В. Клера (Clerc, 1930; с. 149) относительно чередования сумок цирруса в передней части стробилы у самцов с неполностью развитыми семенниками, по-видимому, попала ошибка, и вместо слова «передней» должно быть слово «задней».

Наличие цирруса в члениках цистицеркоидной стробилы, где семенники отсутствуют, кажется менее парадоксальным, если иметь в виду, что у многих цестод закладка копулятивного аппарата немного опережает появление зачатков гонад. Судя по морфогенезу *D. asper* для дифференциации гонад необходима более специфическая среда, чем для образования члеников и закладки копулятивного аппарата. Крупный циррус гермафродитных предков сохранился и у самок раздельнополых цестод *Gyrocœlia*, *Infula* и *Shipleya*, хотя семенники у них также отсутствуют. В связи с этим Л. Спасская и сотрудники (1975) высказали мнение, что у перечисленных цестод циррус используется, кроме копуляции, еще для фиксации червя в результате расширения функции этого органа у самцов и смены функции — у самок. По нашему мнению, данное явление можно объяснить иначе. Известно, что темпы отбора и элиминации разных признаков в эволюции неравномерны. Поэтому допустимо, что циррус, который по сравнению с гонадами является аксессуарным образованием, может сохраниться у самок филогенетически молодых раздельнополых цестод еще и после утраты функционального значения. По полному исчезновению цирруса у самок *Dioecocestus* можно предположить, что разделение полов у этих цестод, паразитирующих у древних птиц поганок, произошло раньше, чем у *Gyrocœlia*, *Infula* и *Shipleya* — паразитов более прогрессивной эволюционной ветви птиц — ржанкообразных.

Следует сказать, что свойственный для *D. asper* тип развития, при котором в промежуточном хозяине формируется крупная расчлененная, но стерильная цестода, до сих пор не был известен. Поэтому и не удалось на протяжении столь длительного времени найти удовлетворительного объяснения необычным стробилам *D. asper*.

Аналогичное явление — начало стробилиации в промежуточном хозяине — известно и у некоторых других циклофиллид. По наличию стробилы цистицеркоиды этих цестод сходны с цистицеркоидом *D. asper*. Подобные личинки, названные Р. С. Фриманом (Freeman, 1973) стробило-цистицеркоидами, описаны у представителей родов *Tatria*, *Schistotaenia* и *Lateriporus*, а также у видов *Dilepis undula* (Schrank, 1788) и *Microsomacanthus parvula* (Kowalevski, 1904). К сожалению, развитие половой системы в цистицеркоидной стробиле этих цестод пока не изучено.

Мы полагаем, что в формировании стробилы *D. asper* проявляется общая закономерность, свойственная всем членистым цестодам. Она заключается в том, что закладка и дифференциация гонад у цестод могут происходить только на ранних стадиях развития члеников. В тех случаях, когда расчленение цестоды начинается не в окончательном, как обычно, а в промежуточном хозяине, в котором условия для морфогенеза гонад отсутствуют, в окончательном хозяине в этих уже немолодых члениках дальнейшее развитие половой системы не происходит. Из сказанного вытекает следующее. Во-первых, морфогенез половой системы цестод, у которых в промежуточном хозяине развивается стробило-цистицеркоид, может протекать так же, как у *D. asper*. Во-вторых, цестоды

с необычными стробилами, содержащими в заднем конце стерильные или недоразвитые членики, могут в своем жизненном цикле также иметь личиночную фазу типа стробило-цистицеркоида. Например, по строению стробил уже упомянутого *Shipleya dioica* — представителя семейства *Acoleidae* — можно заключить, что стерильные членики этой цестоды такого же происхождения, как у *D. asper*. Следовательно, описанные А. Спасским и Н. Губановым (1959) как бесполое особи этого вида в действительности представляют собой развившиеся в промежуточном хозяине цистицеркоидные стробилы. Подобные аномальные стробилы встречаются и в других отрядах и семействах цестод. Так, они описаны Э. Дайнером (Deiner, 1912) и Х. В. Станкардом (Stunkard, 1926) у *Anoplocephala gigantea* (Peters, 1856) и *A. latissima* Deiner, 1912 (*Anoplocephalidae*), К. Е. Снедом (Sneed, 1961) у *Megathylacoides procerum* (Sneed, 1950) и *M. thompsoni* (Sneed, 1950). (*Proteocephalidae*), М. Белопольской (1970) у *Wardium amphitricha* (Rud., 1819) (*Hymenolepididae*). Не исключено, что отсутствие или неполное развитие гонад в задних члениках названных цестод связано также с началом их стробилизации еще в промежуточном хозяине. Для проверки нашего предположения было бы интересно изучить морфогенез половой системы как у видов с такими же аномальными стробилами, так и у видов, имеющих личинку типа стробило-цистицеркоида.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Белопольская М. М., 1970. Формирование стробилы *Wardium amphitricha* (Rud., 1819) comb. n. и становление раздельнополости. Паразитология 4 (3) : 201—209.
- Спасский А. А., Губанов Н. М., 1959. Необыкновенная форма раздельнополох цестод. Тр. Ин-та морфологии животных 27 : 91—100.
- Спасская Л. П., Спасский А. А., Боргаренко Л. Ф., 1975. Семейство *Acoleidae* Fuhrmann, 1899, и материалы к цестодофауне куликов. В сб.: Паразиты животных и растений. 11. Кишинев : 27—53.
- Clerc, W., 1907. Notes sur les cestodes d'oiseaux de l'Oural. III. Quelques observations sur *Dioecocestus aspera* Fuhrmann et sur les organes génitaux de *Schistotaenia macrorhyncha* Rud. Zbl. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankh., Abt. I, Bd. 43 : 703—708.
- Clerc, W., 1930. Quelques données sur l'origine de l'unisexualité dans le genre *Dioecocestus* (Fuhrm.) Rev. suisse zool. 37 (5) : 147—171.
- Coil, W. H., 1972. Studies on the dioecious tapeworm *Gyrocœlia pagollae* with emphasis on bionomics, oogenesis, and embryogenesis. Z. Parasitenkunde 39 (3) : 183—194.
- Deiner, E., 1912. Anatomie der *Anoplocephala latissima* n. nov. Arbeiten Zool. Inst. Universität (Wien) 9 (3) : 343—372.
- Freeman, R. S., 1973. Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics. In: Advances in Parasitology (Ed. Ben Dawes) 11 : 481—557.
- Fuhrmann, O., 1900. Zur Kenntnis der *Acoleinae*. Zbl. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankh., Abt. I, Bd. 28 : 363—376.
- Korpacewska, W., 1972. A redescription of a dioecious cestode species *Dioecocestus asper* (Mehlis, 1831) (*Cestoda, Dioecocestidae*). Acta parasitol. polon. 20 (21) : 215—228.
- Sneed, K. E., 1961. A description of anomalous and atypically developed tapeworms (*Proteocephalidae* : *Corallobothrium*) from eel (*Ictalurus*). J. Parasitol. 47 (5) : 809—812.
- Stunkard, H. W., 1926. The tapeworms of the rhinoceroses, a study based on material from the Belgian Congo. Amer. Museum Novitates (New York) 210 : 1—17.
- Talviste, I., 1950. Hallpöskpüti *Podiceps griseigena* (Bodd.) ökoloogiasit Porkuni järvel.

Vilma JÖGIS

**EBATAVALISEST TSESTOODI ARENGUTUÜBIST LAHKSUGULISE LIIGI  
DIOECOCESTUS ASPER (CYCLOPHYLLIDEA: ACOLEIDAE) PÕHJAL**

Resümee

Esitatakse *Dioecocestus asper*'i tsüstitserkoidi esmaskirjeldus ja käsitletakse selle liigi morfogeneesi iseärasusi. Tehakse järeldus, et niisugune seni tundmatu arengutüüp esineb ka mõnel teisel tsestoodiliigil.

NSVL Teaduste Akadeemia  
Zooloogia Instituut

Toimetusse saabunud  
9. II 1977

Vilma JÖGIS

**AN UNUSUAL TYPE OF CESTODE DEVELOPMENT IN THE DIOECIOUS  
SPECIES *DIOECOCESTUS ASPER* (CYCLOPHYLLIDEA: ACOLEIDAE)**

Summary

The cysticercoïd of *Dioecocestus asper* is characterized by a tailless cyst containing an unusually large segmented but completely sterile worm. Due to the shape and pattern of the tegument surface, the invaginated cysticercoïd is somewhat similar to the pupae of *Diptera* and *Lepidoptera* and to some *Linguatulidae*. Dimensions of the cysticercoïd's cyst are large and rather different, compared with those of other cestodes (here we mean the proper cyst of the cysticercoïd, that of tapeworm origin). Of the three cysts collected, the largest one reaches a length of 17 mm and a maximum breadth of 5 mm. The other cysts measure 9 mm each in length and 3 mm in maximum breadth. The contracted and folded strobile in the greater cyst has a length of 30 mm, that in one of the lesser cysts — 13 mm. The number of segments in the strobiles is 197 and 118, respectively.

The primary strobile of *D. asper* developed in the intermediate host remains sterile even when the worm inhabits the final host. The formation of the gonads occurs only in the young segments that have arisen in the bird intestine. As a result of the development of these normal proglottids, the sterile segments of the cysticercoïd phase are displaced posteriorly until they are thrown away. The sterile strobiles of the cysticercoïd phase infecting the final host are of different sizes. That is the reason why the specimens of *D. asper* in which gonad formation begins also vary in size.

The sex of the cysticercoïds of *D. asper* has already been determined. Although there are no gonads in their strobile, the male and female individuals are quite different by the presence or absence of developing cirrus. Thus, the theory of intersex (Clerc, 1930) is not applicable to this worm.

Such an unusual type of cestode development with the formation of a large segmented but sterile worm in the intermediate host has been so far unknown. In the author's opinion, the type of development of *D. asper* clearly reveals the regularity probably common to the morphogenesis of all segmented tapeworms. It is as follows: gonad formation can occur only in an early developmental stage of the segment. Therefore, the aberrant segments that have not developed in the final host, but have arisen in such an intermediate host in which there are no favourable conditions for the formation of primary anlagen and/or for the differentiation of the gonads, later undergo no further sexual development in spite of their habitation in the final host. Such being the case, the type of development characteristic of *D. asper* may also occur in the following cestodes: 1) in the species reported to undergo some segmentation in the intermediate host (*Tatria*, *Schistotaenia*, *Lateriporus*, and others); 2) in those having sterile or underdeveloped posterior segments. For example, the atypical strobiles of *Shipleya dioica* show that this worm has the same development pattern.

Academy of Sciences of the USSR,  
Zoological Institute

Received  
Feb. 9, 1977