

<https://doi.org/10.3176/biol.1978.2.06>

УДК 576.895.1

Вильма ЙЫГИС

НЕКОТОРЫЕ МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *DIOECOCESTUS ASPER* (CESTODA : ACOLEIDAE) И ВОЗНИКНОВЕНИЕ РАЗДЕЛЬНОПОЛОСТИ У ЦЕСТОД

Материал для изучения раздельнополых цестоды *Dioecocestus asper* (Mehlis, 1831) получен в 1970—1972 и 1974 гг. в результате паразитологического обследования 4-х видов поганок *Podiceps* spp. в Эстонской ССР (озера Маарду, Поркуни, Виртсъярв), Ленинградской (оз. Большое Раковое) и Челябинской (оз. Тирикуль) областях (таблица). В предыдущей работе (Йыгис, 1978) рассматривалось формирование стробилы *D. asper*, которое начинается с образования стерильной стробилы еще в промежуточном хозяине. В настоящей статье приводятся морфологические и биологические сведения по этому виду и ставится вопрос о необходимости ревизии рода *Dioecocestus* Fuhrmann, 1900, также анализируются факторы, которые могли способствовать возникновению раздельнополости у цестод.

В результате изучения 82 особей *D. asper* выяснилось, что крючья у этой цестоды в окончательном хозяине обычно долго не сохраняются. Несмотря на то что в большинстве случаев сколексы обследованы нами у живых цестод сразу после извлечения из птицы, полный набор

Зараженность поганок цестодой *D. asper*

| Озеро | Год | Вид поганок | | | | | | | |
|----------------------|------|----------------------|---------------|---------------------|---------------|-------------------|---------------|-----------------------|---------------|
| | | <i>P. griseigena</i> | | <i>P. cristatus</i> | | <i>P. auritus</i> | | <i>P. nigricollis</i> | |
| | | Обсле- довано | Зара- жено | Обсле- довано | Зара- жено | Обсле- довано | Зара- жено | Обсле- довано | Зара- жено |
| Поркуни | 1971 | 3 | 3 | — | — | — | — | — | — |
| Маарду | 1970 | 7 | 6 | — | — | — | — | — | — |
| | 1971 | 7 | 6 | — | — | — | — | — | — |
| Виртсъярв | 1970 | — | — | 3 | — | — | — | — | — |
| | 1971 | — | — | 15 | — | — | — | — | — |
| Тирикуль | 1972 | 16 | 15 | 29 | 9 | 16 | — | 8 | 1 |
| | 1974 | 1 | — | 16 | — | 5 | — | 2 | — |
| Большое Раковое | 1974 | 4 | 1 | 8 | — | 7 | — | — | — |
| Всего обследовано | | 38 | 31 | 71 | 9 | 28 | — | 10 | 1 |
| % заражения | | 81,6 | | 12,7 | | 0 | | 10,0 | |

крючьев (19, 22, 26 и 28) обнаружен только у 4-х молодых червей (рис. 1). По-видимому, фиксацию червя они осуществляют лишь на ранних стадиях, а позднее опадают. Очевидно, крупные мускулистые стробилы *Dioecocestus*, аналогично ремнецам *Ligulidae*, могут противостоять перистальтике кишечника хозяина и без прикрепительного аппарата. Из сказанного вытекает, что отсутствие крючьев у этих цестод не может служить признаком для обоснования новых таксонов. Поэтому валидность некоторых видов родов *Dioecocestus* и *Neodioecocestus* Siddiqui, 1960 сомнительна. Вид *D. fuhrmanni* Linton, 1925, который описан у серошекой поганки *Podiceps griseigena* (Bodd.) в Северной Америке и отличается от *D. asper* только отсутствием крючьев, вероятно, идентичен последнему. Неубедительно также описание цестод из малой поганки *P. ruficollis* (Pall.) в Индии в качестве самостоятельного вида *D. fevita* Meggitt, 1933. Под *Neodioecocestus* Siddiqui, 1960 с типовым видом *N. cablei* Siddiqui, 1960 также описан по цестодам из поганок в Индии. Основной диагностический признак этого рода — отсутствие хоботка и крючьев. В связи с этим следует отметить, что у *D. asper* хоботок часто втянут, и если к тому же у цестоды крючья уже выпали, хоботок трудно рассмотреть. Очень возможно, что все раздельнополые цестоды, описанные у голарктических поганок, при ревизии окажутся видом *D. asper*. Что касается неотропического вида *D. acotylus* Fuhrmann, 1904, то он, вероятно, также вооружен крючьями на ранних стадиях развития.

Ранее отмечено (Иыгис, 1978), что число крючьев у *D. asper* варьирует от 14 до 28, в то время как у большинства других цестод этот признак константный и служит для диагностики. Те четыре особи *D. asper* в нашем материале, у которых сохранился полный набор крючьев, обнаружены у разных видов поганок — у красношейной *P. auritus* (L.) (19 крючьев), серошекой (22 и 28) и большой *P. cristatus* (L.) (26). Разумеется, что вариация этого признака не зависит от вида окончательного хозяина, поскольку крючья формируются еще в фазе цистицеркоида в промежуточном хозяине.

Заслуживает внимания экскреторная система *D. asper*, которая сложнее, чем у большинства циклофиллид. Кроме обычных для представителей этого отряда двух пар латеральных и поперечных вентральных сосудов, у *D. asper* в кортикальной и медуллярной паренхиме находится сеть тонких беспорядочно анастомозирующих каналов (рис. 1). Хотя выделительная система у цестод изучена слабо, можно предположить, что вторичное усложнение экскреторной системы у *D. asper* обусловлено значительной толщиной стробилы (2—3 мм в сокращенном состоянии). Увеличение экскреторной системы дополнительной сетью сосудов у циклофиллид известно для некоторых представителей подотряда *Anoplocephalata*, для которых характерны также толстые стробилы. Из цестод отряда *Pseudophyllidea* развитую выделительную систему с кортикальной и медуллярной сетью сосудов имеют ремнецы, отличающиеся от остальных представителей отряда наибольшей массивностью стробил. Примечательно, что аналогичные результаты получены и при изучении нервной системы цестод. Для крупных форм отряда *Pseudophyllidea* характерно увеличенное число продольных нервных стволов (Котикова, 1976). По-видимому, утолщение стробилы цестод может вызвать у них конвергентное усложнение некоторых систем органов. Подобные изменения отмечены ранее у *Monogenoidea*: увеличению их размеров сопутствует усложнение пищеварительной и выделительной систем (Быховский, 1957).

Интерес представляет и канал в центре стробилы *D. asper*, функция

которого еще не известна (рис. 2). Впервые он был обнаружен В. Корпачевской (Koraczewska, 1972) у самцов *D. asper*. По ее мнению, в этом канале скапливаются сперматозоиды.* В. Корпачевская предполагает, что медианный канал у самок *D. asper* позволяет оплодотворить всю стробилу одним актом копуляции, и проводит параллель с видами родов *Tatria* и *Schistotaenia*, у которых семеприемники соседних членников соединяются и образуют общий медианный проток. Действительно, в нашем материале по *D. asper* медианный канал просматривается как у самцов, так и у самок. Однако, у самок он менее развит, чем у самцов, и спермы в нем не обнаружено, тогда как у самцов в канале находятся скопления спермы. Канал начинается у дна влагалища хоботка и просматривается только в передней части стробилы, в участке, где у самцов располагаются функционирующие семенники. Итак, медианный проток у *Tatria* и средний канал у *D. asper* возникают по-разному. У *Tatria* семеприемники в молодых членниках отделены друг от друга; их соединение происходит в половозрелых членниках (Yamatuti, 1940). У *D. asper* медианный канал развит уже в молодых членниках (сразу после сколекса). Для выяснения строения и функционального значения этого образования необходимо специальное изучение. Предположительно через медианный канал удаляются излишки спермы, подобно тому, как у некоторых турбеллярий и моногенетических сосальщиков это происходит через *ductus genitalo-intestinalis*.

В отличие от большинства других цестод среди *D. asper* редко встречаются экземпляры, содержащие зрелые яйца. Вследствие этого крайне трудно ставить эксперименты по выявлению промежуточного хозяина. Редкая встречаемость яиц в стробиле *D. asper* обусловлена, по-видимому, двухгодичным циклом развития цестоды и отторжением зрелых членников по мере созревания яиц.

Яйца *D. asper* — сферические, без отростков (рис. 3). После извлечения из матки в воде диаметр зрелого яйца достигает 0,188—0,216, диаметр внутренней оболочки — 0,112—0,120, онкосферы — 0,030—0,048 мм. По описанию О. Фурманна (Fuhrmann, 1900; цит. по Fuhrmann, 1926), размеры яиц значительно меньше — всего 0,09 мм в диаметре. Возможно, эта цифра получена измерением яиц в самой матке, где трудно увидеть наружную оболочку яйца. При измерении инвазионных яиц *D. asper* в матке нам удалось рассмотреть только их внутреннюю оболочку диаметром 0,056—0,084 мм. В воде оболочки яйца расправляются и разбухают; яйца прилипают друг к другу и к растениям.

По сравнению с другими раздельнополыми цестодами для *D. asper* характерно наиболее полное разделение полов. Однако при этом у него сохранились и признаки прежней гермафродитной организации, которые представлены зачатками женской половой системы у самцов (рис. 2). Обращает на себя внимание, что зачаточные женские гонады у самцов *D. asper* встречаются как одинарными, так и удвоенными комплексами в одной и той же стробиле, тогда как у самок данного вида половой комплекс всегда одинарный. Судя по нашему материалу, у самцов женские гонады остаются в зачаточном состоянии по всей длине стробилы. Это наблюдается и у тех половозрелых самцов, семенники которых в задней части стробилы уже частично резорбированы.

Для *D. asper*, как и для других раздельнополых цестод (*D. acotylus*, представители родов *Gyrocœlia*, *Infula*, *Shipleya* и *Diploposthe*), известна следующая весьма интересная биологическая особенность: их поло-

* По данным О. Фурманна (Fuhrmann, 1900) и В. Клера (Clerc, 1930), у *D. asper* при копуляции в самку вводятся не сперматозоиды, а сперматиды, которые созревают в семеприемнике самки.

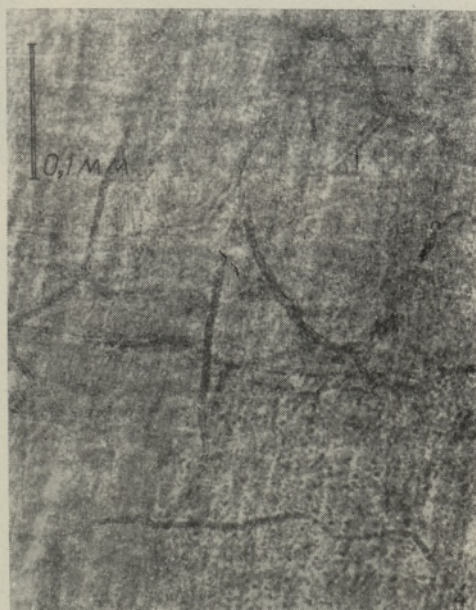
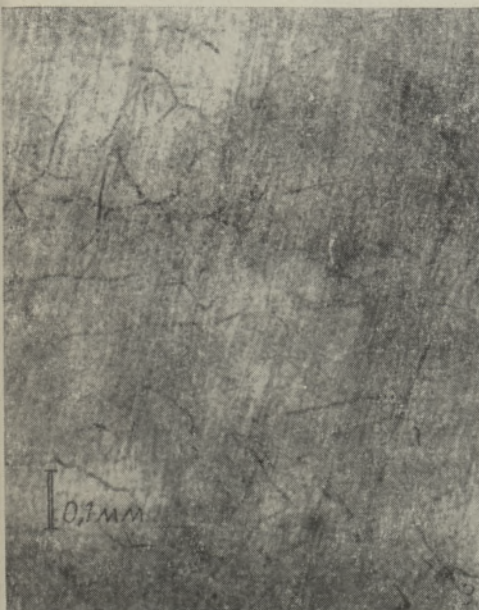
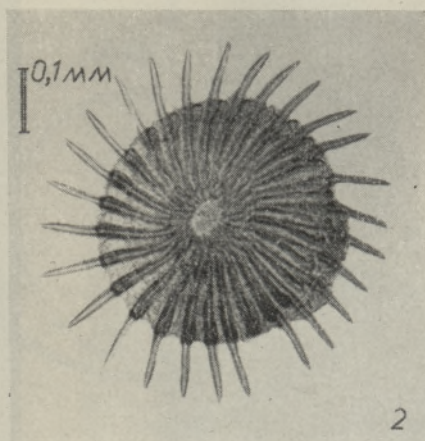
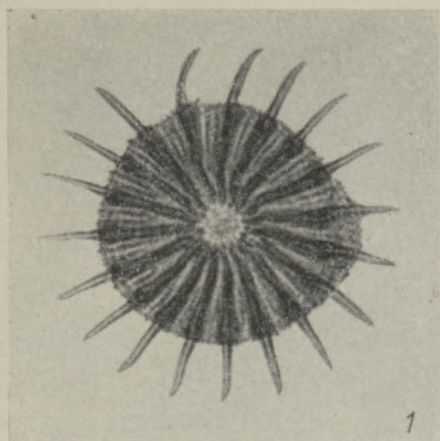


Рис. 1. Хоботок *D. asper* с 19 и 28 крючьями из *P. auritus* (1) и *P. griseigena* (2); кортикальная сеть экскреторных сосудов (тотальный препарат) (3, 4).

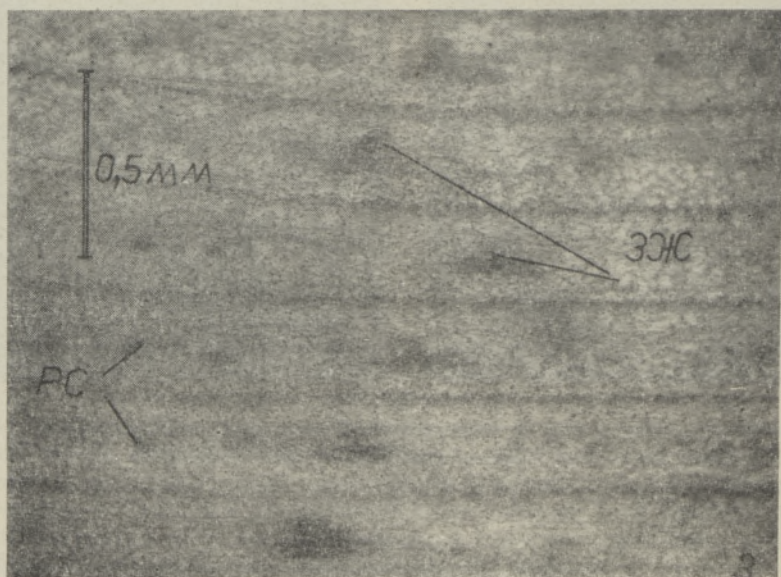
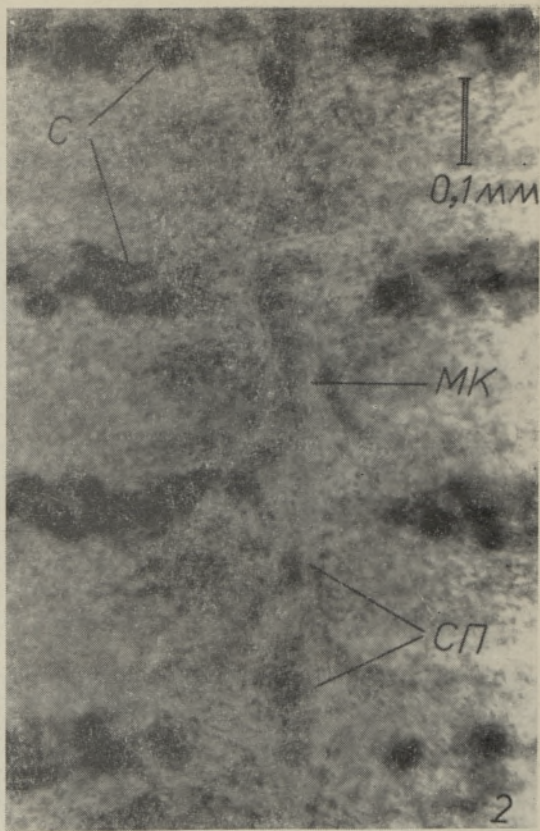
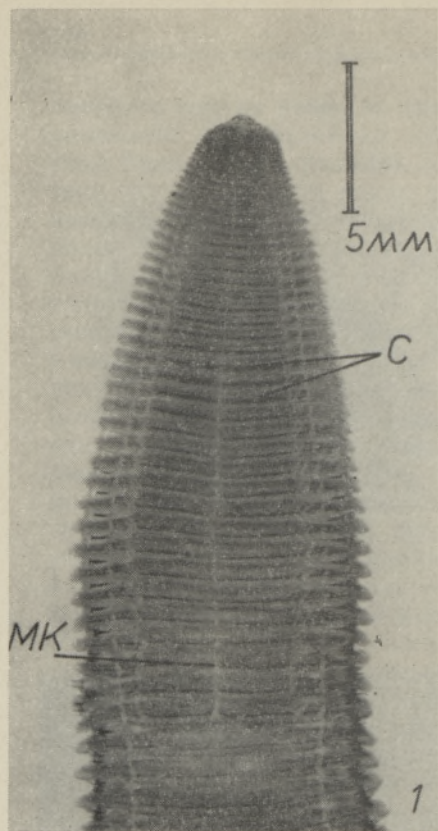


Рис. 2. Самец *D. asper*. Продольные срезы переднего (1, 2) и заднего (3) участков стробилы. ЗЖ — зачатки женских гонад, МК — медианный канал, РС — резорбирующиеся семенники, С — семенники, СП — сперма.

возрелые особи встречаются в птице всегда в двух экземплярах — один самец и одна самка. По этому поводу В. Догель (1947, стр. 129) писал: «Такое удивительное совпадение предположительно можно объяснить тем, что в финне *Dioecocystus* развиваются две головки, одна из которых дает мужскую, другая — женскую цепочки». Однако выяснилось, что из цистицеркоида *D. asper* развивается одна цестода (Иыгис, 1978). Обследование поганок показало, что молодые особи этого паразита встречаются в птице не одной парой, а в большем числе: в наших сборах до 5, а у В. Клера (1930) до 24 экземпляров. Очевидно, в птице происходит строгая регуляция численности этих цестод, и независимо от первоначальной интенсивности заражения половозрелости достигают только один самец и одна самка. У видов *Diploposthe* такая регуляция численности в окончательном хозяине выявлена экспериментальным путем (Жагеска, 1960). Интересно также отметить, что по два экземпляра в птице встречается не только раздельнополый вид *Diploposthe sui-generis* Kowalewski, 1903, но и гермафродитный *D. laevis* (Bloch, 1782).

Специфичность у раздельнополых цестод уже, чем у большинства гермафродитных форм. Их хозяевами служат птицы одного или двух родов. Что же касается *D. asper*, то его специфичность оказалась более узкой, чем можно было предположить по литературным сведениям, где в качестве хозяев этого паразита перечисляются все 5 палеарктических видов поганок. Результаты проведенного нами исследования четко свидетельствуют об этом. На озерах Маарду, Поркуни, Большое Раковое и Тирикуль обследовалось 38 серощеких поганок, из которых зараженными цестодой *D. asper* оказалась 31 птица (81,6%) (см. таблицу). Из 71 экземпляра больших поганок заражены были только 9 птиц (12,7%), из обследованных 29 в 1972 г. на оз. Тирикуль, где тогда гнездились и серощекие поганки. Позднее, в 1974 г., когда из-за интенсивного рыболовства серощекие поганки на оз. Тирикуль практически исчезли, большие поганки оказались свободными от *D. asper*, несмотря на то, что обследованы были именно наиболее восприимчивые к паразитам молодые птицы. На оз. Выртъярв, где серощекие поганки не гнездятся, большие поганки (18 экз.) также не были заражены цестодой *D. asper*. Из 10 черношейных поганок *P. nigricollis* (C. L. Vrehm), вскрытых на оз. Тирикуль, *D. asper* найден только у одного пухового птенца. Обследованные на озерах Тирикуль и Большое Раковое 28 красношейных поганок не были заражены цестодой *D. asper*, несмотря на то что на этих водоемах в те годы гнездились и серощекие поганки. Таким образом, выясняется, что *D. asper* — узкоспецифичный паразит, приспособленный только к одному виду хозяина — к серощекой поганке. У других видов

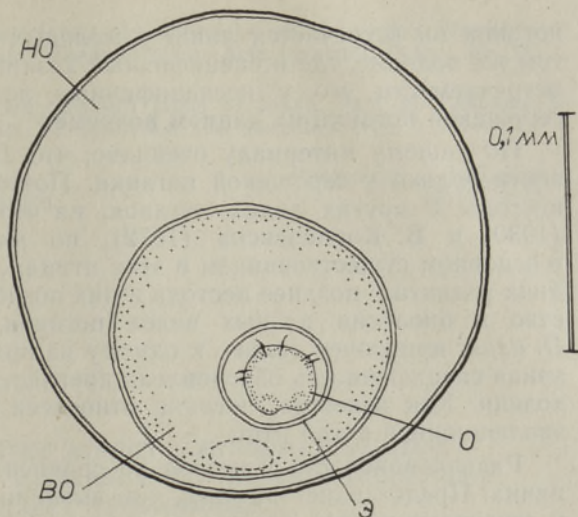


Рис. 3. Зрелое яйцо *D. asper*. ВО — внутренняя оболочка, НО — наружная оболочка, O — онкосфера, Э — эмбриофор.

поганок он встречается лишь у молодых птиц, когда они обитают на том же водоеме, где и специфичный хозяин паразита. При этом частота встречаемости его у неспецифичных хозяев зависит от численности серощекой поганки на данном водоеме.

По нашему материалу очевидно, что *D. asper* достигает половозрелости только у серощекой поганки. Поэтому небольшие размеры этой цестоды в других видах поганок, на что обратили внимание В. Клер (1930) и В. Корпачевска (1972), по нашему мнению, обусловлены в основном существованием в этих птицах *D. asper* лишь на ранних стадиях развития; позднее цестода в них погибает. Учитывая большое сходство в биологии разных видов поганок, трудно объяснить, почему *D. asper* приурочен только к одному из них. Весьма вероятно, что столь узкая специфичность обусловлена древностью данной системы паразит—хозяин. Как известно, поганки относятся к древней и консервативной эволюционной ветви птиц.

Раздельнополость у цестод по сравнению с гермафродитизмом вторична. Представляет интерес, чем вызвано появление раздельнополости у ленточных червей, эволюция которых шла главным образом в направлении увеличения плодовитости. Ведь раздельнополость по сравнению с гермафродитизмом вдвое сокращает число особей, приносящих яйца. По нашему мнению, этому необычному для цестод эволюционному процессу могли способствовать такие факторы, как узкая специфичность и незначительная численность вида, характерные как для *D. asper*, так и для других раздельнополых цестод. Обуславливая изоляцию популяций, отмеченные факторы повышают вероятность инбридинга, что может привести к обеднению генофонда. При таких условиях для сохранения генетической разнородности популяций раздельнополость имеет преимущество перед гермафродитизмом, так как исключает возможность самого тесного инбридинга — самооплодотворения. Предпосылкой возникновения раздельнополости у цестод могло быть свойственное этим червям разделение гермафродитной стробилы на функционально однополые участки, что связано с различной скоростью созревания мужских и женских гонад.

Автор выражает искреннюю благодарность руководству и сотрудникам Зоологического института АН СССР за оказанную ей помощь при выполнении настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Быховский Б. Е., 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Л. Догель В. А., 1947. Курс общей паразитологии. Л.
- Йыгис В. А., 1978. Необычный тип развития цестод на примере раздельнополого вида *Dioecocestus asper* (Mehlis) (Cyclophyllidea : Acoleidae). Изв. АН ЭССР. Биол. 27 (1) : 31—37.
- Котикова Е. А., 1976. Сравнительно-анатомическое исследование нервного аппарата цестод отряда *Pseudophyllidea*. В сб.: Проблемы зоологии. Л. : 50—52.
- Clerc, W., 1930. Quelques données sur l'origine de l'unisexualité dans le genre *Dioecocestus* (Fuhrm.). Rev. suisse zool. 37 (5) : 147—171.
- Fuhrmann, O., 1900. Zur Kenntnis der *Acoleinae*. Zbl. Bakteriол., Parasitenkunde, Infektionskrankh., Abt. I, Bd. 28 (12/13) : 363—376.
- Fuhrmann, O., 1926. Cestodes. Catalogue des invertébrés de la Suisse, fasc. 17. Musée Hist. Nat. Genève : 1—150.
- Jarecka, L., 1960. Separation of sexes and quantitative regulation in cestodes of the genus *Diploposthe* Jacobi, 1896 (*Cestoda* — *Diplopostidae*). Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol. 8 (4) : 155—157.

- Korpiaczewska, W., 1972. A redescription of a dioecious cestode species *Dioecocestus asper* (Mehlis, 1831) (Cestoda, Dioecocestidae). Acta parasitol. Polon. 20 (21) : 215—228.
- Yamaguti, S., 1940. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 30. Cestodes of birds, II. Japan. J. Medic. Sci. VI. Bacteriol. and parasitol. 1 (4) : 175—211.

Таллинское отделение Балтийского
научно-исследовательского института
рыбного хозяйства

Поступила в редакцию
19/IX 1977

Vilma JÖGIS

**MÖNEDEST DIOECOCESTUS ASPER'i (CESTODA: ACOLEIDAE)
MORFOBIOLOOGILISTEST ISEÄRASUSTEST JA LAHKSUGULISUSE
TEKKIMISEST TSESTOODIDEL**

Resümee

Artiklis on avaldatud lahksugulise paelussi *Dioecocestus asper*'i (Mehlis, 1831) uurimise tulemusi 1970.—1972. ja 1974. a. kogutud materjali põhjal. On esitatud uusi andmeid *D. asper*'i nookude, erituselundkonna, seni teadmata funktsiooniga mediaankanali, munade ja mittearenevate emassuguelundite algete kohta isastel. On tõenäoline, et holarktilised liigid *Dioecocestus fuhrmanni* Linton, 1925, *D. fevita* Meggitt, 1933 ja *Neodioecocestus cablei* Siddiqui, 1960 on *D. asper*'i sünonüümid.

Suguküpsena esineb *D. asper* linnus alati paariti: üks isas- ja üks emasloom. Käesolevas uurimuses on esitatud järeldus, et nimetatud nähe on tingitud parasiidi arvukuse rangest regulatsioonist lõpp-peremehes. Seega on ümber lükatud seda bioloogilist iseärasust seletanud varasemad oletused (Clerc, 1930; Догель, 1947).

Töös on tähelestatud ka *D. asper*'i kitsast spetsiifilisust: ta areneb suguküpseks ainult ühes linnuliigis — hallpõsk-pütis. On oletatud, et just kitsas spetsiifilisus ja väike arvukus soodustasid lahksuguliste tsestoodide tekkimist hermafrodiitsetest eellastest.

Läänemere Kalamajanduse Teadusliku
Uurimise Instituudi Tallinna osakond

Toimetuse saabunud
19. IX 1977

Vilma JÖGIS

**ON SOME MORPHOBIOLOGICAL PECULIARITIES OF DIOECOCESTUS
ASPER (CESTODA: ACOLEIDAE) AND ON THE ORIGIN OF DIOECY
IN CESTODES**

Summary

The paper presents information on the results of research into the dioecious tapeworm *Dioecocestus asper* (Mehlis, 1831). The materials were collected in the period of 1970—1972 and in 1974. The short-lived preservation of the hooks of this species is pointed out. For this reason the validity of those species of *Dioecocestus* which differ from *D. asper* chiefly by a lack of hooks, needs revision. In the opinion of the author the Holarctic species *D. fuhrmanni* Linton, 1925, *D. fevita* Meggitt, 1933 and *Neodioecocestus cablei* Siddiqui, 1960, may turn out to be synonyms of *D. asper*.

Studies showed that the excretory system of *D. asper*, in addition to ordinary canals, is made up of a thin network of anastomosing canals in the cortical and medullar parenchyma. The fact that the excretory system has become more complex may presumably be due to the relatively great thickness of the strobila.

There is the median canal in *D. asper* which takes its origin at the base of the rostellar sheath and is visible only in the front part of the strobila where the testes function in males. This canal carries sperm only in male individuals. In females the median canal is less visible and it does not contain any sperm. It is possible that the above formation performs the function of removing excessive sperm.

The strobila of *D. asper* very seldom contains any mature eggs. This may probably depend on the two-year developmental cycle of the parasite as well as on the apolysis of gravid segments.

The features of the hermaphroditic structure of ancestors have been preserved only in the males of *D. asper* in the form of non-developinganlagen of female gonads.

The adult worms of *D. asper* occur in a pair, one male and one female in each bird infected. This phenomenon was earlier explained by the theory of intersex (Clerc, 1930). According to another supposition, the male and female of this species develop in the same cyst already in the larval phase (Догель, 1947). However, it has become evident that the cysticercoid of *D. asper* produces only one individual whose sex is already determined (Jögis, 1978). The author has come to the conclusion that the occurrence of mature *D. asper* as a pair of opposite sexes is due to the strong regulation of the numbers of this parasite in the final host.

Dioecious tapeworms are characterized by a narrower host specificity than the hermaphroditic ones. *D. asper* is a cestode of particularly narrow specificity, reaching maturity only in one single bird species — *Podiceps griseigena*. Although the parasite occurs also in juveniles of other grebe species living in the same lake as *P. griseigena*, it dies in them before reaching maturity.

The author expresses the opinion that the origin of dioecious cestodes from hermaphroditic ancestors was favoured by the narrow host specificity and by the scarcity of the species. These factors lead to the isolation of populations, thus increasing the frequency of inbreeding, which may result in the impoverishment of the gene pool. Under such conditions sex separation has an advantage over hermaphroditism in the preservation the genetic diversity of the population. The division of a hermaphroditic strobila into functionally unisexual parts could turn out to be a precondition for the development of dioecy.

Tallinn Department of the Baltic
Fisheries Research Institute

Received
Sept. 19, 1977