



УДК 576.895.121

О ПРИЧИНАХ И МЕХАНИЗМАХ ВОЗНИКНОВЕНИЯ МИНИАТЮРНЫХ ПОЛИМЕРНЫХ HYMENOLEPIDIDAE (CYCLOPHYLLIDEA, CESTODA) – ПАРАЗИТОВ БУРОЗУБОК

В.Д. Гуляев* и С.А. Корниенко

Институт систематики и экологии животных, Сибирское отделение Российской академии наук, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091, Россия; e-mail: vdgu@eco.nsc.ru

РЕЗЮМЕ

Направление морфологических преобразований в филогенезе Hymenolepididae бурозубок зависит от характера диссеминации гексакантов во внешней среде. Организация стробилы и проглоттид *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1948 и *Lineolepis* Spassky, 1958, у которых гексаканты поступают во внешнюю среду внутри членика-оофора, определялась групповой диссеминацией гексакантов. При групповой диссеминации гексакантов вероятность заражения промежуточных хозяев зависит от их числа во внешней среде, а не от плодовитости отдельных проглоттид. Неизбирательная групповая элиминация расселительных личинок во внешней среде обусловила повышение темпов стробилиации, числа проглоттид в стробиле, а также низкую плодовитость проглоттид *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*. Однако полимерная стробила *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis* формировалась в условиях облигатно высокой плотности микропопуляций в кишечнике хозяев, имеющих небольшие размеры. Отбор на миниатюризацию полимерной стробилы, в свою очередь, предопределил гетерохронные перестройки организации этих цестод. Акселерация морфогенеза полового аппарата является эволюционным механизмом ювенилизации половозрелых проглоттид *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*, обеспечившим значительное уменьшение их размеров и изменение формы. Гетерохронные перестройки полового аппарата стробилы, в свою очередь, обусловили координированные изменения формы и топографии гонад в половозрелых проглоттидах. Существенное снижение плодовитости (числа гексакантов) проглоттид *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis* также является следствием этих процессов.

Ключевые слова: бурозубки, гексаканты, стробила, проглоттиды, морфология, эволюция, элиминация, плодовитость, Hymenolepididae

ON CAUSES AND MECHANISMS OF APPEARANCE OF MINI POLYMEROUS HYMENOLEPIDIDAE (CYCLOPHYLLIDEA, CESTODA), PARASITES OF SHREWS

V.D. Gulyaev* and S.A. Kornienko

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk, 630091, Russia; e-mail: vdgu@econsc.nu

ABSTRACT

The direction of the morphological transformations in the phylogeny of Hymenolepididae from shrews depends on the nature of dissemination of hexacanth in the external environment. The organization of strobila and proglottids in *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1948 and *Lineolepis* Spassky, 1958 which have hexacanth going out into the external environment inside the segment-oophore is determined by the group dissemination of hexacanth. At the group dissemination of hexacanth the probability of infection for intermediate hosts depends on their number in the external environment rather than on the fertility of individual proglottids. The nonselective group elimination of free-living larvae in the external environment results in a higher rate of strobilation, number of proglottids in

* Автор корреспондент / Corresponding author.

the strobila and low fertility of proglottids in *Neoskrjabinolepis* and *Lineolepis*. However the polymerous strobila of *Neoskrjabinolepis* and *Lineolepis* is formed under the obligate high density of infrapopulations in the intestine of small-sized hosts. In turn the selection for miniaturization of the polymerous strobila predetermines heterochronic reorganizations of these cestodes. The acceleration of morphogenesis of the genitals is the evolutionary mechanism of juvenilization of mature proglottids of *Neoskrjabinolepis* and *Lineolepis* which leads to a significant decrease in their size and change in their form. The heterochronic reorganizations in the genitals of the strobila are in turn accompanied by coordinated changes in the form and size of gonads in mature proglottids. A considerable fall in fertility (the number of hexacanth) of proglottids in *Neoskrjabinolepis* and *Lineolepis* is caused by these changes too.

Keys words: shrews, hexacanth, strobila, proglottids, morphology, evolution, elimination, fertility, Hymenolepididae

ВВЕДЕНИЕ

Закономерности изменения стробилиации в филогенезе Eucestoda остаются до сего времени наименее исследованными в эволюционной морфологии цестод (Дубинина 1974). Между тем модульная, полизоичная организация стробилы представляет специфическую черту таксона (Гуляев 1996). Она же предопределяет удивительное многообразие морфологического облика представителей Eucestoda. При этом среди ленточных червей наибольшим разнообразием морфологического облика стробилы выделяются цестоды отряда Cyclophyllidea (цепни) (Fuhrmann 1931). Это обусловлено особым карпаполизическим типом стробилы цепней, от которой отделяются только плодущие зрелые маточные членики (Гуляев 2002).

Разнообразие стробил в филогенезе цестод создается совокупным действием нескольких процессов, протекающих параллельно и независимо друг от друга. Среди них наибольший вклад вносят различные способы аполизии и стробилиации, перенос пролиферации зооидов на ларвальные стадии онтогенеза, форма и темп онтогенеза проглоттид. Таким образом, изучение факторов и причин становления в филогенезе цепней различных морфологических типов стробил (олигомерных, полимерных, градуальных, серийных, гетерономных, аполизических и псевдаполизических, фрагментирующихся, состоящих из долихоморфных и брахиморфных проглоттид), а также изменений темпов стробилиации (быстрая и медленная) представляется одной из центральных задач эволюционной морфологии цестод.

В настоящее время представление о том, что морфология половозрелых стадий цестод – узкоспециализированных паразитов кишечника

позвоночных животных – сформировалась под влиянием адаптаций к среде первого порядка, является христоматийным (Догель 1981). Между тем Догель (1947) в известном «Курсе общей паразитологии», обсуждая значение устойчивости расселительных стадий паразитов во внешней среде и усложнения их жизненных циклов, указал на взаимосвязь между условиями распространения паразитов от одного хозяина к другому и их размерами, а также плодовитостью, нашедшую отражение в «законе большого числа яиц» (Догель 1947). Тем самым, впервые обратив внимание на формообразующую роль факторов внешней среды в морфологической эволюции половозрелых форм паразитов, Догель по сути дела показал, что адаптации к паразитическому образу жизни эндопаразитов не исчерпываются условиями среды первого порядка. Эти взгляды в последующем были развиты в концепции экологических факторов заражения гельминтами (Ошмарин 1978, 1979), в которой было высказано предположение о том, что «отбор на повышение плодовитости не является главным направлением филогенеза высших цестод». Несколько позднее к близким взглядам пришел Спасский (1983), который, исследуя условия миниатюризации Cyclophyllidea, подчеркнул, что миниатюризация представляет особое направление эволюции таксона. В данной работе впервые был высказан ряд принципиально важных положений. Во-первых, было обращено внимание на то, что миниатюрные формы цепней обладают способностью множественного заражения дефинитивного хозяина и существуют в условиях высокой интенсивности инвазии. Во-вторых, процесс миниатюризации цепней охарактеризован как возникновение особой жизненной формы. В-третьих, было показано, что к миниатюризации цепней приводит уменьшение как числа

(олигомеризация) проглоттид, так и размеров проглоттид стробилы.

Однако вопрос о механизмах влияния факторов среды второго порядка в направленной перестройке организации половозрелых стадий червей никогда не ставился. Данное исследование – первая попытка установить причины и механизмы возникновения и существования миниатюрных полимерных Hymenolepididae. Модельными таксонами цепней для этих целей избраны виды родов *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947 и *Lineolepis*, Spassky, 1958, паразитирующие у бурозубок (*Sorex*, Soricidae) Палеарктики.

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *NEOSKRJABINOLEPIS* И *LINEOLEPIS*

Землеройки (Soricidae, Lipothyphla) – одна из наиболее ранних групп насекомоядных млекопитающих, сформировавшаяся в раннем эоцене Азии (Лопатин 2006). С момента возникновения землеройки существуют как самая мелкомерная группа млекопитающих, добывающих пищу в полостях лесной подстилки.

У бурозубок (*Sorex*) Палеарктики паразитирует более 50 видов цестод, принадлежащих к 2 подсемействам Hymenolepididae: Pseudhymenolepidinae Joyeux et Baer, 1935 и Ditestolepidinae Spassky, 1954 (Гуляев 2004). Эта экологическая группа цестод включает виды с разнообразной морфологией и размерами стробилы. Среди них известны виды с

градуальным и серийным развитием гомономных или гетерономных проглоттид, олигомерные (со стробилой из 4 проглоттид) и полимерные формы, в стробиле которых насчитывается несколько сотен и более проглоттид. Для подавляющего большинства гименолепидид бурозубок характерны размеры от 1–2 мм до 30 мм. Миниатюрность одних (*Urocystis* Villot, 1880; *Soricinia* Spassky et Spasskaja, 1954) обусловлена уменьшением числа проглоттид в стробиле, других (*Neoskrjabinolepis*, *Lineolepis*) – уменьшением размеров проглоттид при сохранении большого их числа. В кишечнике одной бурозубки может одновременно паразитировать до 9 видов Hymenolepididae. При этом общая численность цестод данного паразитоценоза, несмотря на небольшие размеры кишечника бурозубок (12–15 см), может превышать 3000 экземпляров (Табл. 1).

Представители рода *Neoskrjabinolepis* – миниатюрные (от 7 до 30 мм длины) гименолепидиды с тонкой (0.3–0.33 мм) акраспедотной стробилой (Корниенко и др. 2006, 2007; Kornienko et al. 2008; Kornienko and Binkiene 2008). Для видов типового подрода *N.* (*Neoskrjabinolepis*) характерна градуальная стробилизация, тогда как у представителей подрода *N.* (*Neoskrjabinolepidoides*) членики развиваются сериями. В отличие от представителей Ditestolepidini в стробиле зрелых *N.* (*Neoskrjabinolepidoides*) не 2, а 3 серии маточных члеников. Однако, несмотря на различия в стробилизации, все без исключения *Neoskrjabinolepis* имеют полимерную стробилу, состоящую из нескольких сотен (от 200 до 450) проглоттид. У

Таблица 1. Показатели зараженности цестодами бурозубок северо-восточного Алтая в 2004 г. (n=407 экз.).

Table 1. Infection indices of cestodes in shrews of the North-Eastern Altai in 2004 (n=407 specimens).

	1	2	3	ЭИ (P), %	ИО (МА)	ИИ, экз. (II, numbers)	СИИ, экз. МИИ, numbers)
<i>Sorex araneus</i>	192	187	41858	224	218.0	1–3095	224
<i>S. caecutiens</i>	65	64	10798	169	166.1	1–1001	169
<i>S. isodon</i>	89	84	11895	142	133.7	1–1803	142
<i>S. minutus</i>	57	52	3395	65	59.6	2–1021	65
<i>S. sp.</i>	4	4	368	92	92	17–223	92
Всего (Totally)	407	391	68314	96.0	167.8	1–3095	175

Примечание: 1 – количество исследованных бурозубок; 2 – количество зараженных бурозубок; 3 – общее количество цестод у зараженных бурозубок; ЭИ – экстенсивность инвазии; ИО – индекс обилия; ИИ – лимиты интенсивности инвазии; СИИ – средняя интенсивность инвазии зараженных бурозубок.

Note: 1 – number of investigated shrews; 2 – number of infected shrews; 3 – total number of cestodes in infected shrews; P – prevalence; МА – mean abundance; II – limits of intensity of infection; МИИ – mean intensity of infection in infected shrews.

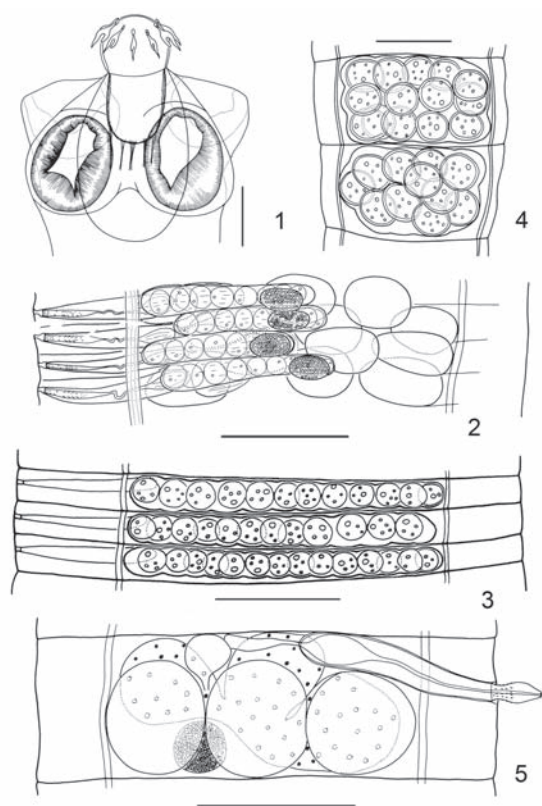


Рис. 1. *Neoskrjabinolepis merkushevae* (1–4) и *Lineolepis scutigera* (5): 1 – сколекс; 2 – половозрелые половые комплексы (вентрально); 3 – маточные проглоттиды на ранних стадиях эмбриогенеза гексакантов; 4 – зрелая проглоттида; 5 – половозрелая проглоттида. Масштаб на 1–5: 0.05 мм.

Fig. 1. *Neoskrjabinolepis merkushevae* (1–4) and *Lineolepis scutigera* (5): 1 – scolex; 2 – mature complex sexual (ventral view); 3 – pregravid proglottids; 4 – gravid proglottid; 5 – mature proglottid. Scale bar in 1–5: 0.05 mm.

большинства представителей рода отдел стробилы с развивающимися и половозрелыми половыми комплексами не имеет наружного членения. Соотношение длины к ширине у половозрелых половых комплексов составляет 1:9–12. При этом их длина значительно меньше размеров семенников (0.016–0.023 мм и 0.028–0.039 × 0.044–0.067 мм соответственно). В связи с этим семенники соседних половых комплексов заходят друг за друга, образуя сплошное поле вдоль передней части стробилы (Рис. 1). Яичник и желточник расположены вентральнее семенников в одной трансверсальной плоскости с ними. Членение стробилы обычно происходит только у молодых маточных проглоттид (Рис. 1). По мере созревания

длина маточных проглоттид увеличивается, а их ширина уменьшается на 30–35% по сравнению с участком стробилы с половозрелыми гонадами, и зрелые проглоттиды становятся субквадратными. Это обусловлено диссоциацией скоростей морфогенезов полового аппарата и кожно-мышечного мешка проглоттид, собственного циклофиллидного цестодам (Гуляев 2002).

Для представителей рода характерна очень низкая плодовитость проглоттид. В маточных члениках *Neoskrjabinolepis* в зависимости от их видовой принадлежности формируется от 1 до 5 десятков гексакантов (Табл. 2). Кроме того, для *Neoskrjabinolepis* характерны низкие темпы морфогенеза проглоттид. Об этом свидетельствует низкая встречаемость (до 5%) цестод со зрелыми (инвазионными) гексакантами у бурозубок, исследованных в теплое время года.

Цестоды рода *Lineolepis* близки к представителям *Neoskrjabinolepis* по размерам стробилы и проглоттид и имеют сходную организацию и морфогенез полового аппарата (Рис. 1). Стробилы *Lineolepis* отличаются от *Neoskrjabinolepis* меньшей полимерностью стробилы, наружным членением в половозрелом отделе стробилы, меньшей степенью брахиморфии проглоттид, долихоморфностью маточных члеников и большей их плодовитостью (Табл. 2).

Промежуточными хозяевами *Neoskrjabinolepis* являются жуки родов *Catops*, *Silpha*, *Oceopectoma*, *Necrophorus*, *Panorpa* (Jourdan 1975). Цистицеркоиды *Lineolepis* обнаружены у блох (*Stenophthalmus*, *Siphonaptera*) (Quentin and Beaucournu 1966).

Представителей *Lineolepis* и *Neoskrjabinolepis* сближает еще одна структурная особенность: расселительные личинки (гексаканты) поступают во внешнюю среду группами внутри маточного членика, выполняющего функции защитного оофора. Это связано с тем, что у гексакантов этих цестод собственные защитные оболочки слабо развиты. С «пакетной» диссеминацией *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis* во внешней среде связано доминирующее и субдоминирующее положение видов этих родов в различных сообществах цестод бурозубок северной Азии. Аналогичное положение в структуре этих таксоценов занимают также малочлениковые (олигомерные) гименолепидиды (*Urocystis* и *Soricinia*), почкующиеся в промежуточных хозяевах (Корниенко и Гуляев 2002; Зубова и др. 2008; Корниенко и др. 2008).

Таблица 2. Плодовитость, количество и размеры половозрелых проглоттид *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*.**Table 2.** Fertility, number and size of mature proglottids of *Neoskrjabinolepis* and *Lineolepis*.

Виды (Species)	Длина стробилы, мм (Length of strobila, mm)	Количество проглоттид (Number of proglottids)	Количество гексакантов в проглоттидах (Number of hexacanth in proglottids)	Размеры половозрелых проглоттид, мм (Size of gravid proglottids, mm)
<i>Neoskrjabinolepis longicirrosa</i>	15.0	430–450	16–20	0.016–0.023 × 0.30–0.33
<i>N. schaladybini</i>	15.0	300–320	20–30	0.016–0.018 × 0.23–0.32
<i>N. pilosa</i>	13.0	230–250	35–47	0.017–0.028 × 0.30–0.36
<i>N. plagis</i>	8.0	190–210	21–40	0.016–0.026 × 0.21–0.22
<i>N. (Neoskrjabinolepidoides) singularis</i>	30.0	340–350	34–43	0.013–0.017 × 0.32–0.37
<i>N.(N.) nadtochiyae</i>	15.0	190–200	20–46	0.017–0.040 × 0.15–0.32
<i>N. (N.) kedrovensis</i>	15.0	280–300	10–15	0.022–0.028 × 0.24–0.27
<i>N.(N.) nuda</i>	14.0	400–420	15–22	0.012–0.015 × 0.26–0.33
<i>N. (N.) mercushevae</i>	7.0	200–240	12–16	0.014–0.016 × 0.20–0.25
<i>Lineolepis scutigera</i>	30.0	150–160	45–50	0.058–0.060 × 0.17–0.22

ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ МИНИАТЮРНЫХ ПОЛИМЕРНЫХ HYMENOLEPIDIDAE БУРОЗУБОК

Групповая диссеминация гексакантов *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*, как и большинства

Ditestolepidinae (*Ditestolepis* Soltys, 1952; *Spasskylepis* Schaladybin, 1964; *Ecrinolepis* Spassky et Karpenko, 1983 и *Mathevolepis* Spassky, 1948), приводит к одновременному множественному заражению промежуточных хозяев, а это, в свою очередь, – к облигатно высокой инвазии дефинитивных хозяев, что характерно также и для цестод (*Urocystis*), почкующихся в промежуточных хозяевах, поэтому общей чертой экологии миниатюрных полимерных и олигомерных цестод бурозубок является существование в условиях постоянно высокой интенсивности заражения хозяина (Табл.1).

При гиперинвазии хозяина крупными цестодами из-за ограниченного размера кишечника дефинитивного хозяина между ними обостряется внутривидовая конкуренция. Возникающая при этом прямая конкуренция за ресурсы вызывает задержку развития (дифференциацию на акселератов и ретардантов) и нарушение нормального онтогенеза у большинства особей микропопуляции (Кривоपालов и Гуляев 2005). Межвидовая конкуренция в многовидовой ассоциации цестод бурозубок приводит к разделению экологических ниш половозрелых цестод. При многовидовых инвазиях разные виды цестод обычно локализу-

ются в различных отделах кишечника землероек (Vaucher 1971), что снижает напряженность конкурентных отношений между ними. Очевидно, что миниатюрность стробилы является адаптацией, обеспечивающей выживание цестод в паразитоценозах с высокой плотностью населения в кишечнике хозяина, а многообразие жизненных форм и размерных групп цестод – результатом длительного отбора на миниатюризацию стробил.

Однако в филогенезе Hymenolepididae бурозубок отбор на миниатюризацию в условиях высокой плотности ассоциаций паразитов приводит к диаметрально противоположным результатам. При становлении *Urocystis* произошло уменьшение числа (олигомеризация) проглоттид, обусловленное резким снижением интенсивности стробилиации. Напротив, возникновение *Neoskrjabinolepis* сопровождалось существенным уменьшением размеров и изменением формы проглоттид при сохранении высокой интенсивности стробилиации.

Очевидно, что направленность этих перестроек определяется не условиями среды первого порядка (кишечника хозяина), а экологическими факторами внешней среды. Поскольку во внешней среде оказывается только свободноживущая стадия онтогенеза цестод, причину морфологического своеобразия *Urocystis* и *Neoskrjabinolepis* следует искать в морфологических и экологических различиях гексакантов этих цестод, т. е. в строении защитных эмбриональных оболочек гексакантов, наличии или отсутствии оофоров, от которых зависит характер диссеминации (одиночной,

групповой) и дисперсии гексакантов во внешней среде. Действительно, *Urocystis prolifer* Villot, 1880 рассеивает во внешней среде одиночные гексаканты, имеющие склеротизированную наружную эмбриональную оболочку, напоминающую таковую гексакантов *Hymenolepis* (s.str.) Weiland, 1858. Напротив, гексаканты *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*, не имеющие собственных защитных оболочек, поступают во внешнюю среду группами внутри маточного членика. Роль защитной оболочки гексакантов в этом случае выполняет кожно-мускульный мешок и паренхима проглоттиды. Мы придаем этим отличиям ключевое значение потому, что различия в характере диссеминации этих цестод определяют не только уровень дисперсии гексакантов во внешней среде, но и интенсивность их элиминации. Объединение гексакантов под оболочкой членика, снижая их дисперсию во внешней среде, уменьшает вероятность встречи с промежуточными хозяевами, поэтому элиминация гексакантов у *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis* является групповой и более интенсивной, чем у *Urocystis*. При групповой диссеминации гексакантов вероятность заражения последними зависит не от плодовитости отдельных проглоттид, а от числа поступающих во внешнюю среду зрелых члеников. Адаптивность интенсивной стробилизации *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis* очевидна: чем больше члеников-оофоров в стробиле, тем выше их дисперсия во внешней среде. Причем отбор на высокий уровень полимерности стробилы при становлении *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis* сопряжен с адаптивностью уменьшения размеров стробилы.

Таким образом, уровень полимерности стробилы при миниатюризации цестод бурозубок определяется одиночной или групповой диссеминацией гексакантов, зависящей от наличия или отсутствия у них защитных эмбриональных оболочек. Однако это не объясняет причин широкого распространения среди гименолепидид бурозубок полимерных форм с миниатюрными половозрелыми проглоттидами, имеющими низкую индивидуальную плодовитость. Таковыми, кроме *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*, являются также практически все Ditestolepidini (*Ditestolepis*, *Spasskylepis*, многие *Ecrinolepis* и *Mathevolepis*).

Простое увеличение числа проглоттид при сохранении их исходных размеров и формы привело бы к существенному увеличению длины цестоды, однако этого не происходит, так как увеличение

размеров стробилы в процессе становления этих цестод лимитируется как размерами кишечника бурозубок, так и адаптацией к существованию в паразитоценозе с высокой плотностью населения. По этой причине в процессе становления организмов этих цестод одновременно происходило координированное уменьшение размеров стробилы, обусловленное гетерохронными перестройками полового аппарата стробилы, универсальными для Cyclophyllidea (Гуляев 2002). Специфической чертой морфогенеза проглоттид всех цепней является диссоциация (рассогласование) скоростей морфогенезов половых органов, с одной стороны, и соматических структур кожно-мускульного мешка проглоттид, с другой. Она проявляется в том, что рост и развитие члеников цепней продолжается после завершения морфогенеза и резорбции половых органов, вплоть до завершения эмбриогенеза гексакантов в матке. Эта особенность формообразования цепней указывает на более раннюю закладку половых органов по отношению к формированию кожно-мускульного мешка проглоттид, поэтому гетерохронные перестройки полового аппарата в филогенезе цепней приводят к формированию полового аппарата в ограниченном внутреннем пространстве ювенильных проглоттид (Гуляев 2002).

Благодаря опережающему развитию половых органов по отношению к наружному членению стробилы, в процессе становления *Lineolepis* половозрелыми становились ювенильные поперечно вытянутые проглоттиды, а у большинства *Neoskrjabinolepis* формирование полового аппарата происходит еще до появления наружного членения стробилы, оттого размеры сформированных половых комплексов *Neoskrjabinolepis* на 1-2 порядка меньше размеров их маточных проглоттид. Поскольку *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis* – эугермафродитные цестоды, в половозрелых члениках которых одновременно развиваются мужские и женские гонады, у них происходит одновременное уменьшение размеров семенников и яичника, вот почему гетерохронные перестройки полового аппарата проглоттид и уменьшение размеров гонад в филогенезе цепней представляют два тесно взаимосвязанных морфогенетических процесса. Важно, что уменьшение размеров яичника приводит к резкому сокращению числа яйцеклеток, снижению плодовитости и уменьшению размеров маточных проглоттид. Тем самым акселерация

формообразования полового аппарата одновременно является эволюционным механизмом уменьшения плодовитости проглоттид, сопровождавшим отбор на минимизацию проглоттид полимерных *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*.

Благодаря более ранней закладке и формированию половых органов не только уменьшаются размеры, но изменяется и форма половозрелых члеников. Вместо продольно вытянутых или субквадратных половозрелых проглоттид, свойственных крупным полимерным анцестральным формам Hymenolepidae, миниатюрные половозрелые проглоттиды *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis* становятся поперечно вытянутыми, что приводит к существенному уменьшению длины стробилы.

Однако сравнение размеров маточных проглоттид *Lineolepis* и *Neoskrjabinolepis* позволяет увидеть, что процесс миниатюризации этих гименолепидид бурозубок не ограничивается ювенилизацией половозрелых проглоттид. Маточные проглоттиды *Lineolepis* долихоморфные: их длина (0.6–0.8 мм) в 10–14 раз больше ширины проглоттид, в то время как длина маточных проглоттид у разных видов *Neoskrjabinolepis* меньше ширины, равна ей или несколько больше ширины, т. е. отношение длины к ширине у представителей рода близко 1:1. Поскольку долихоморфность проглоттид цепней является анцестральной, очевидно, что соматический морфогенез проглоттид *Lineolepis* не претерпел изменений. Напротив, субквадратная форма зрелых маточных проглоттид *Neoskrjabinolepis* свидетельствует, на наш взгляд, о том, что соматическое развитие проглоттид этих цестод прекращается на более ранней стадии, тем самым в процессе становления организации стробилы *Neoskrjabinolepis* произошло урезание соматического развития проглоттид. Благодаря уменьшению размеров маточных проглоттид длина зрелых *Neoskrjabinolepis* существенно меньше, чем у *Lineolepis*, несмотря на значительно большее число проглоттид в стробиле (Табл. 2).

Таким образом, «пакетная» диссеминация гексакантов поддерживает высокий уровень полимерности стробилы *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*, а адаптация к существованию в условиях высокой плотности микропопуляции в небольшом кишечнике бурозубок через отбор на уменьшение размеров стробилы приводит к ювенилизации половозрелых проглоттид, существенному координированному уменьшению размеров полового

аппарата, а все вместе – к резкому снижению плодовитости проглоттид. Все это приводит к появлению миниатюрных многочлениковых Hymenolepididae.

С формированием полового аппарата в коротких и поперечно вытянутых проглоттидах причинно связана специфическая топография гонад *Neoskrjabinolepis* и *Lineolepis*. Из-за небольшой длины половозрелых члеников этих гименолепидид мужские и женские гонады вторично перемещаются в одну трансверсальную плоскость. В результате этих топографических перестроек (гетеротопий) три семенника оказываются в одном тесном ряду в дорсальной части среднего поля членика, а яичник и желточник – вентральнее них. При этом желточник вторично смещается в апоральную сторону от яичника, в результате чего женские гонады, как и семенники, оказываются расположенными в один ряд. Поскольку взаиморасположение половых органов *Neoskrjabinolepis* не может быть отнесено ни к одному из известных типов среди Hymenolepididae (Спаский 1963), мы выделяем их в самостоятельный неоскрябинолепидидный тип топографических отношений гонад.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 08-04-00342).

ЛИТЕРАТУРА

- Гуляев В.Д. 1996. Становление основных признаков организации и онтогенеза ленточных червей (Plathelminthes: Cestoda). 3. Происхождение метамерии и метагенеза Eucestoda. *Зоологический журнал*, **75**: 1040–1050.
- Гуляев В.Д. 2002. Возникновение основных признаков организации стробилы Cyclophyllidea (Plathelminthes: Cestoda). *Зоологический журнал*, **81**: 1201–1209.
- Дубинина М.Н. 1974. Состояние и очередные задачи систематики ленточных червей (Cestoidea Rud., 1808). *Паразитология*, **8**: 281–292.
- Зубова О.А., Корниенко С.А., Гуляев В.Д. и Докучаев Н.Е. 2008. Цестоды бурозубок острова Сахалин. Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения. Материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества при РАН. (20–25 октября 2008, Санкт-Петербург). Т. 1. Лемма, Санкт-Петербург: 265–268.

- Корниенко С.А., Гуляев В.Д. и Мельникова Ю.А. 2006.** К морфологии и систематике цестод рода *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947 (Cyclophyllidea, Hymenolepididae). *Зоологический журнал*, **85**: 131–145.
- Корниенко С.А., Гуляев В.Д. и Мельникова Ю.А. 2007.** Новые виды рода *Neoskrjabinolepis* (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) от бурозубок России. *Зоологический журнал*, **86**: 259–269.
- Корниенко С.А., Зубова О.А., Гуляев В.Д. и Докучаев Н.Е. 2008.** Цестоды бурозубок острова Кунашир. Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения. Материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества при РАН (20–25 октября 2008, Санкт-Петербург). Т. 2. Лемма, Санкт-Петербург: 75–77.
- Корниенко С.А. и Гуляев В.Д. 2002.** Распределение цестод в популяциях землероек в прителецкой тайге. Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы межрегиональной научной конференции (8–10 октября 2002, Новосибирск). Лада, Новосибирск: 82–87.
- Кривопапов А.В. и Гуляев В.Д. 2005.** Индивидуальная внутри- и межвидовая конкуренция в сообществе цестод грызунов. Материалы II межрегиональной научной конференции (15–20 сентября 2002, Новосибирск). Арт-Веню, Новосибирск: 102–103.
- Лопатин А.В. 2006.** Происхождение семейства землеройковых (Soricidae, Mammalia): палеонтологические данные. В кн.: Т.Б. Леонова и др. (Ред.). Эволюция биосферы и биоразнообразие. Товарищество научных изданий КМК, Москва: 233–245.
- Ошмарин П.Г. 1978.** Плодовитость в филогенезе цестод. В кн.: П.Г. Ошмарин (Ред.). Экология гельминтов. Ярославский государственный университет, Ярославль: 40–51.
- Ошмарин П.Г. 1979.** Числовой и экологический факторы заражения животных гельминтами. В кн.: Ю.И. Полянский (Ред.). *Экологическая и экспериментальная паразитология*. 2. Ленинградский государственный университет, Ленинград: 154–165.
- Спасский А.А. 1963.** Гименолепидиды – ленточные гельминты диких и домашних птиц. Основы цестодологии. 2. АН СССР, Москва, 417 с.
- Спасский А.А. 1983.** Об условиях миниатюризации цепней – одного из направлений их эволюции. *Известия АН МолдССР, серия биол. и хим. наук*, **5**: 54–58.
- Fuhrmann O. 1931.** Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes, Cestoidea. In: W. Kukenthal (Ed.). *Handbuch der Zoologie* Bd.2. W. de Gruyter & Co, Berlin–Leipzig: 141–416.
- Jourdan J. 1975.** Variations biogéographique des hôtes intermediaries dans les cycles d'*Hymenolepis* (Cestoda) parasites de Soricidés. *Acta parasitologica polonica*, **23**: 247–251.
- Kornienko S.A., Gulyaev V.D., Melnikova Y.A. and Georgiev B.B. 2008.** *Neoskrjabinolepis nuda* sp. n. from shrews on Sakhalin Island, Russia, with a taxonomic review of *Neoskrjabinolepis* Spasskii, 1947 (Cestoda: Cyclophyllidea: Hymenolepididae). *Systematics Parasitology*, **70**: 147–158.
- Kornienko S. A. and Binkienė R. 2008.** *Neoskrjabinolepis merkushevae* sp. n. (Cyclophyllidea: Hymenolepididae), a new cestode from shrews from the Palaearctic region. *Folia Parasitologica*, **55**: 136–140.
- Quentin J.-C. and Beaucournu J.-C. 1966.** Cysticercoïdes d'Hymenolepididae parasites d'Insectivores chez Siphonaptères. *Comptes rendus des séances, Paris*. (Série D), **262**: 2059–2062.
- Vaucher C. 1971.** Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Etude anatomique, révision taxonomique et biologie. *Revue Suisse Zoologie*, **78**: 1–113.

Представлена 15 февраля 2009; принята 1 июня 2009.