

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ДИПЛОЗОИД (DIPLOZOIDAE, MONOGENEA)

И. А. Хотеновский, П. И. Герасев

Статья посвящена вопросу о происхождении диплозоид. Эти моногенеи характеризуются уникальной для животного мира чертой: на ранних стадиях развития два молодых червя срастаются, образуя единый организм. Паразит, не нашедший себе пары, погибает.

Одиной фазой в жизненном цикле диплозоид является свободно плавающая личинка, которая после оседания на жабрах рыб превращается в дипорпу. Примерно на границе средней и задней третей тела последней на вентральной поверхности появляется относительно крупная, погруженная в толщу тела присоска (рис. 1). На противоположной стороне тела, несколько ближе к его заднему концу, за счет утолщения эпителиальной пластинки покровов образуется дорсальный бугорок. Под ним в толще паренхимы находятся железистые клетки, протоки которых направлены в сторону бугорка.

Срастание червей происходит на стадии дипорпы. При этом одна из дипорп захватывает вентральную присоской дорсальный бугорок партнера. В свою очередь, другая особь проделывает то же самое, захватывая своей присоской бугорок другого червя. В связи с особенностями расположения упомянутых бугорков и присосок у дипорп, наиболее вероятным положением тел паразитов при их соединении, казалось бы, было бы такое, при котором головные концы червей были бы направлены в противоположные стороны. Именно такое их положение приведено на фотографии в работе Штербы (Sterba, 1957). Однако по признанию этого

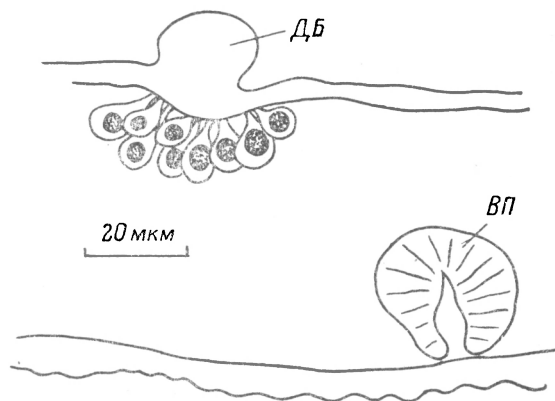


Рис. 1. Сагиттальный срез дипорпы.
ДБ — дорсальный бугорок; ВП — вентральная присоска.

автора на ней изображено положение червей, возникшее в результате давления на них покровного стекла.

По наблюдениям одного из авторов настоящей работы над живыми червями первым этапом срастения дипорп является захват вентральной присоской одной особи дорсального бугорка другой; вторым — разворот задних частей тела обеих особей относительно плоскости передних на 90°. При этом присоска и бугорок оказываются расположенными на краю тела; третьим — захват свободной вентральной присоской одной особи свободного дорсального бугорка другой (рис. 2).

Разворот задних частей тела приводит к тому, что у сросшихся червей передние части тела направлены ротовыми отверстиями в одну сторону, а задние — обращены друг к другу вентральными сторонами, вооруженными клапанами, что способствует удержанию червей на жаберном лепестке. Такое соотношение сросшихся червей подтверждается данными Штербы (Sterba, 1957) и Бове (Bovet, 1967). После захвата присосками дорсальных бугорков, вероятно, за счет секрета связанных с ними железистых клеток, происходит лизис покровов и мускульного мешка. В дальнейшем именно через это место у зрелых червей проходит семяпроводный канал. У родов *Diplozoon* и *Paradiplozoon* присоски исчезают вскоре после срастания дипорп, а у рода *Eudiplozoon* их можно обнаружить и у молодых червей. У последнего рода закладывающийся семяпровод приближается к упомянутой присоске. Основываясь на этих фактах, можно предположить, что вентральная присоска дипорп образовалась из мужской половой присоски одиночной предковой формы.

Ранее уже высказывалось предположение о том, что диплозоиды произошли от октомакрид (Хотеновский, 1981). Последние, подобно диплозоидам, паразитируют на жабрах пресноводных рыб и обладают также четырьмя парами прикрепительных клапанов, но задняя дуга клапанов октомакрид не разделена на склериты, тогда как у диплозоид она состоит из двух

частей. По мнению Быховского (1957), увеличение числа склеритов — один из путей усложнения примитивного клапана.

Половая система октомакрид характеризуется отсутствием вагинальных протоков и оплодотворением через маточный канал. Последний у этих червей имеет небольшое расширение, заполненное спермой, выполняющее функцию семяприемника. Матка открывается в половой атриум, на дне которого расположена мужская половая присоска, вооруженная склеротизированным копулятивным органом. По-видимому, при копуляции этих червей происходит перекрестный захват мужской половой присоской выводного отверстия матки партнера.

Отсутствие вагины, наличие мужской половой присоски, оплодотворение через матку — таковы основные морфологические особенности октомакрид, способствовавшие длительному удержанию этих червей при копуляции. Однако длительная копуляция через маточный проток несомненно была биологически нецелесообразна, так как при этом происходила задержка выведения яиц.

Если допустить филогенетическую близость октомакрид и диплозид, а это не вызывает у нас сомнений, то основной проблемой, которую должны были бы решить предки диплозид, было изыскание путей для выведения яиц, ибо при срастании червей в области полового атриума их выведение через маточный проток стало бы невозможным.

В этой связи представляет большой интерес морфогенез указанного протока у дипло-

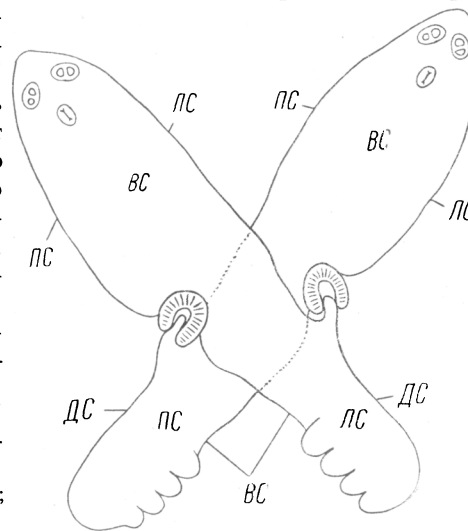


Рис. 2. Схема расположения дипорп при срастании.

ДС — дорсальная сторона; ВС — вентральная сторона; ЛС — левая сторона; РС — правая сторона.

зид (Герасев, Хотеновский, 1985). У дипорпы еще до разделения на отделы общего гермафродитного полового зачатка к вентральной присоске подходит хорошо выраженный зачаток маточного протока (следует заметить, что подобное расположение половой присоски и указанного протока имеется у октомакрид). Затем он исчезает и у сросшихся червей появляется снова, но направляется уже не к вентральной присоске, а на латеральную сторону. Вполне возможно, что начальное сближение маточного протока с присоской является анцестральной чертой. Перезакладка маточного протока происходит в связи с нецелесообразностью длительной копуляции у предков диплозид и невозможностью выведения яиц у сросшихся червей при наличии матки, открывающейся в половой атриум.

Диплозиды, дипорпы которых имеют вентральную присоску и подходящий к ней зачаток маточного протока (Герасев, Хотеновский, 1985), решили эту проблему, захватывая указанной присоской не вентральную часть тела партнера, а его дорсальную поверхность, на которой расположен бугорок. Захват его присоской и необходимость такого же захвата для другой особи привели к образованию перекреста червей и к развороту задних частей их тела относительно передних. При таком положении (рис. 2) черви срастаются вентральными сторонами в области, где у предковых форм находился половой атриум. Подобное срастание именно в этом месте обнаружил и Штерба (Sterba, 1957).

Можно предположить, что захвату вентральной присоской дорсальной поверхности тела у диплозид предшествовал прокол ее спикULOобразным пенисом, подобным имеющемуся у октомакрид. Сперма, таким образом, вводилась в паренхиму, откуда она проникала в женские половые пути. Такой путь оплодотворения существует у отдельных диклидофорид. Однако отсутствие специального семяпринимающего протока вызывало определенные трудности для проникновения спермиев и, вероятно, создавало предпосылки для появления такого протока. По-видимому, это и явилось причиной возникновения вагиноподобного протока у диплозид, который мы считаем новообразованием. В дальнейшем на месте прокола дорсальной стенки тела, как реакция на повреждение покровов, возник бугорок, имеющий, как уже указывалось, непосредственное отношение к сращению червей.

Аналогичную точку зрения высказывает Левеллин (Llewellyn, 1983). По его мнению, вагинальные протоки у моногеней могли появиться как ответная реакция организма червя на введение спермы путем прокола стенки его тела вооруженным копулятивным органом.

Любопытно отметить, что у октомакрид, оплодотворение которых происходит через матку, на дне мужской половой присоски имеется спикулообразный пенис. Можно предположить, что он сохранился у этих червей еще от прооктомакрид. По-видимому, подобный пенис был и у протодиплозид.

Именно такое благоприятное сочетание морфологических черт у прооктомакрид, как отсутствие вагины, наличие у них присоски на конечной части мужского полового протока и спикулообразного пениса, создало, вероятно, предпосылки к возникновению организма диплозиды.

Если допустить, что на месте дорсального бугорка у протодиплозид открывалась вагина, то становится непонятным: для чего же произошло сращение червей? Ведь если бы протодиплозиды обладали вагиной, то оно было бы для них нецелесообразным. Следует также напомнить, что вагинальные протоки у высших моногеней открываются латерально или медиодорсально примерно на уровне полового отверстия в передней половине тела. Дорсальный же бугорок у диплозид расположен в задней трети длины тела дипорр. Кроме того, нужно иметь в виду, что закладка вагиноподобного протока из общего полового зачатка происходит у диплозид в самую последнюю очередь, уже после закладки всех половых желез и протоков, после срастания червей и полной редукции их дорсальных бугорков. Из вышесказанного становится ясной неправдоподобность предположения о наличии вагины у протодиплозид.

Образование особи диплозиды резко увеличило нагрузку на органы прикрепления каждого из сросшихся червей, так как, если один из них оторвется от жабр, то другому необходимо будет удерживать на них не только себя, но и вторую особь. Видимо, это и привело к возникновению у большинства диплозид различных паренхиматозно-мышечных прикрепительных образований (Хотеновский, 1980) и увеличению числа клапанов у индо-африканских диплозоонов.

В связи со срастанием диплозид их морфология характеризуется рядом особенностей. Так, в процессе морфогенеза у них соединились анастомозами кишечные стволы и желточные протоки, между нервными стволами соседних особей возникли комиссуры. Выделительная система, по данным Бове (Bovet, 1967), не срастается, что указывает на ее консерватизм и на отсутствие в ее строении приспособительных изменений, связанных со срастанием червей. В связи с удлинением передней части тела диплозид и одновременным смещением яичника и семенника в область срастания червей или в заднюю часть их тела, желточные фолликулы в его передней части образовали единое желточное поле, а удлинившаяся непарная часть кишки возникшими многочисленными дивертикулами обеспечила питание желточных фолликулов. В этой связи, вероятно, отпала надобность в двуствольной кишке. Связь женской половой системы через генито-интестинальный канал с одним из кишечных дивертикулов, прилегающих к яичнику, позволяет считать его рудиментом одной из кишечных ветвей.

Л и т е р а т у р а

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Герасев П. И., Хотеновский И. А. Некоторые особенности начальных этапов морфогенеза половой системы *Paradiplozoon rutili* (Glaser, 1967) (Diplozoidae, Monogenea). — Паразитология, 1985, т. 19, вып. 5, с. 336—333.
- Хотеновский И. А. О прикреплении моногеней подсем. Diplozoinae к жабрам рыб. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1980, т. 29, с. 53—64.
- Хотеновский И. А. Система и филогения моногеней семейств Diplozoidae и Discocotylidae (Monogenea). — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1981, т. 30, с. 166—175.
- Bovet J. Contribution a la morphologie et a la biologie de *Diplozoon paradoxum* Nordmann, 1832. — Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat., 1967, t. 90, p. 64—159.
- Llewellyn J. Sperm transfer in the monogenean gill parasite *Gastrocotyle trachuri*. — Proc. R. Soc. London, 1983, vol. 219, p. 439—446.
- Sterba G. Zur Morphologie und Biologie der Gattung *Diplozoon*. — Zool. Anz., 1957, Bd 158, N. 9/10, S. 181—196.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступило 21 X 1983

ON THE ORIGIN OF DIPLOZOIDS (DIPLOZOIDAE, MONOGENEA)

I. A. Khotenovsky, P. I. Gerasev

S U M M A R Y

Diplozooids are characterized by the conrescence of two young individuals; their further existence is possible only in conrescent state. Prerequisites for this were as follows: the absence of vaginal duct in ancestors, fertilization through uterus, the presence of male genital sucker homologous to ventral sucker of diporps and sclerotized copulative organ. Withdrawal of eggs through uterus became impossible after the conrescence in the genital atrium area. In this connection its excretory orifice displaced in diplozooids laterally. During the process of conrescence diporpa seizes with its male genital sucker the dorsal and not the ventral side of the body of another individual, on which there is a special tubercle. As a consequence of diporps' fusion occur reanlage of uterine duct, formation of vaginallike duct and connection of a number of systems of organs.

Octomacrids, as well as diplozooids, parasitize gills of freshwater fishes. These monogeneans have a male genital sucker, a sclerotized copulative organ and lack vaginal duct. In case of copulation the fertilization is carried out through uterus. The authors suggest that octomacrids and diplozooids had the same ancestor close morphologically to present-day octomacrids.
