

УДК 576.895.122.1 : 597.5(260)

ИНТЕРЕСНЫЙ ТИП ОТКЛАДКИ ЯИЦ НЕКОТОРЫМИ МОНОГЕНЕЯМИ МОРСКИХ РЫБ

Ю. В. Курочкин

Длинные нитевидные ножки яиц некоторых моногеней, склеиваясь, образуют замкнутую петлю, опоясывающую суженное основание прикрепительного диска (у представителей сем. Capsalidae) или ножки прикрепительных клапанов (у Diclidophoridae). Пучок яиц прикрыт сверху уплощенным телом моногеней, защищающим яйца и выходящих из них личинок от непосредственного действия струи воды, что облегчает личинкам прикрепление к жабрам той же особи хозяина. Такая адаптация отмечена у 5 видов моногеней, но, вероятно, распространена в природе шире.

Известно, что яйцекладущих моногеней, составляющих большинство в этом классе паразитических червей, можно разделить на две группы, как писал Быховский (1957), «на собственно яйцекладущих, т. е. откладывающих яйца в водоем, в котором находится хозяин совместно с паразитом, и на яйцеприкрепляющих, у которых яйца задерживаются для развития на теле хозяина»; в этом случае, очевидно, заражение новых особей хозяев происходит контактно. По мнению Быховского, откладка моногенейми яиц на дно водоема — наиболее примитивная черта, а живорождение и заражение контактным способом — явление более сложное и исторически несомненно позднее. Прикрепление яиц соответствующих видов моногеней к телу хозяина¹ обычно осуществляется с помощью длинных ножек или филаментов,² липких или заостренных, иногда с крючковидными концами.

Существуют яйцеприкрепляющие моногеней, у которых отложенные яйца не приклеиваются к телу хозяина, а прикрепляются к материнской особи. При этом длинные ножки яиц, склеиваясь, образуют замкнутую петлю, прочно опоясывающую суженное основание прикрепительного диска; такой «поясок» с висящим на нем пучком яиц уже невозможно снять с тела моногеней. У некоторых видов моногеней пучок яиц подобным образом прикрепляется к ножкам клапанов.

В гельминтологических коллекциях, собранных экспедициями ТИНРО (Курочкин, 1974), было обнаружено несколько моногеней с висящими на них гроздевидными пучками яиц. Заинтересовавшись таким явлением, мы изучили все экзemplяры этих моногеней, являющихся представителями трех видов, а также проанализировали имеющиеся литературные данные; результаты проделанной работы представлены в настоящем сообщении.

В настоящее время известно по крайней мере пять видов моногеней, характеризующихся описанной выше особенностью. Приводим их перечень с указанием синонимии, хозяев, районов обнаружения и ссылок на использованные материалы и литературные источники.

¹ Левеллин (Llewellyn, 1972) указывает, что единственным видом моногеней, для которого это доказано, является *Nitzschia sturionis*.

² Здесь и далее мы следуем терминологии, предложенной Быховским (1957), который называет филаментом нитевидный отросток на крышечке, а ножкой — отросток на противоположном, нижнем полюсе яйца. Большинство зарубежных исследователей и те и другие отростки продолжают обозначать как филаменты.

1. *Ancyrocotyle vallei* (Parona et Perugia, 1895) Parona et Monticelli, 1903.
Syn.: *Placunella vallei* Parona et Perugia, 1895; *Ancyrocotyle bartschi* Price, 1934.

Х о з я и н: *Naucrates ductor*.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Средиземное море.

Л и т е р а т у р а: Parona, Perugia, 1895; Parona, Monticelli, 1903; Price, 1934.

2. *Pseudobenedenioides shorti* (Hargis et Dillon, 1968) Gibson, 1976.

Syn.: *Pseudobenedenia shorti* Hargis et Dillon, 1968; *Pseudobenedenioides branchicola* Szidat, 1969.

Х о з я е в а: *Trematomus bernacchii*, *T. centronotus*, *T. hansonii*, *T. scotti* (указывается нами впервые), *Trematomus* sp., *Rhigophila dearborni* (по мнению авторов первоописания, указание этого вида хозяина может быть ошибочным).

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: у берегов Антарктиды — море Моусона и море Росса (пролив Мак-Мердо); у побережья Земли Грейама; в море Дейвиса.

Л и т е р а т у р а: Hargis, Dillon, 1968; Szidat, 1969; Gibson, 1976.

И с с л е д о в а н н ы е н а м и м а т е р и а л ы: 11 экз. моногеней, собранных в Антарктике 19—20 марта 1981 94-й экспедицией ТИНРО. Эти моногеней были сняты с жабер *Trematomus scotti* (у 3 рыб — 1.3 и 6 экз.) и *T. hansonii* (у 1 рыбы, 1 экз.).

3. *Pseudobenedenioides antarcticus* Kovaljova et Gayevskaya, 1977.

Х о з я и н: *Notothenia kempii*.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Антарктический сектор Атлантического океана.

Л и т е р а т у р а: Ковалева, Гаевская, 1977.

4. *Diclidophoropsis trachonuri* Mamaev et Avdeev, 1981.

Х о з я и н: *Trachonurus villosus*.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Тихий океан восточнее Японских островов.

Л и т е р а т у р а: Mamaev et Avdeev, 1981.

И с с л е д о в а н н ы е н а м и м а т е р и а л ы: голотип и 4 паратипа, описанные Мамаевым и Авдеевым (1981), из сборов 70-й экспедиции ТИНРО (2 марта 1976).

5. *Choricotyle australiensis* Roubal, Armitage et Rohde, 1983.

Х о з я и н: *Chrysophrys auratus*.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: у западного и южного побережий Австралии, а также у берегов Новой Зеландии.

Л и т е р а т у р а: Roubal et al., 1983.

И с с л е д о в а н н ы е н а м и м а т е р и а л ы: 2 экз. моногеней, собранных с жабер типового хозяина в заливе Тасман 24 мая 1970 28-й экспедицией ТИНРО.

Из перечисленных видов моногеней первые три относятся к сем. Capsalidae, последние два — к сем. Diclidophoridae. Соответственно у первых пучки яиц закреплены за ножку прикрепительного диска (рис. 1), у вторых — за ножки клапанов (рис. 2). Названные моногеней паразитируют на жабрах морских рыб, относящихся к нескольким неродственным семействам — Carangidae (род *Naucrates*), Nototheniidae (р. *Notothenia* и *Trematomus*), Macruridae (р. *Trachonurus*), Sparidae (р. *Chrysophrys*) и Zoarcidae (р. *Rhigophila*).

Все 11 изученных нами экземпляров *Pseudobenedenioides shorti* имели закрепленные за ножку прикрепительного диска пучки яиц. Количество яиц в пучке колебалось от 13 до 29. Лишь от одной трети до половины яиц в каждом пучке содержали личинок; остальные яйца были уже пустыми, с открытыми или отвалившимися крышечками. Из 5 просмотренных экземпляров *Diclidophoropsis trachonuri* пучки яиц (от 7 до 30 яиц в каждом) имелись у трех крупных (с длиной собственного тела 2.65—2.9 мм) особей, две более мелкие моногеней (2.05—2.2 мм) были без пучков яиц. Из 2 экз. *Choricotyle australiensis* пучок яиц, закрепленный вокруг ножки прикрепительного клапана, имелся только у одного. В пучке было 16 яиц. Однако у обеих моногеней этого вида в матке находилось большое скопление яиц (примерно 100—150). Такие круп-

ные скопления яиц, по-видимому, не могут быть отложены одновременно, в виде пучка со склеенными ножками. Скорее всего, у обсуждаемых моногений яйца по одному откладываются и прикрепляются к телу материнской особи.

Яйца всех трех моногений легко различаются по величине и форме оболочки и в особенности по форме основания ножки (рис. 3, А, В, Д). Характерно, что у всех них на дистальном конце очень длинных нитевидных ножек имеются расширения (рис. 3, Б, Г, Е). У исследованных нами экземпляров *Ch. australiensis* мы не обнаружили яиц второго типа, с филаментом на крышечке, описанных и изображенных авторами первоописания (Roubal e. a., 1983).

У всех пяти перечисленных выше видов моногений пучки яиц всегда изображаются направленными назад (Hargis, Dillon, 1968; Gibson, 1976; Ковалева,

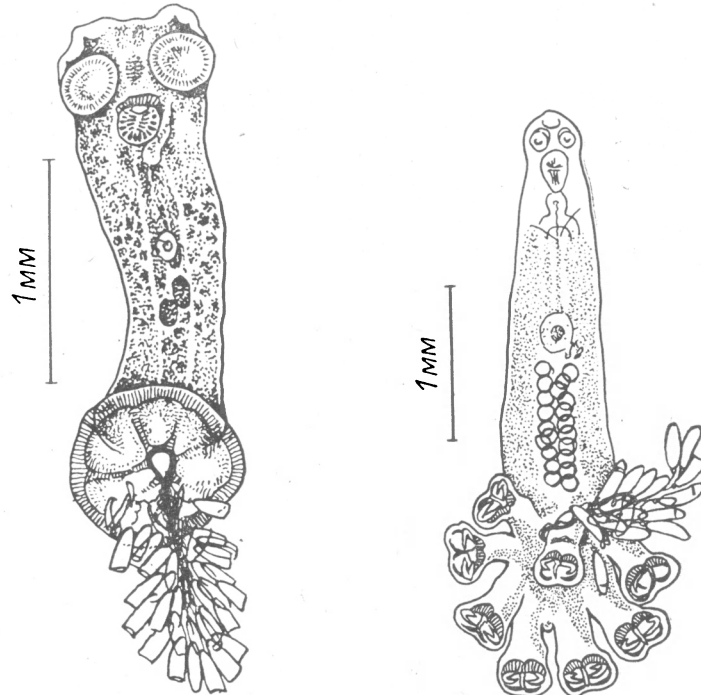


Рис. 1. Пучок яиц, закрепленный за основание прикрепительного диска *Pseudobenedenioides shorti* (препарат в канадском бальзаме).

Рис. 2. Пучок яиц, прикрепленный к ножке клапана *Diclidophoropsis trachonuri* (голотип, препарат в канадском бальзаме).

Гаевская, 1977), или редко, вбок (Roubal e. a., 1983). Действительно, такое положение они занимают на препаратах в канадском бальзаме (рис. 1 и 2). Обычно так же они расположены и у моногений, находящихся в фиксаторе или затем отмытых в воде. Однако, как мы убедились на наших экземплярах *Pseudobenedenioides shorti*, образованная склеившимися ножками яиц замкнутая петля не туго стягивает суженное основание прикрепительного диска моногении, а сидит на нем с определенным зазором, благодаря чему пучок яиц может свободно на 360° вращаться на петле, занимая любое положение. У фиксированных моногений, в связи с тем что прикрепительный диск повернут к брюшной стороне тела, пучок яиц чаще всего поворачивается назад (рис. 4, А). Именно такое положение он занимает и при сдавливании червя между предметным и покровным стеклами. Кроме того, при изготовлении постоянных препаратов пучки яиц надо специально поправлять, чтобы они не загоразивали тела моногений. Между тем у живых моногений, прикрепленных к жабрам хозяина и находящихся в потоке воды, положение пучка яиц не может быть таким.

Известно, что в потоке воды моногении всегда ориентированы прикрепительным диском вперед, а головным концом назад. В частности, характер

крепления моногеней *P. shorti* совершенно подобен таковому у близкой *Pseudobenedenia nototheniae* Johnston, 1931, строение и механизм действия прикрепительного диска которой детально описаны (Williams e. a., 1973). Установлено, что при присасывании прикрепительного диска развивается усилие в 50 раз большее, чем необходимо для удержания веса тела паразита. Это свидетельствует о том, что поток воды в жаберной полости хозяина может действовать на моногеней с достаточно большой силой.

Поток воды, обтекающей тело моногеней сзади (рис. 4, Г), поворачивает свободно вращающийся пучок яиц вперед таким образом, что он оказывается под уплощенным телом червя, вентральная поверхность которого обычно заметно вогнута (рис. 4, Д). Таким образом, у живых прикрепленных к жабрам хозяина моногеней *P. shorti*, находящихся в потоке воды, пучки яиц ориентиро-

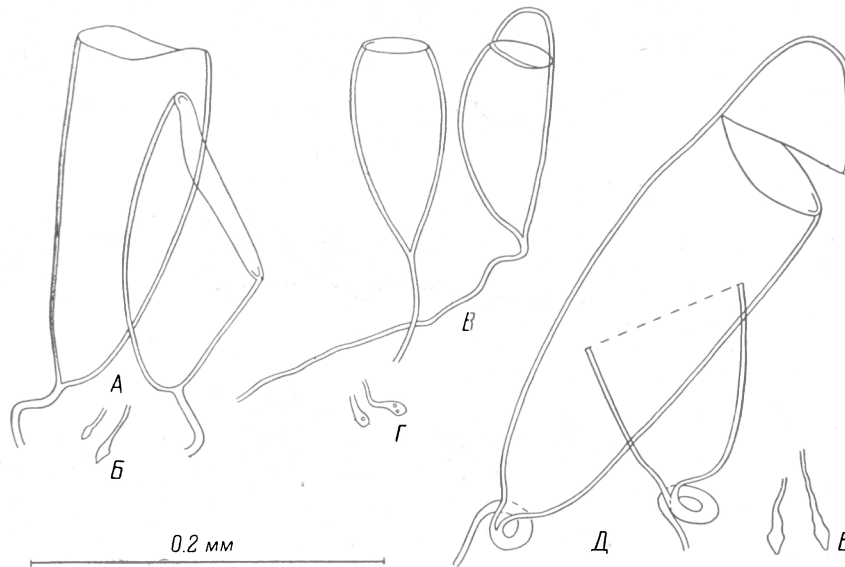


Рис. 3. Оболочки яиц с основаниями и концами ножек:

А, В — *Pseudobenedenioides shorti*; В, Г — *Choricotyle australiensis*; Д, Е — *Diclidophoropsis trachemvi*.

ваны по направлению к головному концу и прикрыты сверху телом материнской особи (рис. 4, В—Г). В таком положении яйца защищены от непосредственного действия потока воды, что несомненно облегчает выходящим из яиц личинкам закрепление на жабрах того же хозяина, препятствуя их сносу. Следует напомнить, что личинка (онкомирацидий) *P. shorti*, выходящая из яйца (Hargis, Dillon, 1968, р. 407—408), не имеет глазных пятен и ресничного покрова и неспособна плавать; она обладает сравнительно мощным вооружением прикрепительного диска и по внешнему облику очень похожа на взрослого червя.

Характерно, что яйца в пучках расположены гроздевидно и общая форма и величина пучка всегда бывает такой, чтобы тело моногеней могло наилучшим образом прикрыть его сверху. Насколько можно судить по изученным нами экземплярам и имеющимся в литературе рисункам, так обстоит дело у всех пяти видов моногеней. Возможно, правда, что у диклидофорид пучок яиц, закрепленный за ножку одного из боковых клапанов, не может занять положения точно под продольной осью тела (как это всегда бывает у капсалид), а бывает немного сдвинут в сторону и не полностью прикрыт телом червя. Но и в этом случае яйца и выходящие из них личинки оказываются достаточно хорошо защищенными от непосредственного действия воды потока.

Итак, очевидно, что закрепление яиц на теле материнской особи не случайность, а нормальный для обсуждаемых моногеней тип откладки яиц. Как же можно представить себе механизм прикрепления яиц? У моногеней, как известно, ориентированных передним концом в направлении потока, отклады-

ваемые яйца должны сноситься водой и, казалось бы, никак не могут перемещаться против струи воды к прикрепительным органам паразита.

Говоря о приклеивании моногенеями яиц к телу хозяина, Быховский (1957) указывает, что обычно при этом материнская особь, откладывая яйца, производит специальные движения, способствующие приклеиванию каждого яйца в отдельности. По-видимому, и в данном случае моногенея перед откладкой яйца изгибает тело, подтягивая его переднюю часть к прикрепительным органам, и затем, откладывая яйцо, с помощью соответствующих движений закрепляет его длинную нитевидную ножку. На рис. 5 схематично показан предполагаемый цикл движений моногонеи *P. shorti* при откладке первого яйца. Таким же образом, вероятно, от-

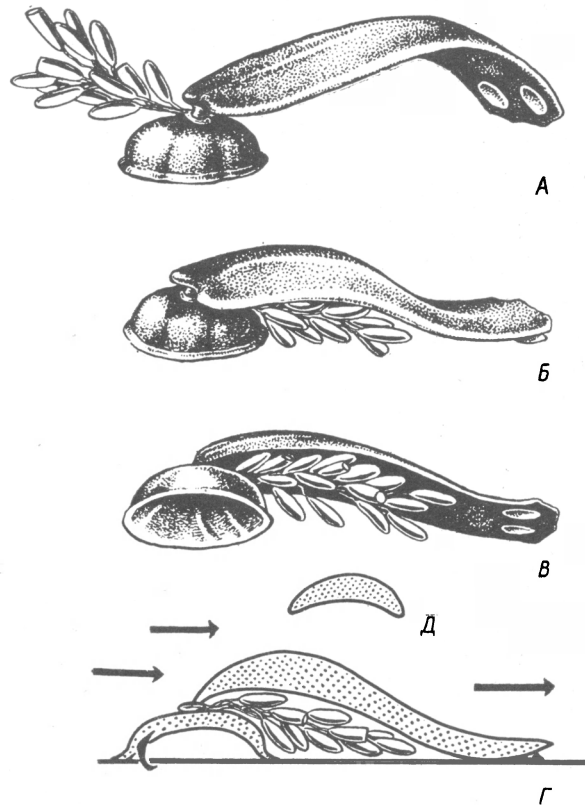


Рис. 4. *Pseudobenedenioides shorti*.

А — обычное положение пучка яиц у фиксированных особей; Б, В — положение пучка яиц у живых особей, находящихся в потоке воды; Г — схема, показывающая положение тела и пучка яиц в потоке воды; Д — схематическое изображение поперечного сечения тела примерно на уровне задней трети его длины (видна вогнутая вентральная поверхность).

кладываются и последующие яйца, образуя пучок, приблизительная симметричность которого показывает, что при откладке яиц моногенея изгибает тело то в одну, то в другую сторону. Очевидно, ножка яйца обладает липкостью и, видимо, большой эластичностью только в момент откладки яйца, а затем быстро затвердевает.

Предлагаемая предположительная схема (рис. 5) приводит нас к заключению, что для закрепления яиц необходим ток воды (постоянно или ритмически имеющий место в жабрах рыбы). Причем операция приклеивания участков ножки (рис. 5, в) облегчается, если яйцо не висит неподвижно в потоке воды, а отклоняется в разные стороны («полощется»). Очень вероятно, что именно для обеспечения таких отклонений яйца интересующих нас моногонеи обычно асимметричны и имеют ножки, асимметрично прикрепленные к оболочке (рис. 3).

Гибсон (Gibson, 1976), упоминая о наличии пучков яиц у *P. shorti*, высказал предположение, что это может быть механизмом для повторного заражения моногенеями той же особи хозяина. По нашему мнению, значение этого явле-

ния шире. Мы полагаем, что откладка моногенами яиц, склеенных длинными ножками в пучок, прикрепленный к телу материнской особи, представляет собой специализированную адаптацию, направленную на обеспечение выживаемости большего числа личинок и на осуществление повторного заражения той же особи хозяина для последующего контактного расселения молоди моногеней на другие особи хозяев. Как мы видели, эта интересная адаптация возникла конвергентно у отдельных видов из разных родов моногеней из двух семейств, систематически далеких одно от другого. Можно ожидать, что описанное явление распространено в природе гораздо шире, чем мы сейчас имеем об этом сведения.

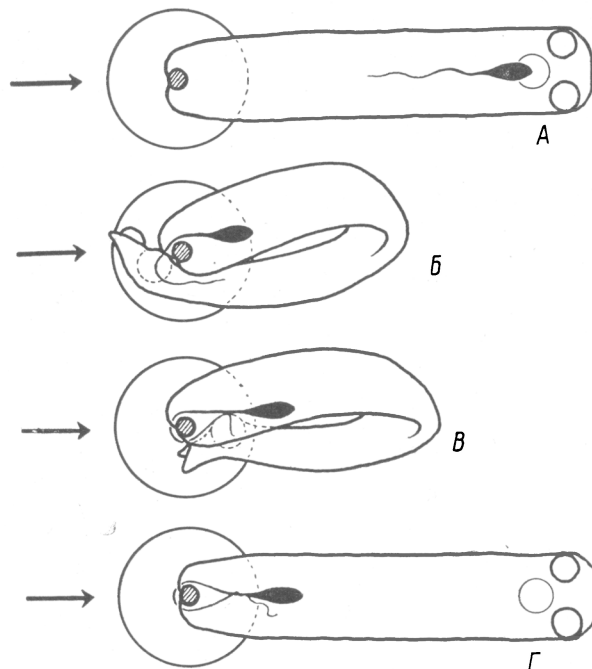


Рис. 5. Схема предполагаемого цикла движений моногеней *P. shorti* при откладке яйца (стрелка — направление тока воды).

А — положение тела до откладки яйца; Б — тело изогнуто; момент выделения яйца за основание прикрепительного диска; В — момент приклеивания дистальной части ножки яйца к ее проксимальному участку (и образование таким образом замкнутой петли); Г — моногенея после откладки первого яйца.

Макдональд и Левеллин (Macdonald, Llewellyn, 1980) описали иной пример закрепления пучка яиц на родительской особи моногеней *Acanthocotyle greeni*. В этом случае выходящие из матки яйца собираются в пучок, повисая на длинных ножках, дистальные концы которых слиты в общий диск, удерживающийся в теле моногеней. Причем на теле родительской особи образуется асимметричный щитовидный выступ, прикрывающий пучок яиц от непосредственного действия потока воды и других внешних воздействий. Онкомирацидий *A. greeni* также лишен ресничного покрова и не может плавать.

По-видимому, во всех упомянутых выше случаях мы можем говорить о своеобразных проявлениях редкой для паразитических организмов заботы о потомстве.

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.
- Ковалева А. А., Гаевская А. В. Два новых вида моногеней — паразитов антарктических рыб. — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 5, с. 783—786.
- Курочкин Ю. В. Паразитологические исследования Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. — Изв., ТИПРО, 1974, т. 88, с. 5—14.
- Мамаев Ю. Л., Авдеев Г. В. Моногеней некоторых батимальных рыб северо-западной части Тихого океана. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 54—70.

- Gibson D. I. Monogenea and Digenea from fishes. — Discovery Reports, 1976, vol. 36, p. 179—266.
- Hargis W. E., Dillon W. A. Helminth parasites of Antarctic vertebrates. Part IV. Monogenetic trematodes from Antarctic fishes: the superfamily Capsaloidea Price, 1936. — Proc. Biol. Soc. Washington, 1968, vol. 81, p. 403—412.
- Llewellyn J. Behaviour of monogeneans. — In: Behavioural aspects of parasite transmission. Supplement N 1 to the — Zool. Journ. Linnean Soc., 1972, vol. 51, p. 19—30.
- Macdonald S., Llewellyn J. Reproduction in *Acanthocotyle greeni* n. sp. (Monogenea) from the skin of *Raia* spp. at Plymouth. — Journ. mar. biol. Ass. U. K., 1980, vol. 60, p. 81—88.
- Parona C., Monticelli F. S. Sul genere *Ancyrocotyle* (n. g.). — Arch. Parasitol., Paris, 1903, vol. 7 (1), p. 117—121.
- Parona C., Perugia A. Sopra duo nuovo specie di trematodi ectoparassiti di pesci marini (*Phylline monticelli* e *Placunella vallei*). — Atti Soc. Ligust. Sc. Nat. e Geogr., 1895, vol. 6, N 1, p. 84—87.
- Price E. W. New monogenetic trematodes from marine fishes (Reports on the collections obtained by the first Johnson—Smithsonian deep-sea expedition to the Puerto-Rican deep). — Smithson. Misc. Collect. (3286), 1934, vol. 91, N 18, p. 3.
- Roubal F. R., Armitage J., Rohde K. Taxonomy of metazoan ectoparasites of snapper, *Chrysophrys auratus* (family Sparidae), from Southern Australia, Eastern Australia and New Zealand. — Austral. Journ. Zool., suppl. ser., 1983, N 94, p. 1—68.
- Szida L. Estudios sobre la fauna de parasitos de peces antarcticos. III. *Pseudobenedenioides branchicola* gen. nov., sp. nov. (Trematoda, Monogenea, Capsalidae) — un nuevo parasito branquial del pez antarctico *Trematomus bernacchii*. — Neotropica, 1969, vol. 15, p. 25—35.
- Williams I. C., Ellis C., Spaul V. W. The structure and mode of action of the posterior adhesive organ of *Pseudobenedenia nonotheniae* Johnston, 1931. (Monogenea: Capsaloidea). — Parasitology, 1973, vol. 66, N 3, p. 473—485.

ТИНРО, Владивосток

Поступила 5 IV 1985

PATTERN OF EGG LAYING BY SOME
MONOGENEANS OF MARINE FISHES

Yu. V. Kurochkin

SUMMARY

5 species of monogeneans are known at present whose egg bundles are usually attached to the opisthaptor of the parent worm by long stalks. This, apparently, can be regarded as a phenomenon of a peculiar parental care.
