

УДК 576.895.121

**МОРФОГЕНЕЗ ЦЕРКОЦИСТЫ STAPHYLOCYSTIS FURCATA
(CYCLOPHYLLIDEA, HYMENOLEPIDIDAE)**

© В. Д. Гуляев,¹ Л. А. Ишигенова,² С. А. Корниенко³

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091, Россия

² Новосибирский государственный педагогический университет
ул. Виллюйская, 28, Новосибирск, 630126, Россия

³ E-mail: 1vdgu@eco.nsc.ru

Поступила 20.11.2008

Исследован морфогенез цистицеркоидов *Staphylocystis furcata* (Stieda, 1862) в экспериментально зараженных жуках *Geotrupes stercorosus*, описаны их структурные и онтогенетические особенности. Метацестода *S. furcata* развивается с образованием первичной полости. Зачаток сколекса рано инвагинирует в заднюю часть личинки, после чего сколекс формируется в полости цисты. В цисте образуется только передний замыкательный клапан. Задний замыкательный клапан отсутствует, в результате чего циста остается незамкнутой и церкомер не отделяется от цисты. Церкомер без первичной лакуны. Тегумент метацестоды на заключительных стадиях морфогенеза покрывается сплошной фибриллярной оболочкой. Из-за нее при разрастании церкомера циста частично или полностью вдавливаются в переднюю часть церкомера. Обсуждено сходство цистицеркоидов *S. furcata* с морфологически близкими цистицеркоидами Hymenolepididae.

Впервые цистицеркоиды *Staphylocystis furcata* (Stieda, 1862), широко распространенной у бурозубок Палеарктики цестоды, были обнаружены Линстовом в конце XIX в. у жуков рода *Geotrupes* (Скрябин, Матевосян, 1945). В последующем их неоднократно обнаруживали у различных жуков (Kisielewska, 1959; Ryšavý, Prokopic, 1965; Prokopic, Karapčanski, 1973; Jourdane, 1975, 1977; Ишигенова, 2002). Однако, несмотря на многочисленные находки цистицеркоидов цестод рода *Staphylocystis* Villot, 1877 у спонтанно инвазированных и экспериментально зараженных членистоногих (Joyeux, Baer, 1936; Hunkeler, 1973), о морфогенезе метацестод *Staphylocystis* до сих пор известно крайне мало. Кратко описано лишь формирование дочерних цистицеркоидов у почкующейся метацестоды (стафилоцисты) типового вида рода — *S. pistillum* (Dujardin, 1845) (Joyeux, Baer, 1936). Между тем морфология цистицеркоидов *S. furcata* отличается от типичных цистицеркоидов Hymenolepididae, взрослые формы которых паразитируют у птиц (Ишигенова, 2002), что предполагает специфическое протекание их морфогенеза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Зрелые цестоды *S. furcata* извлекались из кишечника землероек (*Sorex araneus* и *S. caecutiens*), отловленных в окрестностях Телецкого научно-производственного филиала Института систематики и экологии животных СО РАН (Северо-Восточный Алтай). Задние фрагменты стробил цестод с инвазионными гексакантами размельчались на кусочках мышц и кишечника землероек, которые затем скармливались жукам *Geotrupes stercorosus*. Через 2—3 ч жуки были пересажены в террариум конструкции Крестьянинова (1973), где они содержались в течение всего эксперимента. Средняя суточная температура в ходе опытов составила около 21 °С. Зараженных жуков препарировали каждые сутки. На ранних стадиях развития цестод внутренние органы насекомых исследовали компрессорно. В последующем метацестоды выделялись путем препарирования из тканей хозяина. Все измерения, зарисовка и фотографирование стадий развития цестод выполнены на живых личинках в стандартном растворе Рингера-Локка. Обнаруженных метацестод исследовали и фотографировали *in vivo* с помощью фазово-контрастного микроскопа Axiolab и микрофотокамеры МС-80. Морфологию сколекса цистицеркоидов изучали на тотальных препаратах личинок, заключенных в жидкость Фора-Берлизе. Все размеры приведены в мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ

После проникновения на внешнюю сторону средней кишки, мальпигиевых сосудов и под вентральную диафрагму жуков онкосфера *S. furcata* претерпевает метаморфоз.

Стадия мегалосферы. На 3-й день развития у личинки диаметром 0.11—0.12 появляется первичная лакуна диаметром 0.03—0.032. На стадии поздней мегалосферы (4-й день развития) развивающаяся личинка представляет собой сферический пузырек. Ее диаметр 0.16—0.18. Внутреннюю часть личинки занимает эксцентрически расположенная первичная лакуна диаметром 0.011—0.13. Эмбриональные крючья располагаются симметрично на заднем полюсе тела личинки, имеющем наименьшую толщину стенки (0.015—0.03).

Стадия удлинения личинки. На 5-й день развития начинает изменяться форма личинки (рис. 1, 1). Личинка удлиняется (0.23—0.29), в то время как ширина остается прежней (0.14—0.16). Первичная лакуна увеличивается пропорционально увеличению размеров личинки. Формируется мускулатура кожно-мускульного мешка, благодаря чему личинки постоянно находятся в перистальтическом движении и принимают самую различную форму: мешковидную, булавовидную, гантелевидную. Однако вскоре развитие первичной лакуны прекращается, несмотря на интенсивный рост личинки. При сокращении личинки содержимое первичной лакуны свободно перемешивается по длине личинки, а при смыкании ее стенок в переднем или заднем ее отделах первичная лакуна вытесняется в несокращенный отдел тела (рис. 1, 2). На 5-й день развития удлиненные личинки достигают размеров 0.40—0.57×0.24—0.026.

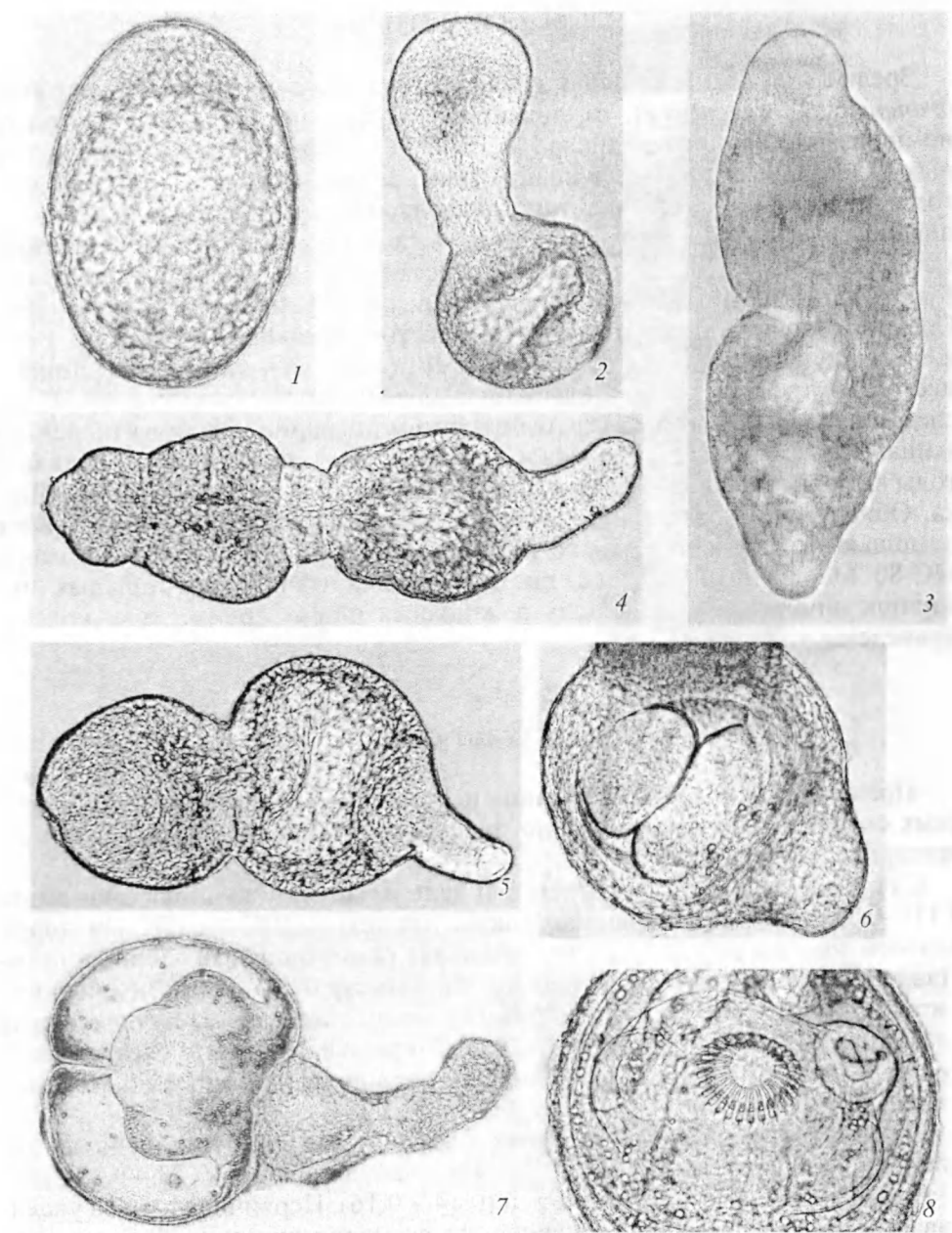


Рис. 1. Морфогенез церкоцисты *Staphylocystis furcata*.

1 — мегалосфера, 2 — удлинённая личинка, 3 — ранняя метамера на стадии закладки ростеллюма, 4 — стадия дифференцировки ранней метамеры, 5 — инвагинация перспективной части метамеры в зачаток цисты, 6 — метамера с эвагинированным внутри цисты зачатком сколекса, 7 — стадия среднего сколексогенеза, 8 — стадия позднего сколексогенеза.

Fig. 1. Morphogenesis of the *Staphylocystis furcata*.

Стадия метамеры (органогенез). На 6-й день развития у развивающихся личинок длиной 0.61—0.63 дифференцируется субсферический зачаток ростеллюма диаметром до 0.06 (рис. 1, 3). Метамера с обособленными зачатками частей тела формируется на 7-й день развития (рис. 1, 4). Ее длина 0.69—0.73. Зачаток сколекса ($0.26—0.28 \times 0.2—0.22$) отделен от короткой шейки шириной 0.11—0.12. Он дифференцирован на зачаток хоботка ($0.12—0.15 \times 0.1—0.12$) с ростеллюмом и задний, более широкий присосковый отдел, на котором закладываются присоски. Овальный дорсовентрально уплощенный зачаток цисты слабо обособлен от короткого церкомера (0.16×0.08). Первичная лакуна хорошо выражена только в зачатке цисты, в зачатке сколекса сохраняется ее щелевидный синус, выстланный фибриллами. Стенки зачатка сколекса и церкомера плотно сомкнуты. На стадии раннего органогенеза происходит инвагинация перспективной части метамеры в зачаток цисты. При этом сначала инвагинирует зачаток хоботка (рис. 1, 5), а затем присосковый отдел зачатка сколекса и шейка. Инвагинированный хоботок личинки проникает в зачаток церкомера.

Затем внутри зачатка цисты сколекс эвагинирует (рис. 1, 6), и морфогенез сколекса протекает в полости цисты. В результате инвагинации первичная лакуна преобразуется в щелевидный синус между стенкой зачатка цисты и эвагинированной шейкой. После инвагинации личинки зачаток церкомера морфологически не обособлен от зачатка цисты; он имеет вид небольшого выступа на заднем конце цисты (рис. 1, 6). Зачаток цисты очень подвижен и может принимать различную форму. Напротив, в зачатке церкомера нет мышечных волокон, и церкомер на всех последующих стадиях развития метастоды остается неподвижным. На данной стадии развития становятся заметными функционирующие циртоциты. Личинка достигает размеров $0.32—0.4 \times 0.22—0.25$. Толщина инвагинированной шейки 0.007—0.01. У зачатка цисты нет переднего замыкательного клапана. Диаметр внутренней полости цисты 0.15—0.16. Ростеллюм субсферический, диаметром 0.045—0.55. Апикальная поверхность ростеллюма неинвагирующая. Присосковые плакоды размером 0.055×0.045 . Зачаток церкомера длиной 0.11—0.16 слабо обособлен от цисты.

На 8-й день развития в субапикальной области зачатка хоботка позади экватора ростеллюма на тегументе хоботка появляется один ряд многочисленных (более 100) шипиков. Закладка хоботковых крючьев совпадает с началом морфогенеза экскреторной системы: в сколексе отмечены функционирующие циртоциты и экскреторные сосуды. На 9-й день развития личинки на хоботке остается лишь 24—28 развивающихся хоботковых крючьев длиной 0.01 (рис. 1, 7). Ширина присоскового отдела сколекса при выдвинутом хоботке 0.15—0.16, при инвагинированном — 0.21—0.23. Размеры развивающегося хоботка $0.14—0.16 \times 0.1—0.12$. Размеры ростеллюма 0.045×0.65 . Ростеллюм неинвагирующий. При втягивании хоботка инвагинирует лишь его субапикальный отдел, на котором развиваются хоботковые крючья, последние при этом принимают инвертированное положение. Размеры присосковых плакод 0.055×0.065 . Одновременно со сколексогенезом формируется передний замыкательный клапан в виде свисающего внутрь полости цисты сосочка длиной 0.05—0.055. Толщина стенки цисты варьирует от 0.01 в средней ее части до 0.06 в области инва-

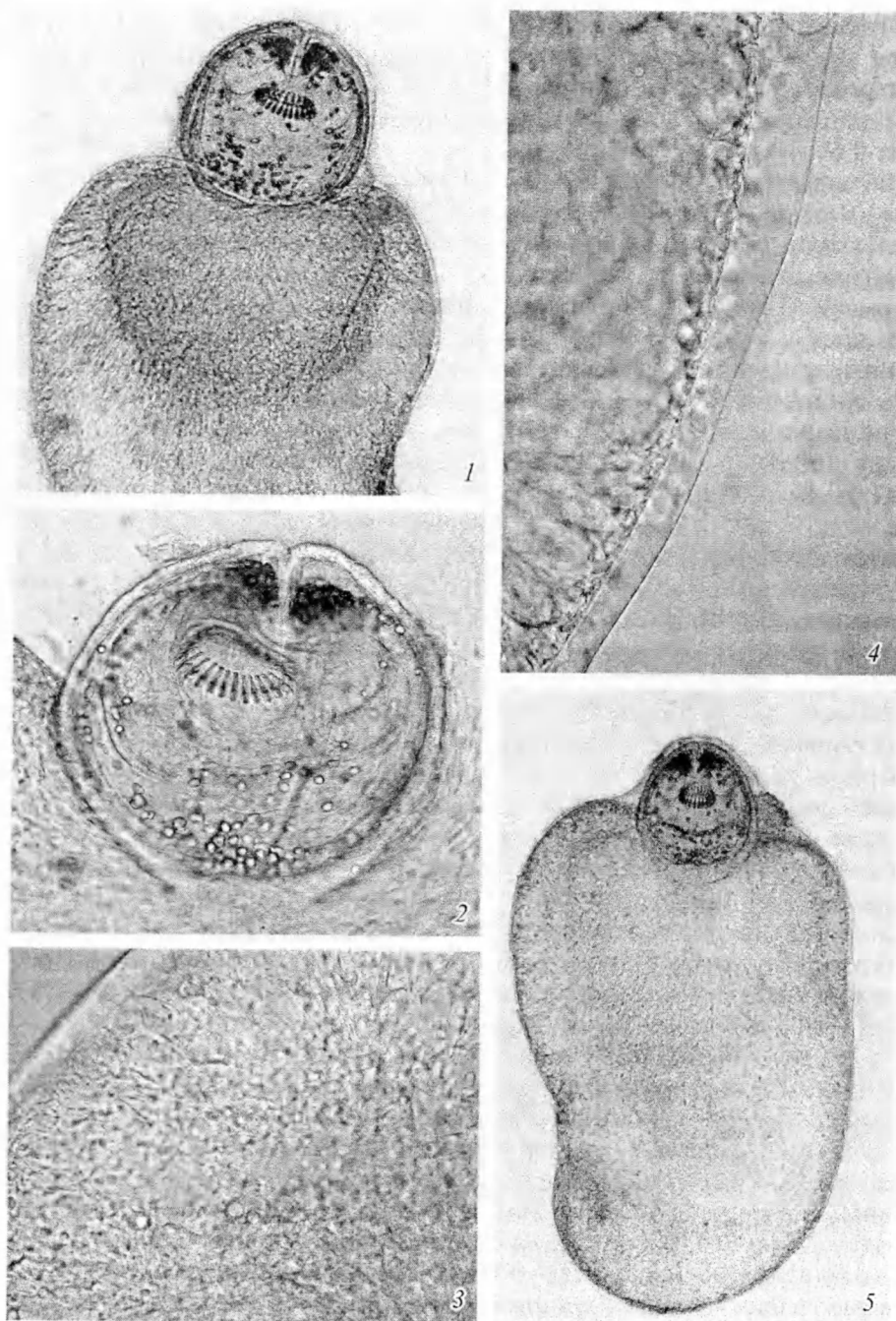


Рис. 2. Морфогенез церкоцисты *Staphylocystis furcata*.
 1 — циста цистцеркоида, 2 — проксимальная часть церкомера, 3 — кортикальная паренхима церкомера,
 4 — фибриллярная оболочка церкомера, 5 — дефинитивная церкоциста.
 Fig. 2. Morphology of the *Staphylocystis furcata* cercocyst.

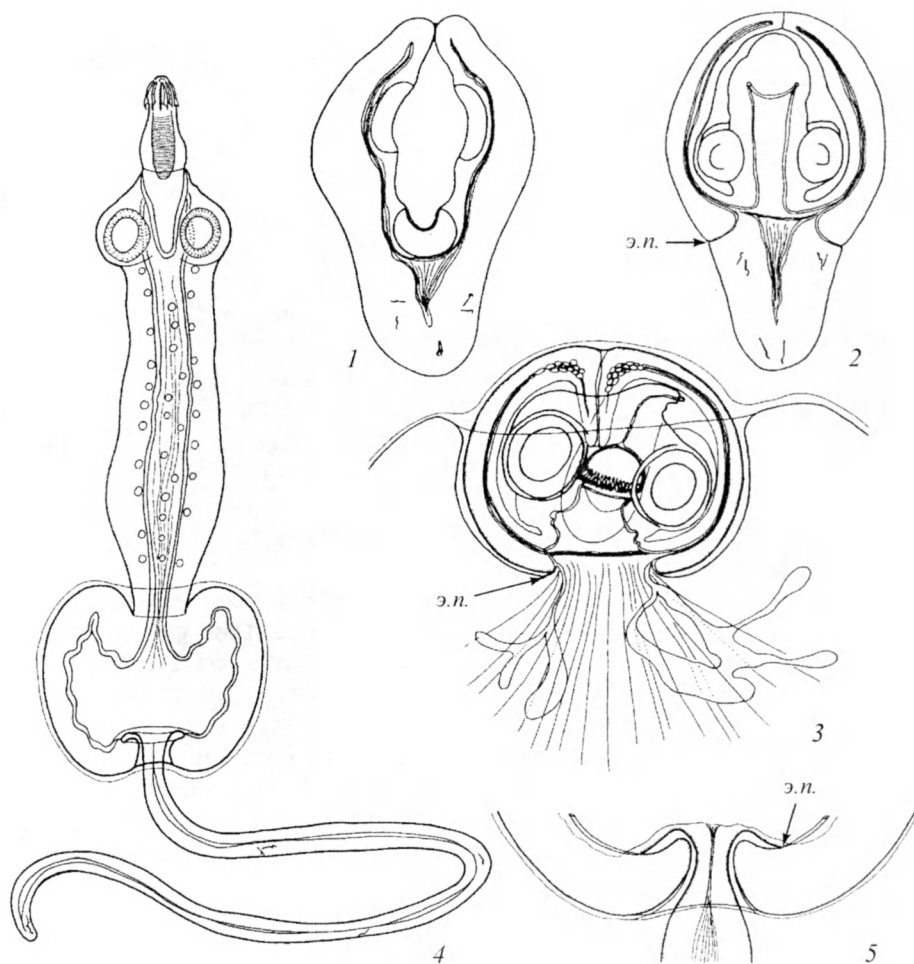


Рис. 3. Сравнительная морфология неоцистицеркоидов и эуцистицеркоидов Hymenolepididae. 1, 2 — эндогенный сколексогенез неоцистицеркоидов, 3 — незамкнутая циста неоцистицеркоида (церкоциста *Staphylocystis furcata*), 4 — экзогенный сколексогенез эуцистицеркоидов (филоцерк *Diorchis ransomi*), 5 — положение экскреторных пор в замкнутой цисте эуцистицеркоидов. э. п. — экскреторные поры.

Fig. 3. Comparative morphology of neocysticercoids and eucysticercoids of Hymenolepididae.

гинационного отверстия и около церкомерной борозды членения. На данной стадии между зачатками цисты и церкомера появляется церкомерная борозда членения, в которую открываются латеральные экскреторные поры (рис. 3, 2). Ширина личинки в области церкомерной борозды членения 0.12—0.15. Длина церкомера 0.14—0.16. В церкомере нет первичной лакуны, его медула заполнена крупными клетками. На стадии формирования хоботковых крючьев начинается активный рост церкомера. Циста размером 0.22—0.25×0.28—0.31. На поверхности тегумента метацистоды выделяется фибриллярная оболочка, которая сохраняется в течение всего последующего развития (рис. 2, 4).

Сколексогенез завершается на 12 день развития. Циста, 0.22—0.25×0.15—0.21, уплощена в дорсовентральном направлении (рис. 1, 8; 2, 1).

В ее передней части находится небольшая вырезка. Инвагинационный канал (0.43—0.5) внутри конусовидного переднего замыкательного клапана, глубоко погруженного в полость цисты. В паренхиме цисты по обеим сторонам инвагинационного канала находятся два скопления известковых телец (рис. 2, 1). Еще одно их скопление приурочено к задней части цисты. Задний замыкательный клапан отсутствует, в результате чего в задней части циста остается незамкнутой. Ширина этой открытой части цисты 0.06—0.08. Сколекс метацестоды сформирован: хоботок втянут в хоботковую сумку, присоски и хоботковые крючья дефинитивной формы и размеров (0.5—0.8×0.5—0.7 и 0.025—0.028 соответственно). Хоботковые крючья не инвертированы.

В течение всего сколексогенеза и по его завершении продолжается активный рост церкомера. Его передняя часть расширяется и становится шире цисты. В церкомере нет первичной лакуны, он заполнен паренхимой, в которой выделяются медуллярная и кортикальная области (рис. 2, 2). Первая, прилегающая к задней «открытой» части цисты, заполнена крупными клетками. В нее иногда проникают дивертикулы экскреторных сосудов, анастомозирующие между собой и образующие ретикулум (рис. 3, 3). При этом циртоциты за пределами цисты не обнаружены. Кортикальная паренхима церкомера заполнена рыхло расположенными фибриллярными волокнами (рис. 2, 3). Поскольку метацестода окружена сплошной фибриллярной оболочкой, из-за разрастания церкомера циста частично или полностью вдавливаются в его переднюю часть. В тегументе церкомера отсутствуют мышечные волокна, что объясняет его неподвижность. Обычно циста не полностью окружена церкоммером (рис. 2, 5), однако у некоторых цистицеркоидов циста находится в чашевидном углублении переднего края последнего. Размеры церкомера увеличиваются с возрастом личинки, достигая максимальных значений 3.4×1.8 .

ОБСУЖДЕНИЕ

Очевидно, что цистицеркоиды *Staphylocystis* принадлежат к одному и тому же морфо-функциональному типу метацестод, что и цистицеркоиды *Rodentolepis* Spassky, 1954 (Caley, 1974). У цистицеркоидов этих Нуменолепидинае отсутствует задний замыкательный клапан цисты, из-за чего циста незамкнутая, а мешковидный церкомер, в паренхиме которого отчетливо дифференцированы два слоя, кортикальный и медуллярный, значительно шире цисты. В ларвогенезе этих цестод также прослеживается много общих черт: приостановка развития первичной лакуны, инвагинация зачатка сколекса в задний, недифференцированный отдел личинки; эндогенный сколексогенез; выпадение морфогенеза экскреторного атриума, поздняя дифференциация церкомера и разрастание его передней части (Joyeux, Kobozief, 1928; Goodchild, Stullken, 1970; El-Refaii et al., 1973; Caley, 1974; Chowdhury, De Rycke, 1976). Существенно, что ранняя инвагинация зачатка сколекса в зачаток цисты происходит также в личиночном развитии других гименолепидид млекопитающих — *Coronacanthus integra* (Hamann, 1891) (Mrazek, 1916) и *Hymenolepis diminuta* (Rothman, 1957; Hurd, Burns, 1994). Эндогенный сколексогенез обнаружен нами при эксперименталь-

ном изучении развития цистицеркоидов *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947. Очевидно, что ранняя инвагинация зачатка сколекса является характерной особенностью личиночного развития Hymenolepididae — автохтонных паразитов млекопитающих.

Для ларвоцист цестод млекопитающих Вийо описал личиночный род *Cercocystis* Villot, 1882 с типовым видом *C. tenebrionis* Villot, 1882, который был создан автором для личинок цестод, обнаруженных Штейном в 1875 г. у жуков *Tenebrio molitor*. При этом Вийо предположил, что *C. tenebrionis* является личинкой *Taenia microstoma* (= *Rodentolepis microstoma*). Поскольку зоологические названия личиночных родов в последующем стали использовать в качестве нарицательных для обозначения их морфологических типов (Скрябин, Матевосян, 1942), то следует считать, что морфологический тип «церкоцисты» создан для метацестод гименолепидид млекопитающих. Скрябин и Матевосян (1942) охарактеризовали церкоцисту как цистицеркоид гименолепидид с хвостоподобным церкомером, длина которого превышает длину цисты. Тем самым данный тип цистицеркоидов был выделен по количественному признаку. Поскольку авторы (Скрябин, Матевосян, 1945) на рисунке, иллюстрирующем морфологию церкоцисты, изобразили цистицеркоид *Drepanidolepis anatine* (Скрябин, Матевосян, 1945: рис. 16), то в последующем в отечественной литературе всех цистицеркоидов Hymenolepididae птиц со жгутовидным церкомером без боковых отростков стали относить к морфологическому типу церкоцисты (Спасский, 1963; Спасская, 1966).

Цистицеркоидов гименолепидид млекопитающих и гименолепидид птиц объединяет лишь присутствие неотделяющегося в процессе личиночного развития церкомера. Между тем эти две группы цистицеркоидов существенно отличаются морфологией и особенностями морфогенеза. Цистицеркоиды Hymenolepidinae млекопитающих принадлежат к группе неоцистицеркоидов (Гуляев, 1997). Для них характерно отсутствие экскреторного атриума, что вызвано ранней инвагинацией зачатка сколекса, установившей новые морфофункциональные связи между церкомером и развивающейся перспективной частью тела. Это в свою очередь определяет отсутствие заднего замыкательного клапана цисты и внешнее положение экскреторных пор, которые не погружены внутрь цисты (рис. 3, 3). Кроме того, эксцистирование неоцистицеркоидов, как показали наши наблюдения, происходит без инвагинации сколекса. К этой же группе цистицеркоидов, кроме церкоцист *Rodentolepis* и *Staphylocystis*, принадлежат уроциста *Urocystis* (Pseudhymenolepidinae) и цистицеркоид *Hymenolepis* (s. str.).

В отличие от неоцистицеркоидов у цистицеркоидов гименолепидид птиц (например, *Diorchis*, *Microsomacanthus*, *Fimbriaria* и др.) сколекс развивается экзогенно, до инцистирования метацестоды (рис. 3, 4). Кроме того, у них имеется воронковидный задний замыкательный клапан с глубоко погруженными внутрь цисты экскреторными порами (рис. 3, 5). Причем в отличие от неоцистицеркоидов эксцистирование этих метацестод сопровождается инвагинацией сколекса, а тегумент церкомера лишен фибриллярной оболочки. Очевидно, что цистицеркоиды гименолепидид водоплавающих птиц со жгутовидным или нитевидным неотделяющимся церкомером без боковых отростков принадлежат к самостоятельному мор-

фологическому типу эуцистицеркоидов, для которого мы предлагаем название филоцерк (*Filocercus*), отражающее форму церкомера (от лат. *filum* — нить).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 05-04-48615).

Список литературы

- Гуляев В. Д. 1997. Классификация метацестод как система жизненных форм паразитических личинок цестод. Бюл. МОИП. 102 (2): 26—33.
- Ишигенова Л. А. 2002. Жуки рода *Geotrupes* как промежуточные хозяева гименолепидных цестод рода *Staphylocystis* Северо-Восточного Алтая. В кн.: Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Матер. межрегион. науч. конф. Новосибирск. 77—79.
- Крестянинов Ю. С. 1973. Террариум для содержания наземных моллюсков. В кн.: Вопросы зоологии. Вып. 3. Челябинск. 26—29.
- Скрябин К. И. Матевосян Е. М. 1942. Стадии постэмбрионального развития цестод сем. *Hymenolepididae* и опыт установления морфологических типов их ларвоцист. Докл. АН СССР. Нов. сер. 35 (3): 89—92.
- Скрябин К. И., Матевосян Е. М. 1945. Ленточные гельминты — гименолепидиды — домашних и охотничье-промысловых птиц. М.: ОГИЗ. 488 с.
- Спасская Л. П. 1966. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука. 698 с.
- Спасский А. А. 1963. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц. Ч. 1. Основы цестодологии. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР. 417 с.
- Caley J. E. 1974. The functional significance of scolex retraction and subsequent cyst formation in the cysticeroid larva of *Hymenolepis microstoma*. *Parasitology*. 68 (2): 207—227.
- Chowdhury N., De Rycke P. H. 1976. Morphogenesis of calcareous corpuscles in *Hymenolepis microstoma* (Cestoda, Cyclophyllidae) during early post-embryonic development. *Acta Parasit. Polon.* 24 (10): 93—102.
- El-Refaii A. H., Hiepe T., Nickel S., Ribbeck R. 1973. New potential intermediate hosts for the tapeworm *Hymenolepis nana* Siebold, 1853. *Acta Parasit. Polon.* 21 (15): 263—268.
- Goodchild C. D., Stullken R. E. 1970. *Hymenolepis microstoma*: cysticeroid morphogenesis. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 89 (2): 224—229.
- Hunkeler P. 1973. Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta. *Rev. suisse. zool.* 80 (4): 809—930.
- Hurd H., Burns I. 1994. Observations on the axenic culture of metacestodes of *Hymenolepis diminuta*. *Can. Journ. Zool.* 72: 618—623.
- Jourdane J. 1975. Variations biogéographique des hôtes intermédiaires dans les cycles d'*Hymenolepis* (Cestoda) parasites de Sorisidés. *Acta Parasit. Polon.* 23 (20): 247—251.
- Jourdane J. 1977. Ecologie du développement et de la transmission des plathelminthes parasites de Soricidae Pyrénéens. *Mém. mus. nat. d'hist. nature., sér. A, zool.* 103: 1—171.
- Joyeux C., Baer J.-G. 1936. Quelques helminthes nouveaux ou peu connus de la musaraigne *Crocidura russula* Herm. *Rev. suisse zool.* 43 (2): 25—50.
- Joyeux C., Kobozief N. I. 1928. Recherches sur l'*Hymenolepis microstoma* (Dujardin, 1845). *Ann. Parasitol.* 6: 59—79.
- Kisielewska K. 1959. A new intermediate host of *Staphylocystis furcata* (Stieda, 1862) Spassky, 1950, and some data on the formation of larvocysts of this tapeworm. *Acta Parasit. Polon.* 7 (5): 133—142.

- Mrázek A. 1916. Cestoden — Stadien II. Die morphologische bedeutung der cestoden-larven. Zool. Jahrbuch. Anat. 39: 515—584.
- Prokopic J., Karapšanski I. 1973. The larval stages of several cestodes from beetles (Coleoptera) in Bulgaria. Helminthologia. 14 (1—4): 171—181
- Ryšavý B., Prokopic J. 1965. Neue zwischenwirte des bandwurmes *Staphylocystis furcata* Stieda, 1862 (Hymenolepididae). Z. Parasitenkunde. 25: 371—374.
- Rothman A. H. 1957. The larval development of *Hymenolepis diminuta* and *H. citelli*. Journ. Parasitol. 43 (6): 643—648.

MORPHOGENESIS OF THE STAPHYLOCYSTIS FURCATA CYSTICERCOID (CYCLOPHYLLIDEA, HYMENOLEPIDIDAE)

V. D. Gulyaev, L. A. Ishigenova, S. A. Kornienko

Key words: Cestoda, morphogenesis, Cyclophyllidea, Hymenolepididae, *Staphylocystis furcata*.

S U M M A R Y

The morphogenesis of the *Staphylocystis furcata* (Stieda, 1862) cysticercoids has been studied in the experimentally infected beetles *Geotrupes stercorosus* and their structural and ontogenetic features have been described. At the initial stage of its development metacestode of *S. furcata* forms lacuna primitiva. The primordium of scolex invaginates early into the posterior part of the larva, and then the scolex develops in the cyst cavity. There is only an anterior obturator valve developing in the cyst. Posterior obturator valve is absent, that results in the cyst remaining unlocked and the cercomer does not separate from the cyst. There is no lacuna primitiva in the cercomer. The tegument of metacestode gets covered with a solid fibrous layer at the final stage of morphogenesis. It makes the cyst partly or completely pressed in the anterior part of the cercomer when it grows. The similarity between *S. furcata* cysticercoids and morphologically related cysticercoids Hymenolepididae has been analysed.