

УДК 576.895.121

К ВОПРОСУ О ВЗАИМОРАСПОЛОЖЕНИИ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ У НЕКОТОРЫХ ТРЕХСЕМЕННИКОВЫХ ГИМЕНОЛЕПИДИД

© 2019 г. А. К. Галкин

Зоологический институт РАН Университетская наб., 1, СПб., 199034 Россия
e-mail: galkin_vermes@zin.ru

Поступила 03.08.2017 г.

Произведена верификация имеющихся в литературе (Скрябин, Матевосян, 1945; Спасский, 1959) схем топографических взаимоотношений гонад трехсеменниковых гименолепидид. Схемы 9 из 15 модификаций в большей или меньшей степени не соответствуют анатомии члеников своих «эталонных» видов – прежде всего, это касается положения центра женских желез и среднего семенника относительно средней линии членика. Показано, что для II (вигисоидной) модификации характерна варибельность расположения семенников – от острого угла вершиной назад до линейного поперек членика. Восстановлена самостоятельность XI (пржевальскоидной) модификации по Скрябину и Матевосян, 1945. Дополнительно выделены 2 новые модификации – XVIII (монопостойдная), с «эталонным» видом *Diploposthe monoposthe* (Dubinina, 1953), и XIX (скрябиноидная), с «эталонным» видом *Microsomacanthus skrjabini* Spasskaja, 1963.

Ключевые слова: цестоды, Hymenolepididae, половые железы, топография.

DOI: 10.1134/S0031184719010022

Семейство Hymenolepididae Ariola, 1899 насчитывает около 850 видов и является самым богатым по видовому составу семейством цестод (Czaplinski, Vaucher, 1994). Многочисленную группу составляют в нем трехсеменниковые виды, у которых отсутствуют дополнительные структуры копулятивного аппарата. Долгое время все эти виды относили к роду *Hymenolepis* Weinland, 1858: О. Фурманн, ведущий специалист по цестодам рубежа XIX–XX вв., считал его «неделимым». Для облегчения определения видов столь громоздкого рода он предложил учитывать взаиморасположение половых органов в членике (Fuhrmann, 1932).

В отечественной литературе используется классификация вариантов топографических взаимоотношений половых желез трехсеменниковых гименолепидид, созданная Скрябиным и Матевосян (1945). Одновременно авторы разработали в деталях типологию хоботковых крючьев – очень важного для систематики всего семейства признака. Они даже составили таблицу для определения выделенных типов крючьев.

Современная система гименолепидид восходит к ревизии Спасского и Спасской (1954). Ими выделено большое число новых родов, в диагнозы которых включены как морфологические модификации хоботковых крючьев, так и модификации взаимо-

расположения гонад, согласно номенклатуре Скрябина и Матевосян (1945). Позднее Спасский (1959) внес ряд изменений в диагностику, нумерацию и графическую схему вариантов топографии гонад. В обновленной трактовке этот признак использован в монографиях 1960-х гг. (Спасский, 1963; Спасская, 1966) – основополагающих отечественных сводках по группе.

Оценивая на основе накопленного опыта систематическое значение топографии гонад, Спасский (1959) подтвердил, что этот признак, в комплексе с другими, «должен быть отражен в родовых и видовых диагнозах». Однако в диагнозах родов, даже небольших по объему (*Drepanidotaenia* Railliet, 1892; *Hamatolepis* Spassky, 1962), можно встретить 2–3, а то и более вариантов расположения желез. Для рода *Monosaccanthes* Czaplinski, 1967 их приведено 5 (Максимова, 1989). Нередко топографические взаимоотношения описывают «своими словами», без ссылки на их соответствие выделенным типам (Спасский, Юрпалова, 1965; Максимова, 1989; Ryzhikov et al., 1985). Можно напомнить и замечание Скрябина и Матевосян (1945) о том, что установленные ими модификации взаиморасположения гонад «не являются совершенными».

Очевидно, что более широкое использование классификации вариантов топографии гонад невозможно без ее пересмотра. Кратко рассмотрим этапы ее разработки.

История классификация взаиморасположения половых желез

Разнообразие топографических отношений гонад в члениках цестод рода *Hymenolepis* впервые отобразил Фурманн (Fuhrmann, 1932. Fig. 111). Его «Схема расположения семенников у трехсеменниковых видов Hymenolepididae» включает 10 вариантов («диспозиций»), которые обозначены латинскими буквами (a–k). В члениках четырех вариантов (a–d) семенники располагаются в форме треугольника. У видов, относящихся к остальным вариантам, семенники лежат в поперечную линию, но их положение относительно женских желез и экскреторных сосудов варьирует. Отмечено последовательное смещение женских желез в апоральную сторону (варианты h, i, k). Для каждого из вариантов автор указывает 1, реже 2 вида червей с соответствующим положением половых желез.

К недостаткам «Схемы» Фурманна следует отнести отсутствие единообразия в изображении члеников, прежде всего их пропорций. Женские железы показаны только у вариантов с расположением семенников в поперечную линию (при этом форма яичника зачем-то детализирована), на половине схем не отмечена поральная сторона, т. е. не показана половая бурса.

Скрябин и Матевосян (1945), классифицируя топографию гонад, различают уже 14 вариантов (модификаций), 10 из которых полностью соответствуют таковым Фурманна (таблица). За «эталон» той или иной топографической модификации гонад авторы принимают конкретный вид паразита, в соответствии с принятой ими системой группы. Из 10 «диспозиций» Фурмана для 4-х (a, c, f, k) «эталонными» оставлены указанные им виды, для остальных они зачем-то заменены, далеко не всегда в лучшую сторону. Каждый топографический вариант, кроме номера (римской цифры), получил обозначение по своему «эталонному» виду (модификация I названа «коронулоидной», по *Dicranotaenia coronula* (Dujardin, 1845); модификация II – «вигисоидной», по *D. vigisi* Skrjabin et Mathevossian, 1943, и т. д.).

Сравнительное обозначение топографических отношений половых органов трехсемянниковых гименолепидид

Скрябин, Матевосян, 1945	Fuhrmann, 1932
I коронулоидная	a
II вигисоидная	d
III коллароидная	b
IV эвансоидная	—
V мегалопсоидная	c
VI лонгивагиноидная	g
VII диминутоидная	e
VIII сетигероидная	h
IX микроцефалоидная	f
X нирокоидная	—
XI пржевальскоидная	i
XII ланцеолятоидная	k
XIII биакулеатоидная	—
XIV псевдоинфлятоидная	—

Авторы разработали оригинальные схемы члеников, которые формализованы значительно строже, чем у Фурманна. Для каждого из вариантов приведено положение всех желез, как мужских, так и женских. При этом форма яичника передана условно, как бы на ранних этапах развития (кроме модификации VI, где резко поперечно вытянутый яичник срисован с варианта «g» Фурманна). Половые бурсы также показаны на схемах всех модификаций, причем выделяющаяся по длине bursa у модификации IX копирует вариант «b» Фурмана (остальные изображены очень короткими). Пропорции члеников укладываются в 2 группы. Отношение длины члеников к их ширине для модификаций, приуроченных к роду *Dicranotaenia* Railliet, 1892 (I–IV, с треугольным расположением семенников), показано вдвое большим, чем для остальных.

Из четырех дополнительно предложенных модификаций у одной (эвансоидная – IV) семенники образуют прямой угол, обращенный порально. У прочих они залегают в линию поперек членика. Установлено поральное смещение женских желез (биакулеатоидная – XIII и псевдоинфлятоидная – XIV модификации). Расположение женских желез в одной дорсо-вентральной плоскости с апоральным семенником обозначено как нирокоидная (X) модификация.

Признавая валидными 3 рода трехсемянниковых гименолепидид, Скрябин и Матевосян ведут нумерацию топографических модификаций гонад от рода *Dicranotaenia* (I–IV) через род *Hymenolepis* (V–IX) к роду *Drepanidotaenia* (X–XIV). Таким образом, для каждого из родов предполагается наличие 4–5 разных модификаций.

Принятая Скрябиным и Матевосян система сем. Hymenolepididae не выдержала проверки временем: менее чем через 10 лет Спасский, Спасская (1954) разработали новую, оригинальную систему, в которую продолжали вносить дополнения и в дальнейшем.

В отличие от взглядов Скрыбина и Матевосян (1945) на систему гименолепидид, их классификации крючьев и топографических взаимоотношений половых желез прочно вошли в научный обиход. Последняя была доработана Спасским (1959), который привел все схемы члеников в единый вид, включил в них дополнительный элемент – топографию вагины (или семяприемника), уточнил текстовые характеристики в модификациях и подчеркнул, что за положение яичника следует принимать «положение анатомического центра этого органа, который имеет более постоянное положение, чем /.../ орган в целом». Родовую принадлежность «эталонных» видов он привел в соответствии с собственной системой группы.

Два типа, XI (пржевальскоидный) и XII (ланцеолятоидный), объединены Спасским под № XI и названием «ланцеолятоидный»: по его мнению, они «нередко переходят один в другой в процессе онтогенеза». Дополнительно установлены два новых – для паразитов млекопитающих XII (парвоидный, с треугольным расположением семенников и апоральным смещением женских желез) и для паразитов птиц – XV (арктикоидный), по топографии желез соответствующий VIII (сетигероидному), но с прохождением вагины не впереди двух поральных семенников, а между ними. В итоге, порядковые номера и названия модификаций топографических отношений гонад в монографии Скрыбина и Матевосян и в работах А.А. и Л.П. Спасских, опубликованных позже 1959 г., совпадают только до № X включительно.

Главным достоинством «Схемы» Фурмана является то, что варианты расположения гонад сгруппированы с учетом их основных топографических особенностей: 4 варианта (a–d) характеризуют виды с треугольным расположением семенников, 3 варианта (e–g) – виды со срединным положением женских гонад и 3 варианта (h–k) – виды с последовательным смещением их от средней линии членика.

Скрыбин и Матевосян применили другой подход. Распределив модификации гонад по родам, признаваемым ими валидными, они пронумеровали их в порядке возрастания от рода к роду. Нумерация ставилась в зависимость от рода паразита. Когда же из рода *Hymenolepis* было выделено множество новых родов, такая нумерация лишалась внутреннего смысла. В 1959 г. вряд ли было оправдано сохранить ее неизменной для первого десятка ранее выделенных модификаций с тем, чтобы нарушить на втором десятке.

Что касается прохождения вагины, то оно определяется прежде всего положением женских половых желез. Если поральнее женских гонад расположен всего 1 семенник, вагина всегда проходит впереди него, что указано в характеристиках 6 модификаций (II, III, V, VI, VII, IX). Если поральнее женских желез лежат 2 семенника, то у 3-х модификаций (VIII, X, XII) она проходит впереди обоих семенников. Выделяя арктикоидную (XV) модификацию на основе прохождения вагины, Спасский никак не обосновывает использование этого признака, формально не относящегося к топографии половых желез.

Необходимость самого широкого использования признака топографических взаимоотношений гонад гименолепидид в систематических целях представляется несомненной. Но в опубликованных схемах и характеристиках модификаций накопились противоречия и упущения. Так, легко убедиться, что положение яичника и желточника по Фурману (диспозиции «e» и «f») и по Скрыбину, Матевосян (VII и IX модификации) заметно различается. Для X и XII модификаций положение среднего семенника по

Скрябину, Матевосян принципиально отлично от того, что показано Спасским. Требуется верификация имеющихся схем путем сплошной их сверки с анатомией члеников «эталонных» видов.

При подготовке работы сведения анатомического плана собраны из литературы – сводок (Спасская, 1966; Yamaguti, 1959; Czaplinski, Vaucher, 1994), первоописаний (Дубинина, 1953; Skryabin, 1914) и переисследований (Галкин, 1997; Маско, 1959) видов. Рисунки члеников, заимствованные у разных авторов, подвергнуты целенаправленной переработке. Из них удалены не относящиеся к топографии половых желез подробности; при необходимости рисунки даны в зеркальном изображении. Для установления «координат» той или иной половой железы в членике, что и определяет их взаиморасположение, на всех схемах обозначена средняя линия членика (ось симметрии, «нулевой меридиан»).

Схемы всех модификаций взаиморасположения половых желез, как откорректированные нами, так и не нуждающиеся в уточнении, будут приведены в следующей публикации. В ней предполагается дать обзор разнообразия топографических вариантов.

Результаты анализа взаиморасположения половых желез у «эталонных» видов

I (коронулоидная) модификация (рис. 1). Из схемы Фурманна следует, что у диспозиции «а» треугольник, образуемый семенниками, обращен вершиной вперед. Скрябин и Матевосян (1945) приписали семенникам *Dicranotaenia coronula*, «эталонного» вида модификации I, «характер равнобедренного треугольника», представив соответствующую схему (рис. 1, а). Спасский (1959) заимствовал топографию желез из схемы 1945 г. (рис. 1, б), но перефразировал описание, сохранив, однако, его смысл. Он подчеркнул, что «анатомический центр яичника» лежит «позади среднего семенника». Впоследствии Спасский (1963), не меняя графической схемы, заменил последние цитируемые слова на: «позади (и порально) среднего семенника». Мало того, что с 1963 г. схема коронулоидной модификации перестала соответствовать ее словесному описанию, положение анатомического центра яичника и среднего семенника оказалось неопределенным, не привязанным к средней линии членика (описание Скрябина и Матевосян, 1945 и Спасского, 1959 подразумевало, что средний семенник и центр яичника лежат на этой линии). В действительности центр женских половых желез у *D. coronula* находится на средней линии членика, а средний семенник смещен в апоральную сторону на расстояние, не меньшее его диаметра – что наблюдается с самого начала закладки семенников. Треугольник, образуемый семенниками, никак не может быть назван равнобедренным – он неравнобедренный, близкий к прямоугольному (рис. 1, в).

II (вигисоидная) (рис. 2). На ее схеме Скрябин и Матевосян (1945), в отличие от Спасского (1959), отразили очень важную особенность члеников с расположением мужских желез в виде треугольника вершиной назад – их значительную длину (рис. 2, а). «Эталонный» вид II модификации, *Dicranotaenia vigisi*, ныне обозначается как *Microsomacanthus styloides* (Fuhrmann, 1906) Spassky et Spasskaja, 1954. В гермафродитных члениках вида семенники образуют равнобедренный прямоугольный треугольник.

Хорошо исследованный типовой вид рода *Retinometra* Spassky, 1955, *R. giranensis* (Sugimoto, 1934), дает наглядный пример непостоянства конфигурации семенников при строго медианном положении женских желез и среднего семенника. В молодых члениках *R. giranensis* зачатки семенников залегают в виде равнобедренного треуголь-

Коронулоидная (I)

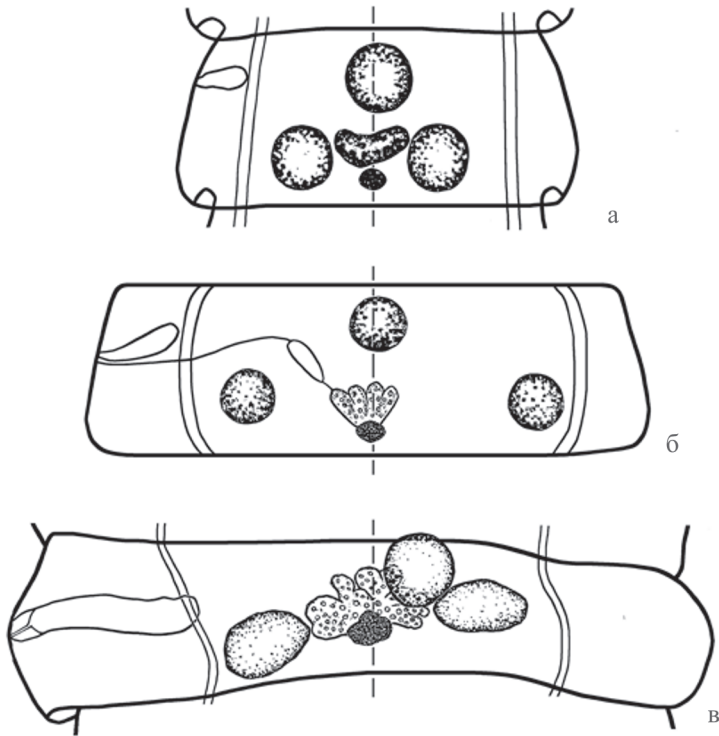


Рис. 1. Коронулоидная (I) модификация.

а – схема по Скрыбину и Матевосян (1945); б – по Спасскому (1959),
в – половозрелый членик *Dicranotaenia coronula* (из Czaplinski, Vaucher, 1994, с изменениями).

ника, форма которого может быть разной – остроугольной, прямоугольной, тупоугольной. В половозрелых члениках боковые семенники, как правило, отгесняются кзади яичником, и мужские железы принимают линейное расположение. При этом женские железы находятся впереди всех трех семенников (Спасская, 1966) (рис. 2, в, г).

Таким образом, на схеме II модификации необходимо отразить варианты разнообразия формы равнобедренного треугольника вершиной к заднему краю членика, образуемого семенниками. В члениках, длина которых не намного меньше ширины (или квадратной формы, или поперечно вытянутых), средний семенник может значительно отстоять назад – и мужские железы образуют острый угол. В коротких (или сократившихся) члениках семенники выстраиваются под тупым углом или лежат в один поперечный ряд (что представляет собой развернутый угол) (рис. 2, д). Пропорции членика меняются в ходе его созревания – в сторону уменьшения его относительной длины.

Спасский (1959) утверждает, что II модификация «легко переходит» в VI, лонгивагиноидную (Рис. 3). Более осторожно пишет Спасская (1966): она отмечает, что в стробиле *Retinometra giranensis* половые железы в некоторых члениках соответствуют по топографии не II-му, а «приближаются к VI (лонгивагиноидному) типу». Это «приближение», однако, ограничено топографией лишь мужских желез (см. ниже).

Бигисоидная (II)

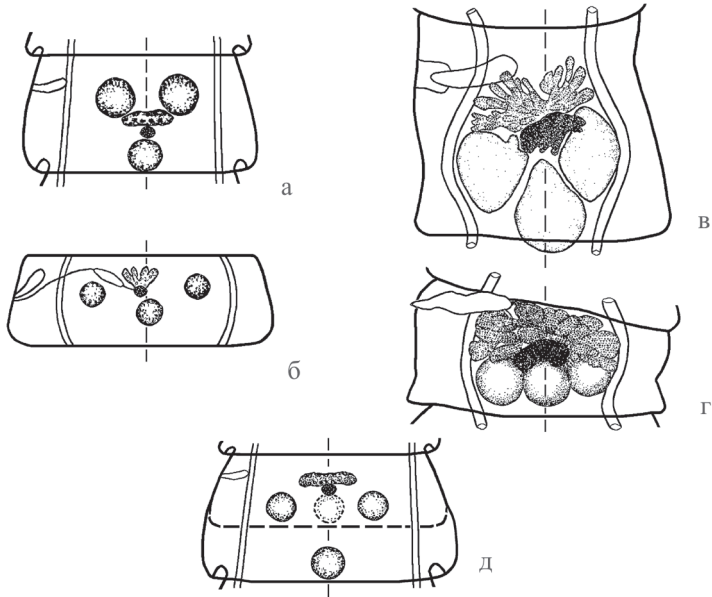


Рис. 2. Вигисоидная (II) модификация.

а, б – то же, что на Рис. 1; в, г – половозрелые членики стробилы *Retinometra giranensis* с различным расположением семенников (из Спасской, 1966, с изменениями); д – схема, отражающая варианты расположения семенников (от острого угла вершиной назад до линейного поперек членика) (оригинал).

Лонгивагиноидная (VI)

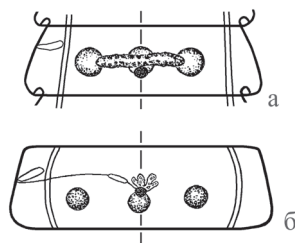


Рис. 3. Лонгивагиноидная (VI) модификация.

а, б – то же, что на Рис. 1.

Схемы III (коллароидной) и IV (эвансоидной) модификаций, у которых семенники располагаются под прямым углом, не требуют корректировки.

Женские железы видов, относимых к III модификации, лежат на средней линии членика; вершина угла, образуемого семенниками, находится в апоральном заднем углу членика. У IV модификации, крайне редкой (по Спасскому, 1959, найденной «один раз у кроликов в Англии»), женские железы смещены апорально, а семенники занимают положение, обратное III модификации (с вершиной в поральном переднем углу).

III модификация широко распространена среди гименолепидид, но ее «эталонный» вид, *Dicranotaenia collaris* (Batsch, 1786), Скрыбин и Матевосян выбрали крайне не-

удачно. Он относится к числу **species inquirenda** – скорее всего, при описании в XVIII в. его собрали из фрагментов стробил разных видов. Соответственно, и род *Muxolepis* Spassky, 1959, типовым видом которого Спасский (1959) избрал *D. collaris*, не считается валидным (Czaplinski, Vaucher, 1994). В то же время текстовая и графическая характеристика этой модификации очень четкие. У нее есть и «запасной» эталон – вид *Hymenolepis liguloides* Gervais, 1847 (типовой вид рода *Flamingolepis* Spassky et Spasskaja, 1954), принятый Фурманом в качестве образца для «диспозиции b», которая соответствует III модификации Скрябина и Матевосян (1945).

V (мегалопсоидная) модификация, как демонстрирует ее «эталонный» вид, *Cloacotaenia megalops* (Nitzsch in Creplin, 1829) Wolffhugel, 1938, характеризуется медианным положением центра женских желез. Подобная картина имеет место у и других модификаций с треугольным расположением семенников – I, II и III. Напротив, средний семенник *C. megalops* смещен апорально (рис. 4, в). Т. о., топография женских желез и среднего семенника на имеющихся в литературе схемах не отвечает реалиям (рис. 4, а, б).

В отличие от модификации I, у модификаций III и V на одной поперечной линии лежат не латеральные семенники, а поральный и средний. Апоральный семенник у них сдвинут вперед. Модификации III и V объединяет смещение среднего семенника апорально и апорального – вперед. У модификации V такое смещение выражено значительно меньше, чем у III: семенники здесь составляют тупой угол с вершиной, занимающей апоральное положение. У модификации III апоральные семенники лежат друг за другом на одной продольной линии – в результате чего мужские железы образуют прямой угол. Скрябин и Матевосян (1945) отмечают, что у семенников «прямой угол, как правило, сохраняется весьма константно». Напротив, Спасский (1959) допускает их переход в пределах одной стробилы от прямоугольного взаиморасположения «в III или VII типы». О модификации VII речь будет идти ниже. Что касается расположения семенников в члениках одной стробилы как в виде тупоугольного треугольника (V модификация), так и под прямым углом (III модификация), то подобные случаи встречаются, например, у ряда видов родов *Sobolevicanthus* Spassky et Spasskaja, 1954 (*S. gracilis* (Zeder, 1803), *S. dafilae* (Polk, 1942)) и *Passerilepis* Spassky et Spasskaja, 1954 (Спасская, 1966). При этом непосредственной связи конфигурации семенников с пропорциями членика не прослеживается, как это имеет место у модификации II. У других видов взаиморасположение мужских желез различно уже с ранних стадий их развития, и перехода от III модификации в V не происходит. Так, у *Passerilepis passeris* (Gmelin, 1790) зачатки семенников располагаются в виде тупоугольного треугольника (Спасская, 1966. Рис. 346-3), тогда как у *P. crenata* их закладка сразу происходит под прямым углом – 1 порально и 2 апорально, один позади другого (Галкин, 1979). Последняя картина наблюдается также в стробиле *Echinolepis carioca* (Magalhaes, 1898) – типичного вида рода *Echinolepis* Spassky et Spasskaja, 1954.

VI (лонгивагиноидную) модификацию Скрябин и Матевосян (1945) характеризуют так: «Семенники располагаются по одной горизонтали, а женские железы имеют строго медианную локализацию». Ее «эталонным» видом они назначили *Dicranotaenia longivaginata* Fuhrmann, 1906, ныне обозначаемый как *Retinometra* (?) *longivaginata* (Fuhrmann, 1906) Spasskaja, 1966. Спасский (1959) внес в характеристику важное уточ-

нение: желточник расположен «в одной сагиттальной плоскости со средним семенником».

Определяющим признаком VI модификации представляется не линейное расположение семенников (боковые из них могут до $\frac{1}{2}$ своего диаметра смещаться вперед от среднего), а нахождение анатомического центра яичника и желточника в одной сагиттальной плоскости со средним семенником (рис. 3, а). Таким образом, женские железы II и VI модификаций занимают принципиально разное положение: у II они лежат впереди семенников, когда как у VI – вентрально от них, в той же сагиттальной плоскости.

К лонгивагиноидной модификации относится топография ряда видов родов *Microsomacanthus* Lopez-Neyra, 1942 (*M. acus* Spassky et Jurpalova, 1964, *M. compressa* (Linton, 1892), *M. paramicrosoma* (Gasowska, 1931)), *Retinometra* (*R. serrata* (Fuhrmann, 1906)) и др.

VII (диминоидная) модификация, согласно Скрыбину и Матевосян (1945), характеризуется следующим положением гонад: «женские железы отделяют поральный семенник от двух апоральных». Спасский (1959) справедливо заметил, что «у *Hymenolepis diminuta*, имя которого положено в название типа [модификации – А. Г.], такое расположение желез встречается редко» – т. е. «эталонный» вид не очень подходит в качестве образца. О большой изменчивости в числе и положении семенников у этого паразита млекопитающих известно давно (Динник, Каменев, 1937; Мухин, 1967). Все же их число, превышающее три, для *H. diminuta* представляется скорее аномалией. Когда семенников три, то 1 из них чаще расположен порально от яичника, а 2 – апорально, но может встречаться и обратный порядок. У паразитов птиц с диминоидным взаиморасположением желез число семенников постоянно (= 3) и они лежат в поперечную линию, 1 порально и 2 апорально от женских гонад. Характеристику этой модификации следует дополнить указанием на то, что центр женских гонад находится на средней линии члена (рис. 5, в). Эту картину безупречно отражает схема «диспозиции е» Фурманна: она основана на топографии желез *Hymenolepis bisaccata* Fuhrmann, 1906 – вида, который ныне относится к роду *Sobolevicanthus* Spassky et Spasskaja, 1954 (Czaplinski, Vaucher, 1994).

Диминоидная модификация встречается у многих видов рода *Wardium* Mayhew, 1925 (Спасская, 1966; Максимова, 1989). К ней же, на наш взгляд, следует относить и случаи, когда семенники располагаются не строго поперек члена, а слегка диагонально (*Microsomacanthus pachycephala* (Linstow, 1872)), или когда апоральный из них «слегка сдвинут вперед». «Легким» смещением предлагаем назвать такое, когда оно не превышает половины диаметра семенника, как, например, у рода *Hamatolepis* Spassky, 1962. Более значительное смещение соответствует V модификации. Диминоидная модификация обнаруживается и у представителей своеобразного рода *Fimbriarioides* Fuhrmann, 1932, не имеющего наружной сегментации. Этот род относится к самостоятельному подсемейству гименолепидил (или даже семейству Fimbriariidae Wolffhugel, 1899), на которое классификация топографических модификаций гонад ранее не распространялась.

VIII (сетигероидная) модификация – схемы, представленные Скрыбиным, Матевосян (1945) и Спасским (1959) (рис. 6, а, б), также не соответствуют действительности. Средний семенник ее «эталонного» вида, *Tschertkovilepis setigera* (Froelich, 1789) Spassky et Spasskaja, 1954, расположен на средней линии члена. Женские железы

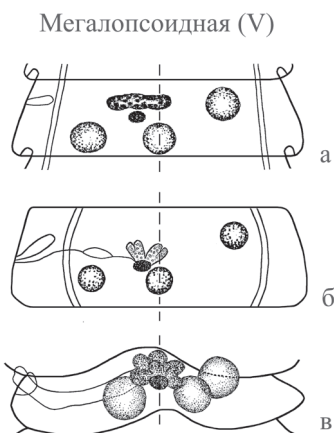


Рис. 4. Мегалопсоидная (V) модификация.
а, б – то же, что на Рис. 1; в – половозрелый членик
Cloacotaenia megalops (из Спасской, 1966,
с изменениями).

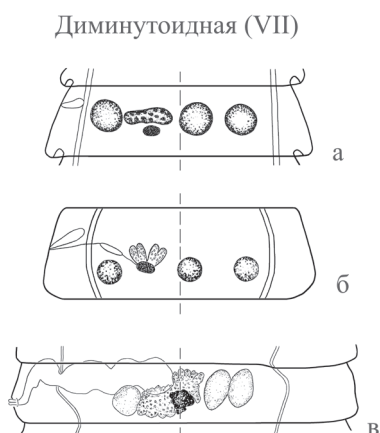


Рис. 5. Диминутоидная (VII) модификация.
а, б – то же, что на Рис. 1; в – половозрелый
членик *Hymenolepis diminuta* (из Czaplinski,
Vaucher, 1994, с изменениями).

лежат между средним и апоральным семенником так, что в половозрелых члениках их анатомический центр может соприкасаться с поральным полюсом последнего (рис. 6, в). Аналогичную топографию имеют половые железы *Echinocotyle (Mariicotyle) brachicephala* (Creplin, 1829) – типового вида подрода, выделенного Корнюшиным (1983). Интересно, что этой же модификации соответствуют и половые железы у видов рода *Hispaniolepis* Lopez-Neuza, 1942, характеризующегося асимметрией членика за счет разрастания его апорального края.

IX (микроцефалоидная) модификация, с «эталонным» видом *Oschmarinolepis microcephala* (Rud., 1819), характеризуется тем, что латеральные семенники сдвинуты здесь в латеральные поля членика, кнаружи от экскреторных сосудов. Однако положение женских гонад и среднего семенника на имеющихся схемах передано неточно. Центр женских гонад лежит на средней линии членика, тогда как средний семенник резко сдвинут в сторону апорального экскреторного сосуда (рис. 7, в). В отдельных члениках у *Osch. microcephala* встречаются 4 семенника (при этом «лишний» семенник залегает в среднем поле), может наблюдаться непостоянство в положении среднего семенника (иногда он оказывается сдвинутым поральнее женских желез) (Маско, 1959).

Схема X (ниркоидной) модификации по Скрыбину, Матевосян (1945) заметно отличалась от действительной картины – ошибку исправил Спасский (1959) (рис. 8, б). У «эталонного» вида, *Wardoides nyrocae* (Yamaguti, 1935), семенники расположены в поперечную линию, средний из них лежит на средней линии членика, а центр женских желез находится в одной сагиттальной плоскости с апоральным семенником. Расположение половых желез имеет здесь сходство с таковым у VIII (сетигероидной) модификации (рис. 6, в), с тем отличием, что женские железы несколько более сдвинуты в апоральную сторону.

XI (пржевальскоидная) модификация. Ее «эталонный» вид был описан без сколекса как *Hymenolepis przewalskii* Skrjabin, 1914; ныне он обозначается как *Tschertkovilepis krabbei* (Kowalewski, 1895) Czaplinski, Jarecka, 1967. В диагнозе модификации сведе-

ний о расположении семенников нет, но из схемы (рис. 9, а) следует, что средняя линия членика делит средний семенник на 2 неравных сегмента, как это изображено Скрыбыным (Skryabin, 1914) на рисунке членика *H. przewalskii* (рис. 9, А). Переописание *Tsch. krabbei* показало, что средний семенник у вида обычно лежит на средней линии членика, а центр развивающихся женских желез расположен несколько апоральнее апорального семенника (желточник и апоральный семенник могут соприкасаться) (Czaplinski, Jarecka, 1967) (рис. 9, Б). Такая же топография наблюдается у рода *Chimaerolepis* Spassky et Spasskaja, 1972. По сравнению с VIII модификацией женские железы занимают здесь зеркальное положение относительно апорального семенника, тогда как топография семенников у модификаций VIII и XI одинакова.

Спасский (1959) объединил XI модификацию с XII (ланцеолятоидной). По нашему мнению, оснований для этого нет: они различаются как по положению семенников относительно средней линии членика, так и по положению женских желез относительно апорального семенника.

XII (ланцеолятоидная) модификация с «эталонным» видом *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch, 1782) Railliet, 1892 сохраняется в том понимании, которое было указано Скрыбыным и Матевосян (1945). Модификация отличается не только по топографии гонад: расслабленные половозрелые членики этого вида имеют уникальные пропорции – их ширина составляет более 8 мм и превосходит длину в 10–20 раз. У *D. lanceolata* средний семенник полностью смещен в поральную сторону от средней линии членика, а женские половые железы даже при полном созревании располагаются значительно апоральнее апорального семенника – на расстоянии, сопоставимом с диаметром зрелого семенника (рис. 10, в). Поральное смещение среднего семенника и существенный промежуток между апоральным семенником и апорально удаленными женскими железами на всех этапах развития последних составляют главную черту XII модификации. О ее самостоятельности и не сводимости к XI авторитетно высказался Чаплинский

Сетигероидная (VIII)

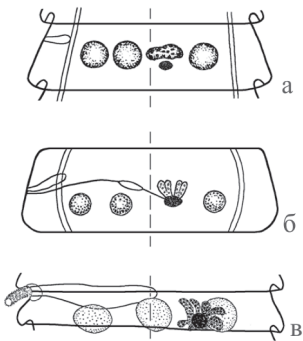


Рис. 6. Сетигероидная (VIII) модификация.

а, б – то же, что на Рис. 1;
в – половозрелый членик *Tschertkovilepis setigera* (по Галкин, 1997, с изменениями).

Микроцефалоидная (IX)

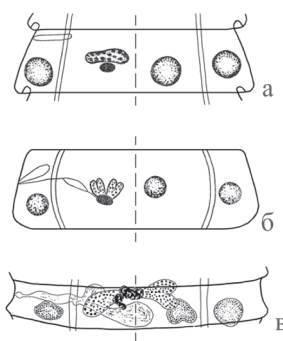


Рис. 7. Микроцефалоидная (IX) модификация.

а, б – то же, что на Рис. 1;
в – половозрелый членик *Oschmarinolepis microcephala* (по Маско, 1959, с изменениями).

Нирокоидная (X)

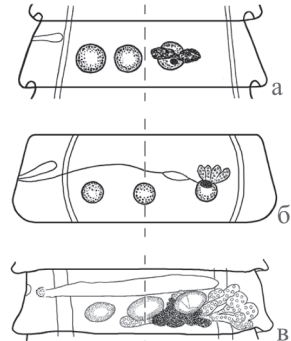


Рис. 8. Нирокоидная (X) модификация.

а, б – то же, что на Рис. 1;
в – половозрелый членик *Wardoides nyrocae* (из Czaplinski, Vaucher, 1994, с изменениями).

(Czaplinski, 1956), изучивший массовый материал по *D. lanceolata*: «У широких форм, которые встречаются наиболее часто, фигурирует Тип [модификация – А. Г.] XII, тогда как у узких экземпляров – тип, приближающийся к Типу XI». Как и в случае со II и VI модификациями, здесь имеет место внешнее приближение, а не «слияние».

Выделенная Спасским (1959) для гименолепидид млекопитающих XII (парвоидная) модификация, в связи с сохранением самостоятельности пржевальскоидной (XI) модификации, перенумеровывается в XV.

Эталонный вид XIII (биакулеатоидной) модификации – кратко описанный под названием *Hymenolepis biaculeata* Fuhrmann, 1909 паразит египетского гуся – имеет резко отличную от всех других гименолепидид локализацию женских половых желез. Яичник и желточник залегают поральнее семенников, средний из которых лежит на средней линии стробилы. Спасский и Спасская, 1954, выделив *H. biaculeata* в особый род – *Amphipetrovia* Spassky et Spasskaja, 1954, отметили, что он имеет «обратный (по сравнению с *Drepanidotaenia*) порядок расположения половых желез». С учетом приведенных выше характеристик XI и XII модификаций, половые железы *A. biaculeata* выстроены в порядке, обратном в сравнении с *H. przewalskii* (= *Tsch. krabbei*), а не с *D. lanceolata*.

XIV (псевдоинфлятоидная) модификация «реконструирована» Скрыбиным и Матевосян (1945) на основании литературных данных о виде, обозначенном ими как *Drepanidotaenia pseudoinflata* Skrjabin et Mathevossian, 1942. На представленной схеме средний семенник показан лежащим на средней линии членика, тогда как женские железы сдвинуты поральнее, «на одной дорсовентральной плоскости с поральным семенником» (рис. 11, а). Сравнение этой схемы с помещенным в систематической части монографии авторским (Linstow, 1907) описанием и рисунком поперечного среза членика «*D. pseudoinflata*» (рис. 11, в) показывает, что она не соответствует первоисточнику. Не вдаваясь в вопрос о валидности вида и его систематическом положении, приведем

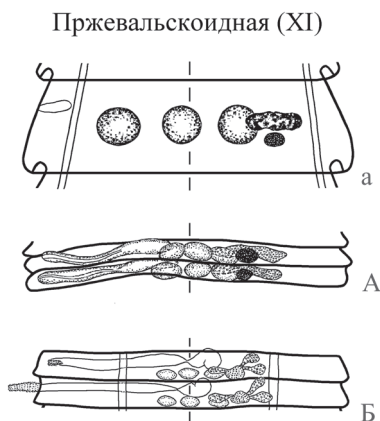


Рис. 9. Пржевальскоидная (XI) модификация.

а – то же, что на Рис. 1; А – половозрелые членики *Drepanidotaenia (?) przewalskii* (по Skrjabin, 1914, с изменениями), Б – половозрелые членики *Tschertkovilepis krabbei* (по Czaplinski, Jarecka, 1967, с изменениями).

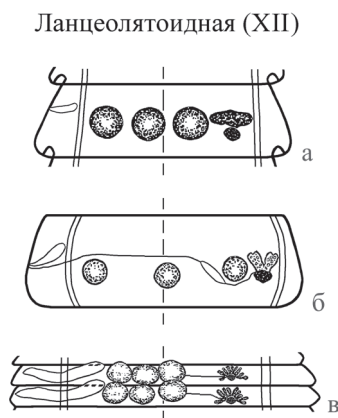


Рис. 10. Ланцеолятоидная (XII) модификация.

а, б – то же, что на Рис. 1; в – половозрелый членик *Drepanidotaenia lanceolata* (из Czaplinski, Vaucher, 1994, с изменениями).

характеристику псевдоинфлятоидного типа в том виде, который бы соответствовал материалам Линстова: яичник и маленький желточник расположены медианно, один семенник (поральный) также залегает медианно, на уровне яичника, и два – апорально. Интересно, что Ошмарин (1963) отнес к псевдоинфлятоидному типу в его правильном понимании описанный им вид *Amphipetrovia inflatocirrosa* Oschmarin, 1963, у которого медианная линия стробилы проходит через поральный край порального семенника, против которого находится центр яичника. Однако к роду *Amphipetrovia*, типовой вид которого, *A. biaculeata*, имеет принципиально иную топографию гонад (XIII модификация), вид никак не может быть отнесен. Регель, Бондаренко (1982) определили описанный Ошмариным вид как *Wardium retracta* (Linstow, 1905), отметив, что женские железы в большинстве случаев занимают положение между поральным и средним семенником, а на уровне порального семенника лежат «значительно реже».

Итак, все номера, присвоенные Скрыбиным и Матевосян (1945) топографическим модификациям половых желез трехсеменниковых гименолепидид, остаются без изменений.

Модификации, выделенные после 1945 г., получают номера, начиная с XV-го. Прежде всего, это 2 модификации, предложенные Спасским (1959):

XV модификация (парвоидная; по Спасскому, 1959 – XII) с «эталонным» видом *Lينهolepis parva* (Rausch et Kuns, 1950). Положение семенников под тупым углом, вершиной назад и апорально, соответствует V модификации, но женские железы сдвинуты в апоральную сторону.

XVI модификация (арктикоидная; по Спасскому, 1959 – XV) по взаиморасположению гонад напоминает VIII, но с другим прохождением вагины – впереди порального и позади среднего семенника. Ее «эталонный» вид, *Hymenolepis arctica* Schiller, 1955, Спасский (1959) перевел в род *Wardium* Mayhew, 1925. Нельзя не отметить, что новую модификацию полностью проигнорировала Спасская (1966) – и в диагнозе рода *Wardium*, и в определительной таблице видов, и тексте, посвященном *W. arctica*. Напротив, Ямагути (Yamaguti, 1959) придал морфологическим особенностям *H. arctica* (включая зигзагообразный ход вагины) важное систематическое значение, сделал его типовым видом рода *Decacanthus* Yamaguti, 1959. Валидность этого рода признают Бондаренко, Контримвичус (2006).

В первоописании *H. arctica* Шиллер (Schiller, 1955) приводит рисунки члеников вида – молодого мужского и гермафродитного. Из них следует, что женские железы закладываются и достигают зрелости не между средним и поральным семенниками, как это имеет место у VIII модификации, а позади них. В связи с подобной локализацией яичника половым протоками неизбежно приходится делать петлю.

XVII (фалакорокораксоидная) модификация предложена нами (Галкин, 1990) для обозначения взаимоположения гонад у монотипического рода *Woodlandia* Yamaguti, 1959. Три семенника *W. phalacrocorax* (Woodland, 1929) лежат под прямым углом, но все – в латеральные полях членника кнаружи от сосудов (1 порально и 2 апорально); женские железы расположены на средней линии членника (рис. 12).

Дополнительно предлагаем две новые модификации.

XVIII модификация (монопостоидная) с «эталонным» видом *Diploposthe monoposthe* (Dubinina, 1953) Spasskaja, 1966 характеризуется развитием женских желез на средней линии членника, тогда как средний семенник расположен порально от нее – случай,

Псевдоинфлятоидная (XIV)

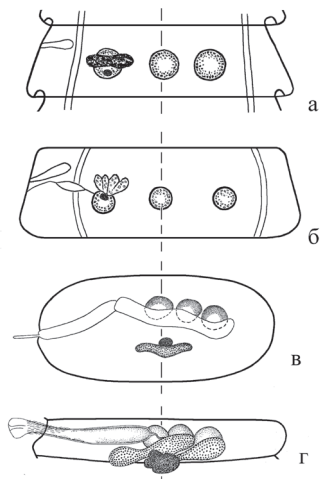


Рис. 11. Псевдоинфлятоидная (XIV) модификация.

а, б – то же, что на Рис. 1; в – срез половозрелого членика *Drepanidotaenia s. l. pseudoinflata* (из Скрябин, Матевосян, 1945, с изменениями); г – половозрелый членик *Hymenolepis s. l. retracta* (из Спасской, 1966, с изменениями).

Фалакрокораксоидная (XVII)

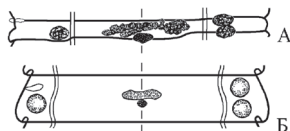


Рис. 12. Фалакрокораксоидная (XVII) модификация.

А – половозрелый членик *Woodlandia phalacrocorax* (из Yamaguti, 1959, с изменениями);
Б – схема по Галкин, 1990.

противоположный VII, диминутоидной, модификации, где средний семенник смещен апорально. В половозрелых члениках *D. monoposthe*, которые становятся слегка асимметричными из-за того, что «развившиеся циррусы» увеличивают их ширину с поральной стороны, центр женских желез немного смещается в апоральную сторону (рис. 13 А). Этой же модификации соответствует топография гонад рода *Himantaurus* Lopez-Neuza, 1942 – паразита сухопутных птиц со своеобразной асимметричной стробилой. Спасская (1966) относит топографию *Himantaurus* к VIII (сетигероидному) типу, что не соответствует действительности. Поверхностное сходство VIII и XVIII модификаций состоит в том, что женские гонады залегают между средним и апоральным семенником. При этом у VIII модификации медианно расположен средний семенник, а у XVIII – женские железы (рис. 12 Б), что составляет существенную разницу.

Наконец, XIX модификация (скрябиноидная) графически близка к XIV (псевдоинфлятоидной) по Скрябину, Матевосян (1945) (рис. 11, а), которая, как оказалась,

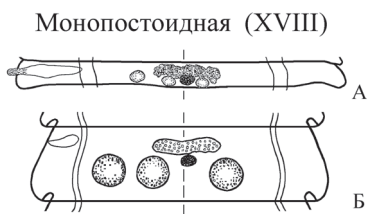


Рис. 13. Монопостоидная (XVIII) модификация.

А – половозрелый членик *Diploposthe monoposthe* (из Дубининой, 1953, с изменениями);
Б – схема. Оригинал.

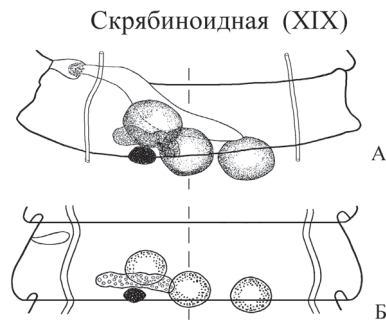


Рис. 14. Скрябиноидная (XIX) модификация.

А – половозрелый членик *Microsomacanthus skryabini* (из Спасской, 1966, с изменениями);
Б – схема. Оригинал.

не соответствует анатомии вида, избранного ее «эталонном» (см. выше). «Эталонным» видом XIX модификации избран *Microsomacanthus skryabini* Spasskaja, 1963 (рис. 14 А, Б). При всей изменчивости взаиморасположение половых желез, средний семенник у этого вида чаще лежит на средней линии членика, а центр женских желез в гермафродитных члениках сдвинут порально и совпадает с центром порального семенника (Спасская, 1966).

ВЫВОДЫ

Сокращение числа семенников у большой группы гименолепидидных цестод до 3-х привело к большому разнообразию вариантов взаиморасположения мужских и женских половых желез как друг относительно друга, так и по отношению к средней линии членика. Это топографическое разнообразие укладывается в 19 модификаций (типов). Как показано выше, положение гонад на схемах 9-ти из 15-ти ранее установленных модификаций (Скрябин и Матевосян, 1945; Спасский, 1959) в той или иной степени оказалось отличным от реальной локализации органов в члениках их «эталонных» видов. Выявленные несоответствия, по нашему мнению, связаны с тем, что авторы классификации брали в расчет преимущественно положение отдельных желез друг относительно друга, не всегда принимая во внимание местонахождение того или органа по отношению к медиане членика. Такой подход привел Спасского (1959) к исключению модификации XI (пржевальскоидной) по Скрябину, Матевосян (1945) из числа самостоятельных и к объединению ее с XII (ланцеолятоидной). Но отличия в положении как среднего семенника, так и женских желез относительно средней линии членика у этих модификаций представляются настолько глубокими (см. рис. 9 и 10), что эти модификации никак не могут быть сведены к одной.

Топографические взаимоотношения гонад, как и любой признак, обладают изменчивостью. Так, у II модификации поральный и апоральный семенники лежат на одной поперечной линии, тогда как средний, в зависимости от длины членика, может быть в той или иной степени смещенным назад. Залегание семенников в виде остроугольного треугольника вершиной назад (крайнее состояние II модификации) возможно лишь в члениках, имеющих значительную длину, т. е. близких по форме к квадрату. Напротив, максимально выраженное смещение женских гонад в апоральную сторону, когда они локализируются намного апоральнее апорального семенника (XII модификация), приводит к резкому изменению пропорций членика в сторону его ширины. Остальные

модификации вполне «вписываются» в стандартные пропорции члеников, как они показаны на схемах Спасского (1959).

Очевидно, местоположение семенников демонстрирует большой «размах изменчивости», чем женских желез. Для *Wardium freyei* Mayhew, 1925 Бондаренко, Контримавичус (2006) отмечают такую вариабельность в расположении мужских желез: «по прямой линии, по косой, под углом, направленным вершиной вперед либо назад». При этом, однако, средний семенник и центр женских желез почти всегда остаются на средней линии членика. Известны гименолепидиды, у которых апоральный семенник в зрелых члениках может почти целиком смещаться латеральнее апорального сосуда, тогда как в молодых члениках все семенники залегают в среднем поле (Czaplinski, 1990). Но последний пример не дает повода ни для выделения особой топографической модификации, ни для отрицания систематического значения тех модификаций, где 2 или 3 семенника постоянно локализируются экстраваскулярно.

Дивергенция по признаку топографии гонад, несомненно, имела большое значение в эволюции гименолепидид. С другой стороны, положение половых желез может в определенной степени меняться в зависимости от степени их зрелости, а также при мышечном сокращении стробилы. Уточнение известных и выявление новых типов топографических взаимоотношений гонад трехсеменниковых гименолепидид необходимо для создания новой, простой и удобной их классификации.

В перспективе крайне желательно провести изучение топографии гонад в ходе их созревания у «эталонных» видов (на серии препаратов) – до сих пор топографические модификации выделяли по отдельным рисункам члеников.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Государственному заданию «Разнообразие паразитарных систем, адаптаций и путей эволюции паразитов» (номер темы: ААА-А-А17-117030310322-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. 2006. Основы цестодологии. Т. XIV. Аплопаракиды диких и домашних птиц. М., Наука, 444 с.
- Галкин А. К. 1979. Морфогенез половой системы *Passerilepis crenata* (Cestoidea, Hymenolepididae). Паразитология **13** (6): 611–613.
- Галкин А. К. 1990. Переописание *Drepanidotaenia spinulosa* и пересмотр положения вида в системе гименолепидид. Паразитология **24** (5): 369–378.
- Галкин А. К. 1997. Переопределение «*Hymenolepis setigera*» от гаг Мурманского побережья. Паразитология **31** (3): 223–230.
- Динник Ю. А., Каменев В. П. 1937. Паразитические черви крыс и мышей гор. Краснодара. Труды Краснодарского гос. пед. ин-та **4**: 175–182.
- Дубинина М. Н. 1953. Ленточные черви птиц, гнездящихся в Западной Сибири. Паразитологический сборник ЗИН АН СССР **15**: 117–233.
- Корнюшин В. В. 1983. Анализ структуры рода *Echinocotyle* (Cestoda, Hymenolepididae). Паразитология **17** (4): 268–271.
- Максимова А. П. 1989. Цестоды-гименолепидиды водных птиц Казахстана. Алма-Ата, Наука Казахской ССР, 220 с.
- Мухин В. Н. 1967. Аномалии в строении цестод из тонкого кишечника рыжих крыс (*Rattus norvegicus* Berk.). Паразитология **1** (4): 324.
- Омарин П. Г. 1963. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. М., Изд-во АН СССР, 324 с.

- Регель К. В., Бондаренко С. К. 1982. Систематическое положение и жизненные циклы цестод *Wardium retracta* (Linstow, 1905) comb. n. и *W. pararetracta* sp. n. (Cyclophyllidea, Hymenolepididae). Зоологический журнал **61** (3): 325–335.
- Скрябин К. И., Матевосян Е. М. 1945. Ленточные гельминты – гименолепидиды – домашних и охотничье-промысловых птиц. М., Сельхозгиз, 488 с.
- Спаская Л.П. 1966. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М., Наука, 698 с.
- Спаский А. А. 1959. Уточнение классификации топографических отношений половых органов гименолепидид. Зоологический журнал **38** (1): 31–37.
- Спаский А. А. 1963. Основы цестодологии. Т. II, ч. 1. Гименолепидиды – ленточные черви диких и домашних птиц. М., Изд-во АН СССР, 418 с.
- Спаский А. А., Спаская Л. П. 1954. Построение системы гименолепидид, паразитирующих у птиц. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР **7**: 55–119.
- Спаский А. А., Юрпалова Н. М. 1965. *Echinatrium* n. gen. – новый род гименолепидид гусиных птиц Чукотки. Паразиты животных и растений. Кишинев: изд-во Картя молдовеняскэ I: 104–112.
- Czaplinski B. 1956. Hymenolepididae Fuhrmann, 1907 (Cestoda) parasites of some domestic and wild Anseriformes in Poland. Acta Parasitologica Polon **4**: 175–373.
- Czaplinski B., Jarecka L. 1967. Morphologie et cycle évolutif de *Tschertkovilepis krabbei* (Kowalewski, 1893) comb. n. – syn. *Drepanidotaenia przewalskii* (Skrjabin, 1914), nec *Taenia tenuirostris* Rud., 1819 (Cestoda, Hymenolepididae). Acta Parasitologica Polon **15**: 289–304.
- Czaplinski B., Vaucher C. 1994. Family Hymenolepididae Ariola, 1899. In: L. F. Khalil, Jones, R. A. Bray (eds). Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. Wallingford, U. K., CAB International, pp. 595–663.
- Fuhrmann O. 1932. Les Tenias des oiseaux. Neuchâtel, 383 pp.
- Linstow O. 1907. Neue und bekannte Helminthen. Zoologische Jahrbücher. Abt. Syst. **24**: 1–18.
- Macko J. K. 1959. К гельминтофауне потапковитых птиц на Východnom Slovensku. Českoslov. parasitol. **7**: 127–158.
- Ryzhikov K. M., Ryšavý B., Khokhlova I. G., Tolkatcheva L. M., Kornushin V. V. 1985. Helminths of fish-eating birds of the Palaearctic Region II. Cestoda and Acanthocephales. M., Prague, 412 pp.
- Schiller E, L. 1955. Studies on the helminths fauna of Alaska. XXIII. Some cestode parasites of eider ducks. Journal of Parasitology **41** (1): 79–86.
- Skrjabin K. I. 1914. Vogelcestoden aus Russisch Turkestan. Zoologische Jahrbücher. Abt. Syst. **37**: 411–492.
- Yamaguti S. 1959. Systema Helminthum. Vol. 2. The Cestodes of Vertebrates. New York & London, Interscience Publishers, 860 pp.

CONCERNING MODIFICATIONS OF GONADS TOPOGRAPHY IN SOME HYMENOLEPIDIDS WITH THREE TESTES

A. K. Galkin

Key words: Cestoda, Hymenolepididae, gonads, topography.

SUMMARY

Characteristics of known variations of gonads disposition in proglottids of hymenolepidids with 3 testes (Skrjabin, Mathevossian, 1945; Spassky, 1959) are checked up with the anatomy of their “model” species. Diagrams of 9 out of 15 modifications proved to be in this or that extent incorrect. II (Vigisoid) modification is shown to consist of a grade of variations of testes disposition – from an isosceles acute angle with apex back up to a transversal line. Separate state of XI (Przewalskoid) modification is confirmed. Two new modifications are distinguished, XVIII (Monoposthoid), with *Diploposthe monoposthe* as “model” species, and XIX (Skrjabinoid) – with *Microsomacanthus skrjabini*.