

УДК 576.895.121

## ВАРИАНТЫ ВЗАИМОРАСПОЛОЖЕНИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ ТРЕХСЕМЕННИКОВЫХ ГИМЕНОЛЕПИДИД: НОВОЕ ПРОЧТЕНИЕ

© 2019 г. А. К. Галкин\*

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия  
\*e-mail: galkin\_vermes@zin.ru

Поступила в редакцию 25.05.2019 г.

После доработки 12.06.2019 г.

Принята к публикации 12.06.2019 г.

Представлены оригинальные схемы всех 19 известных модификаций взаиморасположения мужских и женских половых желез в члениках трехсеменниковых гименолепидид. Разнообразие топографии гонад предлагается классифицировать на основе отсутствия – наличия смещения центра женских половых желез и среднего семенника от средней линии членика. Билатеральная симметрия в расположении желез наблюдается у двух модификаций (*II* и *VI*); еще у 9 модификаций к средней линии приурочено положение центра женских половых желез. При смещении женских желез в поральную или апоральную сторону у 7 модификаций на средней линии лежит средний семенник. Наконец, у *XII* модификации следы билатерального расположения желез отсутствуют: средний семенник смещен порально, женские железы лежат значительно апоральнее апорального семенника.

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

**DOI:** 10.1134/S0031184719060048

История классификации топографических взаимоотношений половых желез трехсеменниковых гименолепидид насчитывает 3 этапа. Они коррелируют с изменением систематических взглядов на эту обширную группу видов.

В течение долгого времени, до середины XX в., всех трехсеменниковых гименолепидид относили к роду *Hymenolepis* Weinland, 1858. К концу 1-й трети XX в., для облегчения определения видов рода, считавшегося «неделимым», была предложена схема, которая насчитывала 10 вариантов, обозначенных строчными буквами от «a» до «k» (Fuhrmann, 1932).

Варианты Фурманна наглядно отражают анатомию члеников, но распределены по двум никак не связанным между собой группам. Для первой группы положение женских гонад не указано, тогда как семенники образуют треугольник с 4-мя вариантами конфигурация (вершиной вперед, вершиной назад, прямоугольный, тупоугольный). Во второй группе приняты во внимание все железы, и все они выстроены линейно, поперек членика. Топографические различия представлены вариантами расположения

женских желез относительно средней линии членика и мужских желез как относительно женских, так и относительно боковых экскреторных сосудов. Однако средняя линия членика на схемах не обозначена.

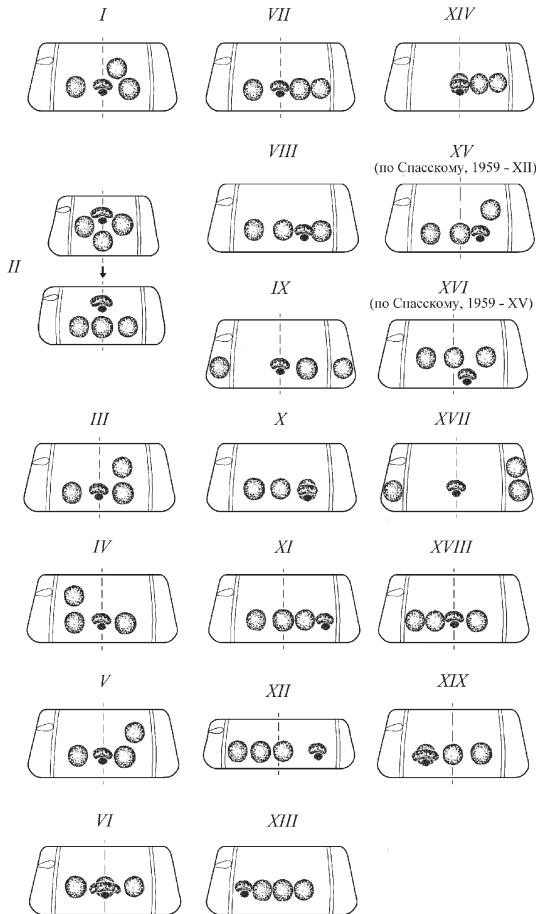
Скрябин, Матевосян (1945) различали среди трехсеменниковых гименолепидид три рода, *Hymenolepis*, *Dicranotaenia* Railliet, 1892 и *Drepanidotaenia* Railliet, 1892. Позаимствовав у Фурманна все 10 вариантов топографии гонад, они установили несколько новых, в результате общее число вариантов возросло до 14. В то же время они разработали для всех вариантов единообразную графическую схему, что явилось большим шагом вперед по сравнению с Фурманном. На основе своих систематических представлений авторы ввели сплошную нумерацию топографических вариантов (модификаций) латинскими цифрами. Она сводится к тому, что первые 4 варианта (I–IV) соотнесены с родом *Dicranotaenia* и по 5 – с двумя остальными (V–IX – род *Hymenolepis* и X–XIV – род *Drepanidotaenia*). В диагнозе рода *Dicranotaenia* указано медианное положение женских желез и расположение семенников в виде треугольника. Положение женских желез у рода *Hymenolepis* также принимается как медианное (они «никогда не переходят границу медиального края как апорального, так и порального семенников»), семенники же могут залегать как в виде тупоугольного треугольника, так и в поперечную линию. Наконец, у рода *Drepanidotaenia* семенники лежат в один поперечный ряд, а женские железы всегда сдвинуты от средней линии членика – в поральную (2 варианта) или апоральную (3 варианта) сторону. Внутри каждой из групп модификаций, относимых к одному роду, вариант, соответствующий типовому виду рода, занимает первое по порядку место только у рода *Dicranotaenia* (I, коронулоидный), для двух остальных ему отводится 3-е место. Анатомически близкие, по Фурманну, варианты, относящиеся к треугольному расположению семенников (b–c) или к последовательности апорального смещения женских гонад (h–i–k), по Скрябину и Матевосян оказались приуроченными к разным родам (соответственно, III и V; VIII, XI–XII). Классификация топографических взаимоотношений половых желез у Скрябина и Матевосян явно подчинялась их представлению о классификации трехсеменниковых гименолепидид.

Дальнейшее совершенствование системы этой группы цестод, начало которого было положено Спасским и Спасской (1954), привело к разукрупнению родов *Hymenolepis*, *Dicranotaenia* и *Drepanidotaenia* за счет образования большого числа новых родов. В результате, присвоенные Скрябиным и Матевосян номера модификаций перестали отражать связь родового положения паразита и топографии его гонад.

Спасский (1959) несколько видоизменил классификацию взаиморасположения половых желез, предложенную Скрябиным и Матевосян (1945), объединив две модификации (XI и XII) в одну, с присвоением ей номера XI и наименования ланцеолитоидной, и обосновал 2 новых, которые получили номера XII и XV. С этого времени нумерация выделяемых вариантов утратила какую-либо внутреннюю последовательность. Даже случаи с треугольным расположением семенников не составляют общую группу (они пронумерованы так: I–V и XII). Фактически, попытка создать классификацию разнообразия члеников трехсеменниковых гименолепидид на основе анатомии червей или их систематики была оставлена и превратилась в составление каталога модификаций топографии гонад, механически пополняемого по мере регистрации новых вариантов взаиморасположения органов.

Галкин (2019) провел корректировку имеющихся в литературе характеристик топографических вариантов путем сверки их с анатомией члеников «эталонных» видов.

К этому времени число модификаций достигло 19. Их схемы, выверенные на основании полученных результатов, представлены на рис. 1. Впервые на всех схемах проведена средняя линия членика (ось симметрии), которая служит для уточнения положения той или иной половой железы. По традиции, восходящей к Фурманну и Скрыбину, Матевосян, на схемах показаны только половые железы, экскреторные сосуды и сумка цирруса. Спасский (1959) усложнил схемы, введя в них изображение женского полового протока. Необходимость такого нововведения для классификации топографических взаимоотношений гонад отсутствует (см. обсуждение этого вопроса: Галкин, 2019).



**Рис. 1.** Разнообразие модификаций топографии половых желез трехсемянковых гименолепидид (переработка схем: Скрыбин, Матевосян, 1945; Спасский, 1959, на основе уточнений и дополнений по: Галкин, 2019).

Названия топографических модификаций половых желез:

- I* – корунолоидная, *II* – вигисоидная, *III* – коллароидная, *IV* – эвансоидная, *V* – мегалопсоидная, *VI* – лонгивагиноидная, *VII* – диминутоидная, *VIII* – сетигероидная, *IX* – микроцефалоидная, *X* – нирокоидная, *XI* – пржевальскоидная, *XII* – ланцеолитоидная, *XIII* – биакулеатоидная, *XIV* – псевдоинфлятоидная, *XV* – парвоидная, *XVI* – арктикоидная, *XVII* – фалакрокораксоидная, *XVIII* – монопостоидная, *XIX* – скрябиноидная

По примеру Скрябина и Матевосян (1945), составивших таблицу для определения типовых морфологических модификаций крючьев сколекса гименолепидид, предлагаем подобный ключ для определения топографических модификаций половых желез гименолепидид, имеющих 3 семенника (см. ключ и табл. 1).

**Таблица 1.** Группировка топографических модификаций половых желез с учетом привязки их к средней линии членника

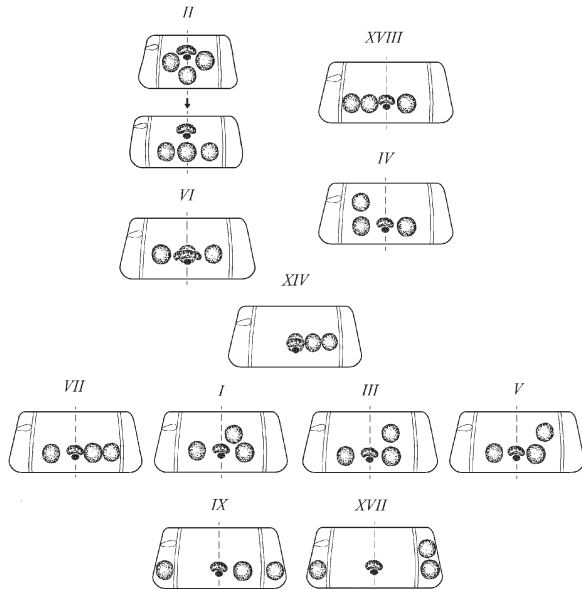
1-я группа модификаций	
Медиально лежат 3 половых железы – обе женские и семенник	
А) Медиально лежит средний семенник	
Б) Медиально лежит поральный семенник	
А	
<i>II</i> вигисоидная	Женские половые железы лежат впереди среднего семенника
<i>VI</i> лонгивагиноидная	Женские половые железы и средний семенник лежат в одной сагиттальной плоскости
Б	
<i>XIV</i> псевдинфлятоидная	Женские половые железы и поральный семенник лежат в одной сагиттальной плоскости, средний семенник смещен апорально
2-я группа модификаций	
А) Медиально лежат женские половые железы, средний семенник смещен	
Б) Медиально лежит средний семенник, женские половые железы смещены	
А	
<i>I</i> коронулоидная	Средний семенник смещен апорально и вперед
<i>IV</i> эвансоидная	Средний семенник резко сдвинут порально, поральный смещен вперед (семенники образуют прямоугольный треугольник) (зеркальный вариант <i>V</i> модификации)
<i>III</i> коллароидная	Средний семенник смещен апорально, апоральный – вперед (семенники образуют тупоугольный треугольник)
<i>V</i> мегалопсоидная	Средний семенник резко сдвинут апорально, апоральный смещен вперед (семенники образуют прямоугольный треугольник)
<i>VII</i> диминутоидная	Средний семенник смещен апорально: 3 семенника лежат в поперечную линию
<i>XVIII</i> монопостоидная	Средний семенник смещен порально: 3 семенника лежат в поперечную линию (зеркальный вариант <i>VII</i> модификации)
<i>IX</i> микроцефалоидная	Средний семенник смещен апорально, боковые семенники расположены экстравакулярно
<i>XVII</i> фалакорокораксоидная	Все 3 семенника расположены экстравакулярно, 1 порально и 2 апорально

Таблица 1. Продолжение

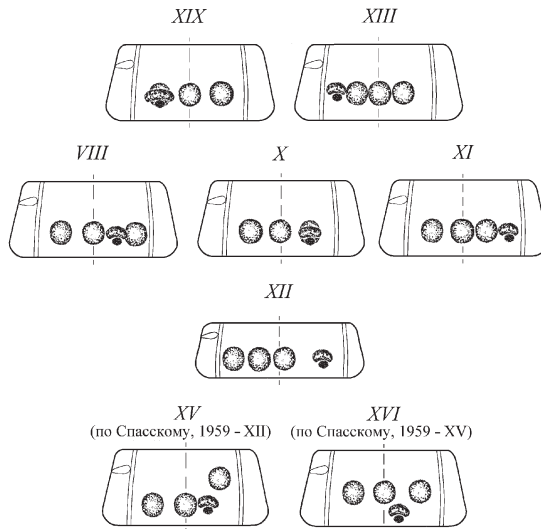
Б-1	
Семенники расположены в поперечную линию	
<i>VIII</i> сетигероидная	Центр женских половых желез расположен между средним и апоральным семенниками
<i>X</i> нирокоидная	Центр яичника и центр апорального семенника, слегка смещенного вперед, почти совпадают
<i>XI</i> пржевальскоидная	Центр женских половых желез расположен апоральнее апорального семенника
<i>XIX</i> скрябиноидная	Центр яичника и центр порального семенника, слегка смещенного вперед, почти совпадают (зеркальный вариант <i>X</i> модификации)
<i>XIII</i> биаклеатоидная	Центр женских половых желез расположен поральнее порального семенника (зеркальный вариант <i>XI</i> модификации)
<i>XVI</i> арктикоидная	Женские половые железы смещены апорально и назад
Б-2	
Семенники образуют тупоугольный треугольник	
<i>XV</i> парвоидная	Женские половые железы смещены апорально
3-я группа модификаций	
Медиально не лежит ни одна половая железа	
<i>XII</i> ланцеолитоидная	Средний семенник смещен порально, центр женских половых желез находится намного апоральнее семенников

У 11 из 19 модификаций, что составляют их большинство, яичник и желточник лежат на средней линии членика (рис. 2). При этом у двух модификаций (*II* и *VI*) гонады демонстрируют билатеральную симметрию, поскольку средний семенник также расположен на средней линии. Смещение среднего семенника в поральную сторону наблюдается у 2 модификаций этой группы (у *XVIII* с линейным расположением мужских желез и у *IV* – в виде прямоугольного треугольника). У 7 модификаций, также показывающих как линейное, так и треугольное расположение мужских желез, средний семенник смещен апорально, причем у одной модификации (*XVII*) все семенники залегают треугольником латеральнее экскреторных сосудов. Интерес представляет *XIV* модификация, у которой на средней линии членика оказался поральный семенник.

Расположение женских половых желез в случае их смещения от средней линии членика насчитывает 8 модификаций и демонстрирует достаточное разнообразие (рис. 3). В двух случаях они смещаются в поральную сторону (*XIX* и *XIII* модификации). Модификации *VIII*, *X* и *XI* показывают последовательное смещение женских желез в апоральную сторону при линейном расположении семенников. У *XV* модификации женские железы смещены апорально при треугольном расположении семенников, у *XVI* модификации женские железы смещены апорально и назад при линейном расположении семенников.



**Рис. 2.** Варианты топографии половых желез при расположении женских гонад на средней линии членика



**Рис. 3.** Варианты топографии половых желез при смещении женских гонад от средней линии членика

Во всех вышеперечисленных модификациях второй группы средний семенник приурочен к средней линии членика. Исключение составляет *XII* модификация, где от билатерального расположения желез не остается и следа: средний семенник здесь сдвинут порально, а центр женских желез находится значительно апоральнее апорального края апорального семенника.

Отметим также, что из известных модификаций 3 пары представляют собой зеркальное подобие друг друга: *III* и *IV*, у которых женские железы лежат на средней линии членика, а семенники образуют прямоугольный треугольник, *X* и *XIX*, у которых на средней линии членика лежит средний семенник, а центр яичника совпадает с центром одного из боковых семенников, и *XI* и *XIII*, у которых средний семенник также лежит на средней линии членика, а женские железы смещены в апоральную или поральную сторону от всех 3 семенников.

Несомненно, что изменения расположения (смещения) половых желез как относительно средней линии членика, так и относительно друг друга стали одним из важных направлений эволюции трехсеменниковых гименолепидид. Из этого следует, что признаку топографического разнообразия взаиморасположения половых желез у этой группы необходимо уделять повышенное внимание.

Определительная таблица  
модификаций топографического взаимоотношения  
мужских и женских половых желез трехсеменниковых гименолепидид

1	Женские железы лежат на средней линии членика	2
	Положение женских желез иное	11
2	Все 3 семенника лежат между экскреторными сосудами	3
	2 или 3 семенника лежат латеральнее экскреторных сосудов	4
3 (1)	Средний семенник лежит на средней линии членика	5
	Положение семенников иное	6
4 (2)	Латеральнее экскреторных сосудов лежат 2 семенника	
	Микроцефалоидная	(IX)
	Латеральнее экскреторных сосудов лежат все 3 семенника	
	Фалакрокораксоидная	(XVII)
5 (3)	Женские железы лежат впереди среднего семенника	
	Вигисоидная	(II)
	Женские железы и средний семенник лежат в одной сагиттальной плоскости	
	Лонгивагиноидная	(VI)
6 (3)	Поральнее женских желез лежат 2 семенника	7
	Поральнее женских желез лежит 1 семенник	8
	Поральный семенник лежит на средней линии членика, в одной сагиттальной плоскости с женскими железами	
	Псевдоинфлятоидная	(XIV)

7 (6)	Семенники лежат в линию поперек члена Монопостоидная	(XVIII)
	Поральные семенники лежат один позади другого Эвансоидная	(IV)
8 (6)	Семенники лежат в линию поперек члена Диминутоидная	(VII)
	Семенники лежат под углом	9
9 (8)	Семенники образуют неравобедренный треугольник, обращенный вершиной вперед Корнулоидная	(I)
	Семенники образуют треугольник, обращенный вершиной апорально	10
10 (9)	Семенники образуют прямоугольный треугольник Коллароидная	(III)
	Семенники образуют тупоугольный треугольник Мегалопсоидная	(V)
11 (1)	Женские железы смещены порально	12
	Женские железы смещены апорально	13
12 (11)	Женские железы лежат в одной сагиттальной плоскости с поральным семенником Скрябиноидная	(XIX)
	Женские железы лежат поральнее порального семенника Биакулеатоидная	(XIII)
13 (11)	Женские железы и семенники лежат в линию поперек члена Положение желез иное	14 16
14 (13)	Средний семенник лежит на средней линии члена Средний семенник смещен порально от средней линии члена Ланцеолятоидная	15 (XII)
15	Женские железы лежат между средним и апоральным семенником Сетигероидная	(VIII)
	Женские железы лежат в одной сагиттальной плоскости с апоральным семенником Нирокоидная	(X)
	Женские железы лежат апоральнее апорального семенника Пржевальскоидная	(XI)
16 (13)	Апоральный семенник смещен вперед Парвоидная	(XV)
	Женские железы смещены назад Арктикоидная	(XVI)



## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Государственному заданию «Разнообразие паразитарных систем, адаптаций и путей эволюции паразитов» (номер темы: АААА-А19-119020690109-2).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галкин А.К. 2019. К вопросу о взаиморасположении половых желез у некоторых трехсеменниковых гименолепидид. *Паразитология* **53** (1): 14–30.
- Скрябин К.И., Матевосян Е.М. 1945. Ленточные гельминты – гименолепидиды – домашних и охотничье-промысловых птиц. М., Сельхозгиз, 488 с.
- Спасский А.А. 1959. Уточнение классификации топографических отношений половых органов гименолепидид. *Зоологический журнал* **38** (1): 31–37.
- Спасский А.А., Спасская Л.П. 1954. Построение системы гименолепидид, паразитирующих у птиц. *Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР* **7**: 55–119.
- Fuhrmann O. 1932. *Les Tenias des oiseaux*. Neuchâtel, 383 p.

## VARIANTS OF ARRANGEMENT OF SEXUAL GLANDS IN HYMENOLEPIDIDAE WITH THREE TESTES: A NEW APPROACH

A. K. Galkin

**Keywords:** cestodes, Hymenolepididae, sexual glands, topography.

### SUMMARY

Original schemes of all the 19 known arrangement modifications of male and female sexual glands in proglottides of hymenolepidid flatworms with three testes are given. It is suggested to classify the diversity of the gonad topography on the basis of absence or presence of shift of female sexual glands and the male testis in relation to the median axis of the proglottid. Bilateral symmetry in gland arrangement is observed in two modifications (*II* and *VI*); in 9 modifications, the center of female sexual glands coincides with the median axis. Poral or antiporal shift of female gonads results in the location of the median testis in the median axis. Finally, in modification *XII*, traces of bilateral gland arrangement are absent: the median testis is shifted anteriorly and female genitals are situated significantly posterior to the posterior testis.