

На правах рукописи



ИШИГЕНОВА
Людмила Александровна

МОРФОГЕНЕЗ ЦИСТИЦЕРКОИДОВ ЦЕСТОД СЕМЕЙСТВ
HYMENOLEPIDIDAE И DILEPIDIDAE (CYCLOPHYLLIDEA)

Специальность 03.02.04 - зоология.

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2011

Работа выполнена в лаборатории паразитологии Института систематики и экологии животных СО РАН и на кафедре зоологии и МОБ Новосибирского государственного педагогического университета.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Гуляев Владимир Дмитриевич
(Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск)

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Корнева Жаннетта Вячеславовна
(Институт биологии внутренних вод им. Папанина РАН, п. Борок)

кандидат ветеринарных наук,
Борцова Марина Сергеевна
(Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск)

Ведущее учреждение: Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ

Защита состоится 16 декабря 2011 г. в __ часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Факс: (383) 217-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан __ ноября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Цестоды характеризуются исключительным разнообразием личинок, отличающихся своеобразием морфологии, онтогенеза и экологии. Основы их классификации были заложены в первой половине XIX века, когда их рассматривали в качестве самостоятельного класса червей (*Cystica*). Классификация пузырчатых червей развивалась изолированно от системы ленточных червей (*Cestoda*), до работ в которых было экспериментально доказано, что *Cystica* являются их личинками. К настоящему времени описано более 70 морфологических типов метацестод, и это далеко не исчерпывает их разнообразия (Freeman, 1973; Гуляев, 1983; Бондаренко, Контримавичус, 2006).

Современная система цестод построена, главным образом, на морфологических признаках половозрелых стадий. Однако весь комплекс видоспецифичных признаков, присущих тому или иному виду, проявляется только в процессе реализации его жизненного цикла (Галактионов, Добровольский, 1998; Бондаренко, Контримавичус, 2006). Отсутствие палеонтологических данных делает сравнительную эмбриологию одним из основных методов для реконструкции происхождения и филогенеза цепней (Freeman, 1973; Гуляев, 1983). Вследствие этого проблема уточнения и расшифровки жизненных циклов ленточных червей приобретает все большую актуальность. На настоящий момент отсутствует общепризнанная классификация личиночных стадий. Разработка критериев для систематизации метацестод является одной из первоочередных задач для дальнейшего развития этой области паразитологии (Freeman, 1973; Lenta Chervi, 2002). Идентификация личиночных стадий крайне затруднена, а разработанная ранее классификация требует детализации. Изучение жизненных циклов и морфологии метацестод позволяют существенно уточнить родовые и видовые диагнозы новой категорией признаков (Абуладзе, 1964; Lenta Chervi, 2002; Бондаренко, Контримавичус, 2006). Таким образом, полученные данные о строении личиночных стадий и раннем онтогенезе могут служить важными систематическими

признаками, а также основой для коррекции существующей таксономии цестод.

Целью данной работы было выявление особенностей морфогенеза цистицеркоидов представителей семейства Dilepididae и Hymenolepididae, и установление основных критериев их морфо-функциональных групп.

Для реализации поставленной цели были определены следующие задачи:

- установить круг промежуточных хозяев представителей семейств Hymenolepididae и Dilepididae;
- описать основные стадии морфогенеза цистицеркоидов циклофиллидных цестод;
- выявить специфические особенности строения и развития, определить основные диагностические критерии различных морфо-экологических групп и модификаций цистицеркоидов цепней;
- провести сравнение морфо-функциональной организации цистицеркоидов Hymenolepididae и Dilepididae птиц и млекопитающих.

Научная новизна. На основании анализа зараженности беспозвоночных животных установлены промежуточные хозяева 10 видов цестод. Впервые проведено экспериментальное изучение ранних стадий онтогенеза *Staphylocystis furcata*, *Neoskrjabinolepis schaldybini* (Hymenolepididae), *Monocercus arionis*, *Urocystis prolife* (Dilepididae) в промежуточных хозяевах. Полностью описаны все стадии ларвогенеза. исследование личиночного развития *Staphylocystis furcata*, *Neoskrjabinolepis schaldybini*, *Monocercus arionis*, *M. baicalensis*, *Unciunia raymondi*. Установлена их принадлежность к разным модификациям: моноцерка, плакоцерка, церкоцисты. Описаны цистицеркоиды *M. baicalensis*, *S. sibirica* (паразиты бурозубок) и *S. uncinata*, *S. brusatae* (паразит белозубок), *Passerilepis stylosa* (паразит птиц). Учитывая своеобразие морфогенеза церкомаера, цистицеркоид *U. raymondi* выделен в самостоятельный морфо-экологический тип - плакоцерк (placocercus). Обосновано представление о существовании трех основных морфо-функциональных групп цистицеркоидов (архи-, нео- и эуцистицеркоидах) в подотряде Hymenolepidata. Получены полные сведения о морфогенезах

сколекса, процессах инцистирования, строении цисты и различных ее структур у архи- и неоцистицеркоидов гименолепидат. Показана взаимосвязь процессов ранней инвагинации развивающегося сколекса в зачаток цисты с возникновением морфо-функционального типа неоцистицеркоидов. Прослежены основные этапы формирования защитных эмбриоадаптаций цисты цистицеркоидов – переднего и заднего замыкательных клапанов.

Теоретическая и практическая ценность работы. Полученные результаты могут использоваться для более детальных паразитологических исследований, для дальнейшей расшифровки жизненных циклов циклофиллидей. Данные исследования могут быть использованы в курсах лекций по паразитологии, гельминтологии, зоологии и филогении беспозвоночных животных в высших учебных заведениях.

Апробация работы и публикации. Материалы работы были изложены на первой, второй и третьей Межрегиональных научных конференциях «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке» (Новосибирск, 2002, 2005, 2009), Всероссийской конференции с участием зарубежных ученых, посвященная 60-летию ИСиЭЖ СО РАН «Сибирская зоологическая конференция» (Новосибирск, 2004), IV Всероссийском Съезде Паразитологического общества при Российской академии наук «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения» (Санкт-Петербург, 2008), Научно-практической конференции «Проблемы биологической науки и образования в педвузах» (Новосибирск, 2004 - 2011). По теме диссертации опубликовано 9 научных работ, 2 из списка рецензируемых журналов, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы. Содержание диссертации изложено на 110 страницах машинописного текста. Проиллюстрирована 30 рисунками. Список литературы включает 114 работ, в том числе 55 на иностранных языках.

Благодарности. Особую признательность автор выражает своему научному руководителю д.б.н., профессору В.Д.Гуляеву за руководство и ценные советы. Автор выражает благодарность всем сотрудникам лаборатории паразитологии ИСиЭЖ СО РАН,

особенно к.б.н. С.В. Коняеву, к.б.н. С.А. Корниенко, к.б.н. Н.И. Юрловой, за помощь в сборе материала, определении и ценные советы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор исследований жизненных циклов и строения цистицеркоидов циклофиллидных цестод наземных позвоночных

На основе обзора и анализа научных публикаций, посвященные личиночному развитию цестод выявлены основные признаки строения их личиночных стадий.

Глава 2. Материал и методы

Исследования проводились в окрестностях Телецкого научно-производственного филиала Института систематики и экологии животных СО РАН п. Артыбаш, Турочакского района Республики Алтай (Северо-Восточный Алтай).

Для настоящего исследования были использованы только собственные сборы. Была сформирована оригинальная коллекция личиночных форм цестод.

Изучено личиночное развитие 10 видов циклофиллидных цестод, имеющих цистицеркоидную организацию личинки и принадлежащих к двум семействам отряда:

Hymenolepididae: *Staphylocystis furcata* (Stieda, 1862) Spassky, 1950, *S. sibirica* Morozov, 1957, *S. uncinata* Stieda, 1862, *S. brusatae* Vaucher, 1971, *Urocystis prolifer* Villot, 1880, *Neoskrjabinolepis schaldybini* Spassky, 1947, *Passerilepis stylosa* (Rudolphi, 1809) Spassky et Spasskaja, 1954;

Dilepididae: *Monocercus arionis* Siebold, 1850, *M. baicalensis* Eltyshev, 1971, *Unciunia raymondi* Gigon et Beuret, 1991.

В процессе сбора половозрелых цестод произведен отлов и полное гельминтологическое вскрытие 2357 землероек родов *Sorex* Linnaeus, 1758, *Crocidura* Wagler, 1832. Вскрыто более 45400 экземпляров беспозвоночных (коллембол \approx 20000, жуков \approx 10000, моллюсков \approx 8000, многоножек \approx 5400). Зрелые

проглоттиды цестод вышеуказанных видов использовались для экспериментального заражения промежуточных хозяев:

Staphylocystis – жуков (*Geotrupes stercorosus* Scriba, 1791, *Oeceoptoma thoracica* Linnaeus, 1758)

Neoskrjabilnolepis schaldybini – коллембол (*Isotoma* Bourlet, 1839, *Folsomia* Willem, 1902, *Onychiurus* Gervais, 1841)

Monocercus arionis, *M. baicalensis* – наземных моллюсков (*Succinea* sp.)

Unciunia raymondi – жуков (*G. stercorosus*, *O. thoracica*) и двупарноногих многоножек (Diplopoda)

Зрелые цестоды извлекались из кишечника дефинитивных хозяев (землероек). Задние фрагменты стробил с инвазионными гексакантами размельчались на кусочках мышц и кишечника землероек, которые затем скармливались предполагаемым промежуточным хозяевам-беспозвоночным. Через 2-3 часа они пересаживались в террариум конструкции Крестьянинова (1973), где они содержались в течение всего эксперимента. Средняя суточная температура в ходе экспериментов составляла около 21°C. Промежуточные хозяева содержались в садках (по 20 экземпляров). В качестве подстилки использовали мох, как наиболее естественный щадящий субстрат. После заражения кормление осуществляли ежедневно обычным для них кормом.

Метацестоды выделялись путем препарирования тканей хозяина. Зараженных беспозвоночных вскрывали каждые сутки. Вскрытие и изучение морфогенеза метацестод (измерение, зарисовка и фотографирование стадий развития) выполнены *in vivo* в стандартном растворе Рингера-Локка (0,7–0,9%) с помощью фазово-контрастного микроскопа Axiolab с видеосистемой, а также AxioScop с фотонасадкой. Измерения производили с использованием программного обеспечения AxioVision версии v4.1. Морфологию хитинизированных структур сколекса цистицеркоидов изучали на тотальных препаратах личинок, заключенных в среду Берлизе. Экскреторная система метацестод изучалась в гипотоническом растворе хлорида натрия (0,4%).

Описания морфогенеза видов, полученные в эксперименте выполняли постадийно, с указанием временной шкалы с использованием общепринятых методов.

Глава 3. Морфогенез личинок цестод отряда Cyclophyllidea

3.1 Развитие метацестод представителей семейства Hymenolepididae

Гименолепидиды изученных нами видов включают 4 модификации личинок: церкоциста, уроциста, пектоцерк, фрагментоцерк. Последние две модификации описаны впервые.

Церкоциста. К данной модификации цистицеркоидов изученных нами видов относятся метацестоды рода *Staphylocystis* Villot, 1877. Их промежуточными хозяевами являются жесткокрылые родов *Geotrupes* и *Oeceoptoma*.

Организация этих цистицеркоидов имеет ряд характерных особенностей, касающихся морфологии церкомера и цисты – основных признаков строения цистицеркоидов. Циста цистицеркоида неправильной овальной формы, несколько сплющена в дорсо-вентральном направлении. Характерной особенностью ее строения является отсутствие заднего замыкательного клапана, из-за чего циста незамкнутая, а мешковидный церкомер, в паренхиме которого отчетливо дифференцированы два слоя, кортикальный и медуллярный, значительно шире цисты. Латеральные экскреторные поры цистицеркоида не погружены внутрь заднего края цисты. От экскреторных сосудов в ткань церкомера заходят крупные лакуны анастомозирующие друг с другом. Передний замыкательный клапан цисты слабо развит. Вокруг инвагинационного отверстия цисты расположены две группы известковых телец.

Экспериментальным путем изучены все стадии личиночного развития церкоцисты *Staphylocystis furcata* – паразитов бурозубок.

В ларвогенезе этих цестод прослеживаются:

- приостановка развития первичной лакуны;
- инвагинация зачатка сколекса в задний, недифференцированный отдел личинки, что является характерной особенностью личиночного развития Hymenolepididae – автохтонных паразитов млекопитающих;
- эндогенный сколексогенез;

- выпадение морфогенеза экскреторного атриума, поздняя дифференциация церкомера и разрастание его передней части.

При изучении спонтанного (природного) заражения промежуточных хозяев нами были обнаружены цистицеркоиды 3 видов рода *Staphylocystis*:

Staphylocystis sibirica инвазирует бурозубок рода *Sorex*;

Staphylocystis brusatae и *S. uncinata* паразитируют в белозубках рода *Crocidura*.

Уроциста. *Urocystis* Villot 1880 создан для полицефалических цистицеркоидов, найденных у *Glomeris lumbatus*. Мариты *U. prolifer* паразитируют у бурозубок рода *Sorex*. Нами было проведено экспериментальное заражение кивсяков, коллембол, жуков гексакантами *U. prolifer*.

Цистицеркоид развивается по типу бластогенеза, происходящему по всей поверхности материнской особи. Метацистода представляет собой колонию, состоящую из особей разных поколений: материнской мешковидной личинки (бластомеры), возникшей в процессе полового размножения, и дочерних (бластозооидов или бластогенов), образованных бесполом путем. Они имеют разнообразную форму: от морулообразных одиночных до почкующихся. Каждый бластоген в кишечнике дефинитивного хозяина дает начало клону из нескольких тысяч половозрелых цестод, что объясняет высокую инвазированность дефинитивных хозяев данной цестодой.

Цестоды, в онтогенезе которых наблюдается бластогенез, имеют олигомерные стробилы. Адаптивное значение этого явления, вероятно, заключается в замедлении темпов онтогенеза и созревания инвазионных яиц.

Большая численность личинок *U. prolifer*, попавших в кишечник одного окончательного хозяина от нескольких промежуточных хозяев, обеспечивает высокую вероятность перекрестного оплодотворения между развившимися из них имагинальными формами. Вероятно, что этот механизм повышает уровень гетерозиготности популяции паразита.

Фрагментоцерк. *Passerilepis stylosa* – гименолепидида, в половозрелом состоянии паразитирующая у птиц. В мертвоедах обнаружена природная инвазия дефинитивными

цистицеркоидами, которые находились на стадии фрагментации церкомера.

Метацестода *P. stylosa* характеризуется ранней кутикуляризацией цисты к моменту инвагинации перспективного тела личинки, наличием неотделяющегося церкомера, эксцистированием сколекса по типу инвагинации. Имеются передний и задний замыкательные клапаны. На примере этой метацестоды впервые описан процесс фрагментации церкомера, который, возможно, служит проявлением стратегии, защищающей метацестоду от ответной реакции хозяина. Фрагментирующийся церкомер личинки дал основание для выделения новой модификации эуцистицеркоидов – фрагментоцерка.

Пектоцерк. При паразитологическом изучении жуков-мертвоедов *O. thoracica* зарегистрировано природное заражение цистицеркоидами *N. schaladybini*, имгинальная форма которого инвазирует бурозубок рода *Sorex*. В цисте дефинитивного цистицеркоида отсутствуют задний и передний замыкательные клапаны. Цистицеркоид характеризуется редуцированным инвагинированным отделом шейки, который выстилает полость цисты, что приводит к отделению не только цисты, но и задней части шейки при эксцистировании в кишечнике окончательного хозяина. Церкомер пектоцерка имеет несколько крупных неправильной формы гребней, что относит его к самостоятельной модификации (Гуляев, Ишигенова, 2008).

3.2 Развитие метацестод представителей семейства Dilepididae

Метацестоды изученных нами представителей семейства Dilepididae относятся к архицистицеркоидам. Имагинальные стадии являются паразитами насекомоядных млекопитающих и птиц. Внутри этой морфо-функциональной группы можно выделить две модификации – моноцерк и плакоцерк.

Моноцерк. Дефинитивными хозяевами являются мелкие насекомоядные – бурозубки рода *Sorex*. Промежуточными – наземные брюхоногие моллюски – *Succinea*. Личиночное развитие *M. arionis* исследовали путем экспериментального заражения янтарок *Succinea* sp. гексакантами, извлеченными из

зрелых червей.

Моноцерк отличается отсутствием церкомера на всех стадиях личиночного развития. Формирование цистицеркоида происходит внутри фибриллярной цисты. Характеризуется наличием первичной лакуны, экзогенным развитием сколекса и втягиванием его внутрь цисты. На зачатке цисты формируется экскреторная вырезка. В последующем на поверхности цисты формируется очень толстый слой гликокаликса.

При гельминтологическом исследовании наземных моллюсков рода *Succinea* нами в природной инвазии была обнаружена вторая ацеркомерная личинка *M. baicalensis*.

Плакоцерк. От спонтанно инвазированных жуков-копрофагов (*Geotrupes*) и кивсяков (*Cylindrojulus*) описаны цистицеркоиды цестоды *U.* – паразита дроздов (*Turdus*) Палеарктики. Установлена идентичность цистицеркоидов *U. raymondi* и *Ditestolepis diaphana* sensu Kisilewska, 1960. Развиваясь внутри фибриллярной оболочки, метацестода *U. raymondi* на стадии позднего сколексогенеза отделяет церкомер от зачатка цисты. Пластинчатый церкомер не содержит первичной лакуны и лишен мускулатуры. Его первоначально гладкая поверхность постепенно становится бороздчато-складчатой. В результате распада отдельных участков церкомерная пластинка оказывается перфорированной, а ее края – глубоко изрезанными. Церкомер отделяется в промежуточном хозяине. Учитывая своеобразие морфогенеза церкомера, цистицеркоид *U. raymondi* выделен в самостоятельную модификацию – плакоцерк (Гуляев, Ишигенова, 2003).

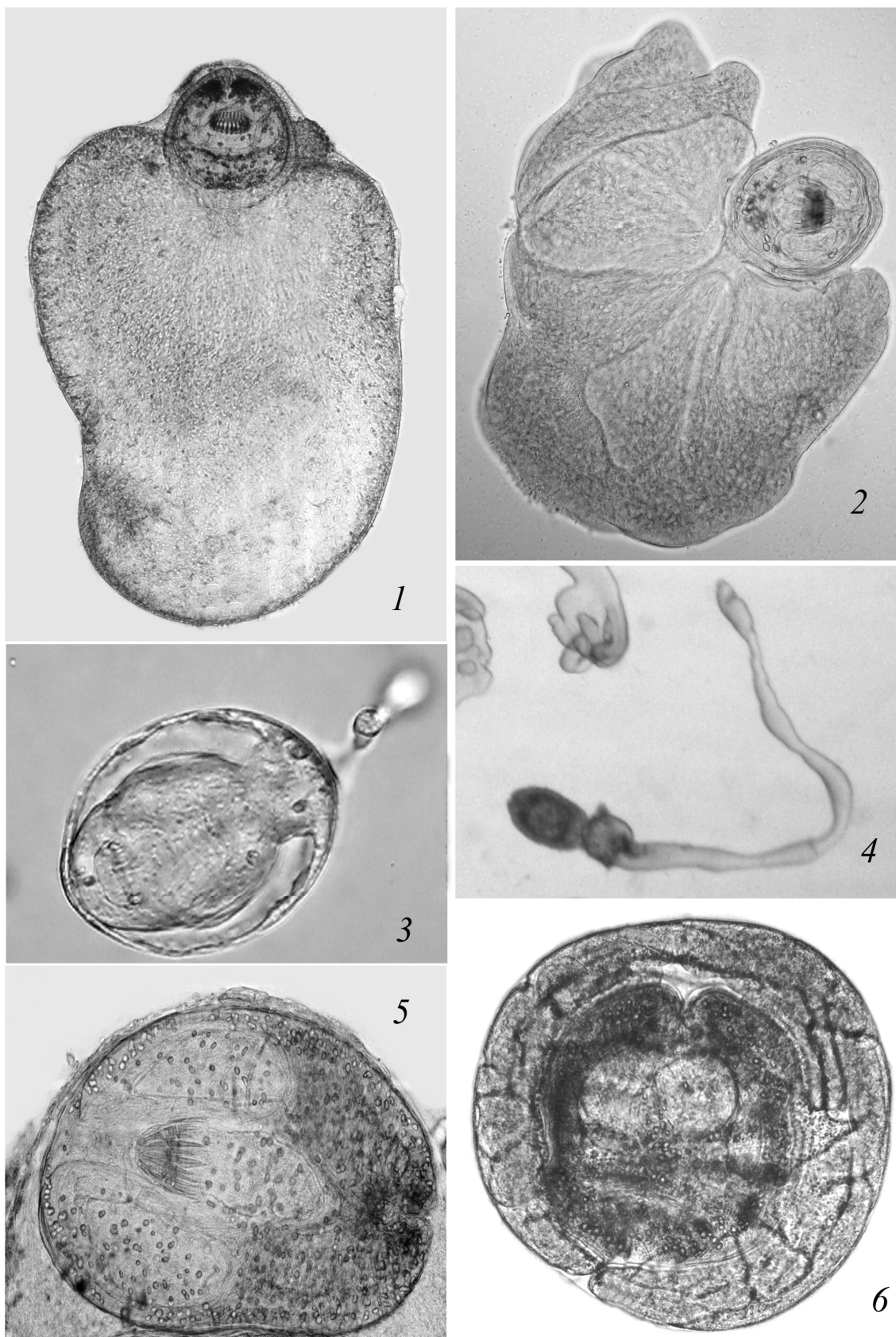


Рис. 1. Модификации цистицеркоидов *Hymenolepididae* (1-4) и *Dilepididae* (5-6).

1 – церкоциста; 2 – пектоцерк; 3 – уроциста; 4 – фрагментоцерк; 5 – моноцерк; 6 – петалоцерк.

Глава 4. Морфо-экологическая классификация цистицеркоидов

4.1 Классификация морфо-экологических групп цистицеркоидов

При изучении онтогенеза метацестод возникает дискуссионный вопрос о признаках, признанных приоритетными при изучении жизненных циклов цестод. Beveridge (2001), Lenta Chervi (2002) в своих обзорах выделяют наиболее часто используемые для этой цели признаки: 1) первичная полость, 2) церкомер, 3) способ ретракции/инвагинации сколекса.

Первичная полость. Термин «*lacuna primitiva*» впервые предложен Grassi и Ravelly (1892) и детально описан Voge (1967) и Šlais (1973). «Первичная полость» – полость цисты, формируемая в процессе развития путем миграции клеток, развивающейся метацестоды из центра к периферии, в которую по завершении сколексогенеза втягиваются сколекс и шейка.

Церкомер. Janicki (1920) рассматривал церкомер как гомолог цисты цистицеркоида и пузыря цистицерка. Jarecka (1975) сформулировала понятие церкомера как «*личиного органа*», отделяющегося при переходе к паразитированию в дефинитивном хозяине. Краснощеков (1982) определяет церкомер как личиночный орган гетерогенного в морфогенетическом, но единого в функциональном отношении, обеспечивающего защиту дефинитивных отделов метацестоды.

Некоторые авторы считали, что церкомер выполняет функцию элиминации остатков онкосферы являясь бесполезным, а его утрату аутапоморфией группы. Другие расценивали его как локомоторный орган, обеспечивающий достижение личинкой местообитания свободноживущего взрослого организма или как орган прикрепления. Гуляев (1996) полагал, что церкомер образуется при перестройке экскреторной системы гирокотилидного типа и обеспечивает формирование экскреторного синуса у цестод. Исследования ультраструктурной организации показали полифункциональность церкомера (Краснощеков, 1980). Гистологическое и гистохимическое изучение выявило, что в хвостовом отростке наиболее активный

синтез РНК, наиболее высокая концентрация гликогена, отмечена довольно высокая активность некоторых дегидрогеназ, фосфотаз, гликогена, липидов и жирных кислот (Prescott et Voge, 1959; Heuneman et Voge, 1957; Краснощекова, Бондаренко, 1976)

Способ ретракции/инвагинации сколекса. Способ погружения сколекса в цисту или шейку (если циста отсутствует) может осуществляться у цестод одним из двух способов: инвагинацией или ретракцией. При выработке терминологии для определения типа метацестод этому процессу уделяется особое место.

Ретракция сколекса многих гименолепидидных цестод – сложный процесс, включающий гипертрофию мышечных систем, развитие «тканевого» слоя в стенке цисты и смыкание отверстия, сквозь которое втягивается сколекс (Collin, 1970; Baron, 1971; Cayley, 1974; 1976; Richards et Arme, 1984; Rogan et Richards, 1987).

Этот признак используется для определения названий модификаций личинок цестод, так как применяется к метацестодам с инвагинирующим сколексом (цистицеркус, плероцеркус), а цистицеркоид применяется к метацестодам с ретракторным сколексом, хотя оба имеют первичную лакуну или «цисту» (Wardle et McLeod, 1952).

Многими исследователями для выделения групп метацестод также используются следующие признаки: эмбриональные оболочки, систематическое положение промежуточных хозяев-беспозвоночных и локализация метацестоды.

Эмбриональные оболочки. Эмбриональные оболочки онкосфер по происхождению гетерогенны и гетероморфны, а их функциональная роль многогранна. Они обеспечивают: питание, защиту диапаузирующей онкосферы во время нахождения яйца во внешней среде и предохранение ее от механических повреждений в начальных отделах пищеварительной системы промежуточного хозяина.

Ультраструктурные исследования эмбриональных оболочек представителей циклофиллидей проведены Кашиным (1986). Никишин (2011) проанализировал сведения о тонкой организации защитных образований у некоторых метацестод дилепидид. Особое значение им придается наружной неклеточной цисте

(экзоцисте), как защитной структуре от ответных реакций хозяина. При ее повреждении наблюдается миграция гемоцитов хозяина в ее «полость» (Никишин, Лебедев, 2009, 2011).

Бондаренко, Контримавичус (2006) полагают, что основную защитную функцию выполняет эмбриофор, являющийся оболочкой, непосредственно окружающей онкосферу, и его структура четко коррелирует с условиями пребывания яйца во внешней среде и способом питания промежуточного хозяина.

Систематическое положение промежуточных хозяев беспозвоночных и локализацию метацистоды. Вопрос использования онтогенетических признаков и систематического положения промежуточных хозяев для познания филогении и систематики цестод вытекают из различных представлений о месте и значении промежуточных хозяев в историческом развитии ленточных червей.

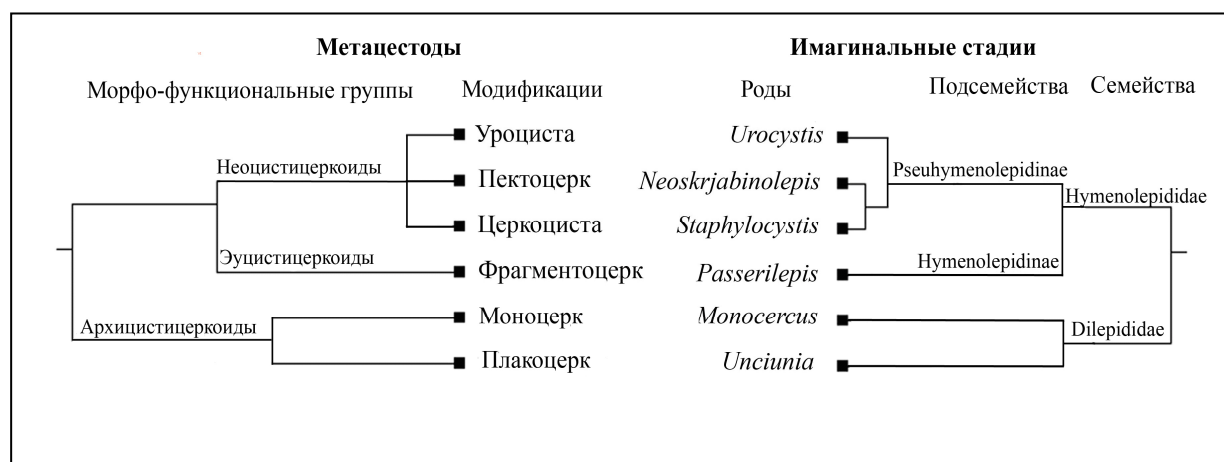


Схема 1. Сопоставление систем личиночных и имагинальных форм цестод

При исследовании морфологии цистицеркоидов изученных видов мы пришли к мнению, что помимо традиционно используемых признаков для выделения различных модификаций метацистод необходимо также использовать следующие признаки:

– место автотомии церкомера (в организме какого хозяина происходит автотомия церкомера – окончательном или промежуточном; обрастание церкомером цисты, а соответственно отделяется он или нет, в теле промежуточного хозяина);

- наличие или отсутствие запирательных клапанов, от которого зависит эндогенное или экзогенное формирование сколекса;
- анцестральное (предковое) строение экскреторного атриума;
- ранняя инвагинация проспективной части личинки в заднюю часть сомы, вызывающая утрату экскреторного атриума.

Место автотомии церкомера. Данный признак мы считаем необходимым для диагностики модификаций в связи с тем, что отделение церкомера имеет как минимум два значения в жизненном цикле цестод: во-первых, в случае отделения хвостового придатка в теле промежуточного хозяина он предположительно служит для осуществления защиты от ответной реакции хозяина; в другом случае церкомер обрастает цисту цистицеркоида, тем самым, становясь дополнительной защитой при инвазии дефинитивного хозяина, подвергающего пищу механической обработке. Так у фрагментоцерка нами была отмечена эндогенная агломерация, происходящая посредством фрагментации церкомера.

Наличие или отсутствие запирательных клапанов. В морфологии некоторых метацестод присутствует и передний и задний запирательный клапаны. У изученных метацестод данный признак тесно связан с развитием церкомера и формированием экскреторного атриума, соответственно со временем инвагинации сколекса (эндогенное или экзогенное формирование сколекса). Запирательные клапаны обеспечивают высокую упругость цисты.

Анцестральное (предковое) строение экскреторного атриума. Характерно только для архицистицеркоидов. В ходе ларвогенеза у этих метацестод образуются экскреторные вырезки, в связи с чем отделяется церкомер.

Ранняя инвагинация проспективной части личинки в заднюю часть сомы. В процессе личиночного развития *Staphylocystis* (неоцистицеркоиды) ранняя инвагинация проспективной части тела (зачатка сколекса и стробилы) в недифференцированный задний отдел личинки приводит к новой морфологической связи с церкомером, что является причиной выпадения из онтогенеза морфогенеза экскреторного атриума. В результате церкомер у цистицеркоидов *Staphylocystis* не отделяется от цисты цистицеркоида.

Сравнительный анализ систем метацестод и имагинальных форм показал, что плакоцерк и моноцерк образуют монофилетическую группу, обособленную от другой, объединяющей гименолепидид.

Наиболее важными признаками, на которых может базироваться система метацестод, являются: наличие или отсутствие церкомера, анцестральное (предковое) строение экскреторного атриума, эндогенное или экзогенное формирование сколекса. Различие по этим признакам маркирует таксоны высокого ранга (в данном случае на уровне семейств).

Различие или сходство по другой группе признаков: обрастание церкомером цисты, отделение или сохранение его в теле промежуточного хозяина, наличие или отсутствие переднего запирающего клапана у изученных нами метацестод может быть использовано в качестве важных определительных признаков (уровня подсемейства).

Признаки, такие как наличие или отсутствие заднего запирающего клапана (если его нет, то церкомер обрастает цисту образуя дополнительную защиту, следовательно, паразиты могут заражать дефинитивных хозяев, таких как млекопитающие, птицы), ранняя инвагинация проспективной части сомы в заднюю (архицистицеркоиды), наличие или отсутствие первичной лакуны, инвагинация / ретракция сколекса могут быть использованы для дополнения родовых диагнозов цестод.

Представленный сравнительный анализ систем метацестод и имагинальных форм изученных видов, показал, что предложенная система морфологических признаков личиночных форм может применяться в таксономии цестод наряду с традиционно используемыми.

Таким образом, анализ значимых морфологических признаков метацестод позволил нам дополнить список наиболее часто используемых диагностических признаков цистицеркоидов, что ведет к детализации классификации метацестод, предложенную В.Д. Гуляевым в 1997, которая в свете полученных данных выглядит следующим образом:

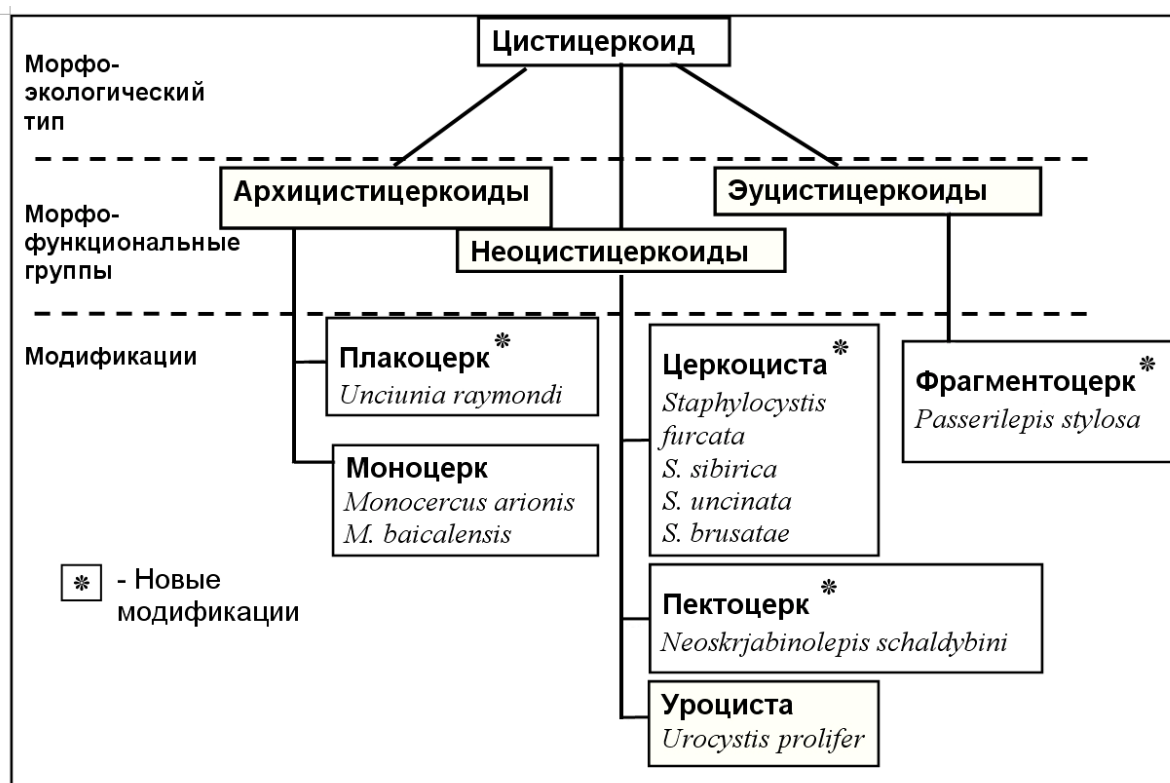


Схема 2. Классификация метацестод

4.2 Сравнение морфо-функциональной организации цистицеркоидов *Hymenolepidinae* и *Dilepididae* млекопитающих и птиц

Цистицеркоидов гименолепидид млекопитающих и гименолепидид птиц объединяет присутствие в процессе личиночного развития церкомера. Между тем, эти две группы цистицеркоидов существенно отличаются особенностями морфогенеза. Для цистицеркоидов *Hymenolepidinae* млекопитающих, принадлежащих к группе неоцистицеркоидов (Гуляев, 1997) характерно отсутствие экскреторного атриума, что вызвано ранней инвагинацией зачатка сколекса, установившей новые морфофункциональные связи между церкомером и развивающейся перспективной частью тела. Это, определяет отсутствие заднего замыкательного клапана цисты и внешнее положение экскреторных пор, которые не погружены внутрь цисты. Как показали наши наблюдения эксцистирование неоцистицеркоидов, происходит без инвагинации сколекса. К

этой группе цистицеркоидов, кроме церкоцисты *Staphylocystis*, принадлежит уроциста *Urocystis* (Pseudhymenolepidinae).

В отличие от неоцистицеркоидов у цистицеркоидов гименолепидид птиц сколекс развивается экзогенно, до инцистирования метацестоды. У них имеется воронковидный задний замыкательный клапан с глубоко погруженными внутрь цисты экскреторными порами. Энцистирование 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 морфологическому типу эуцистицеркоидов.

Группу архицистицеркоидов характеризуют следующие признаки: анцестральное строение экскреторного атриума; автотомия церкомера в теле промежуточного хозяина; экзогенное формирование сколекса; инцистированные личинки подвижны; слабо развит передний замыкательный клапан. Перечисленные признаки принадлежат цистицеркоидам родов *Monocercus* и *Uncinaria*, в связи с чем мы помещаем их в группу архицистицеркоидов.

Некоторые морфологические признаки, характерные метацестодам Dilepididae, позволили отнести эти виды к морфоэкологической группе архицистицеркоидов. *M. arionis* ни на одной из стадий развития нет ни церкомера, ни гомологичных ему структур. Моноцерка отличает еще один характерный признак - формирование к концу ларвогенеза мощного слоя гликокаликса на тегументе цисты. Среди морфоэкологических типов архицистицеркоидов Dilepididae, формирующих на ранних стадиях развития фибриллярную оболочку, ларвоциста *U. raymondi* наиболее близка к криптоцерку. Характерной особенностью этого морфоэкологического типа цистицеркоидов является фрагментация хвостоподобного церкомера на овальные фолликулы, содержащие первичную лакуну (Бондаренко, Томиловская, 1979; Gabrion, 1975).

Выводы

1. На основании выявленных морфологических различий цистицеркоидов изученных видов цестод выделены 6 модификаций. Четыре из них: фрагметоцерк, плакоцерк, пектоцерк, церкоциста – описаны впервые. В качестве универсальных диагностических критериев модификаций, наряду с общепринятыми, предложено использовать четыре дополнительных признака: *место автотомии церкомера, наличие или отсутствие запирательных клапанов, анцестральное (предковое) строение экскреторного атриума, процесс ранней инвагинации проспективной части личинки в заднюю часть сомы.*

2. Существенные различия в морфогенезе метацестод, (являющиеся диагностическими критериями морфо-функциональных групп) могут служить дополнительными идентификационными признаками семейств цестод отряда Cyclophyllidea. Выявленные диагностические признаки и выделенные на их основании модификации цистицеркоидов, могут быть использованы для корректировки существующей таксономической системы цестод, основанной на признаках имагинальных форм.

3. В онтогенезе личинок *U. prolifer* установлена эндогенная агломерация осуществляемая путем бластогенеза, что объясняет высокую степень зараженности дефинитивных хозяев. Большая численность личинок *U. prolifer*, попавших в кишечник одного окончательного хозяина от нескольких разных промежуточных хозяев, обеспечивает высокую вероятность перекрестного оплодотворения между развившимися из них имагинальными формами. Вероятно, что этот механизм повышает уровень гетерозиготности популяции паразита.

4. Установлено, что цистицеркоиды Hymenolepidinae млекопитающих и цистицеркоиды Pseudhymenolepidinae птиц принадлежат к разным морфо-функциональным группам цистицеркоидов – нео- и эуцистицеркоидам. Цистицеркоиды Dilepididae птиц и млекопитающих относятся к группе архицистицеркоидов.

Список публикаций по теме диссертации

1. Гуляев В.Д. Морфогенез церкоцисты *Staphylocystis furcata* (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) / В.Д. Гуляев, Л.А. Ишигенова, С.А. Корниенко // Паразитология. - 2010. – Т. 44. – вып. 1. – С. 12-21.
2. Гуляев В.Д. О жизненном цикле *Unciunia raymondi* Gigon, Beuret, 1991 (Cestoda, Cyclophyllidea, Dilepididae) / В.Д. Гуляев, Л.А. Ишигенова // Паразитология. - 2003. – Т. 38. – вып. 5. – С. 411-417
3. Корниенко С.А. Гельминты насекомоядных млекопитающих Северо-Восточного Алтая / С.А. Корниенко, Ю.А. Мельникова, В.И. Шахматова, Л.А. Ишигенова, К.А. Трофимова // Материалы научной конференции, посвященной 70-летию организации Алтайского государственного природного заповедника. Горно-Алтайск, 3-6 сентября, 2002. – С.72-73
4. Ишигенова Л.А. Жуки рода *Geotrupes* как промежуточные хозяева гименолепидидных цестод рода *Staphylocystis* Северо-восточного Алтая / Л.А. Ишигенова // Материалы межрегиональной научной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Новосибирск. 8-10 октября, 2002 – С. 77-79
5. Ишигенова Л.А. Личиночное развитие моноцерка *Monocercus arionis* / Л.А. Ишигенова, В.Д. Гуляев // Материалы Всероссийской конференции с участием зарубежных ученых, посвященная 60-летию ИСиЭЖ СО РАН «Сибирская зоологическая конференция». Новосибирск. 15-22 сентября, 2004 – С. 379.
6. Ишигенова Л.А. Находка цистицеркоидов *Staphylocystis uncinata* (Stieda, 1862) в жуках рода *Geotrupes* на Северо-Восточном Алтае / Л.А. Ишигенова, А.С. Иванова // Материалы II межрегиональной научной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Новосибирск. 15-20 сентября, 2005 – С. 80-81.
7. Гуляев В.Д., Ишигенова Л.А. Пектоцерк – новый морфологический тип цистицеркоидов *Neoskrjabinolepis* (Hymenolepididae) / В.Д. Гуляев, Л.А. Ишигенова // Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при

Российской академии наук «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». Санкт-Петербург. 20-25 октября, 2008 – Т.1. – С. 204-205.

8. Ишигенова Л.А. Морфогенез цистицеркоида *Urocystis prolifer* Villot, 1880 / Л.А. Ишигенова // Материалы III межрегиональной научной конференции, посвященной 80-летию профессора К.П.Федорова «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке»: Новосибирск. 15-20 сентября, 2009 – С. 114-115.

9. Ишигенова Л.А. Особенности морфогенеза цистицеркоидов *Urocystis prolifer* Villot, 1880 (Cestoda, Cyclophyllidae) – паразита наземных позвоночных / Л.А.Ишигенова // Материалы научно-практической конференции «Проблемы биологической науки и образования в педвузах». Новосибирск. 31 марта-2 апреля, 2011 – С. 5-6