

УДК 576.895.122.1 : 597.554
© 1994

СТРОЕНИЕ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ДИПЛОЗОИД (MONOGENEA)

П. И. Герасев

Рассматривается история описаний половой системы диплозоид, приведших к появлению различных взглядов на природу их семяпринимающего канала. Приводятся данные по проверке этих описаний на коллекционном материале.

Диплозоиды — своеобразная группа моногеней, паразитирующая на жабрах пресноводных рыб. У двух особей срастаются половые протоки, кишечник, нервные стволы соединяются коннективами, и обе они выступают до конца жизни как единое целое. Срастание происходит на стадии дипорпы (постларвы), если особи не находят партнера для сращения, то они погибают.

Многие исследователи пытались объяснить происхождение диплозоид и понять природу их семяпринимающего протока. В литературе этот канал диплозоид рассматривается как истинная вагина (*vagina*), как проросший в тело партнера семяпровод другой особи (*vas deferens*), а некоторые описания позволяют интерпретировать его как вагинальный проток (*ductus vaginalis*). В последнее время (Хотеновский, 1985; Хотеновский, Герасев, 1985) было высказано соображение о возникновении спайников от моногеней, у которых изначально отсутствовала вагина. В то же время появилась работа (Тимофеева, 1987), в которой первые 3 точки зрения без анализа литературных источников, истории вопроса и проверки описаний на оригинальном материале сводятся к одной — семяпринимающий проток диплозоид является истинной вагиной.

В этой публикации мы рассмотрим, во-первых, историю описаний половой системы диплозоид и возникновение того или иного взгляда на природу их семяпринимающего протока. А во-вторых, приведем данные по проверке описаний половой системы ключевых видов, которые легли в основу различных точек зрения, используя проверенные рисунки первоописаний как цитаты из первоисточников.

АНАЛИЗ ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

Представления Целлера (Zeller, 1872) о том, что срастание диплозоид произошло на основе «задержки» перекрестной копуляции при соединении у дипорп вентральной присоски и дорсального бугорка, не отвергается ни одним из исследователей. Однако ни Быховский (1957), ни Хотеновский (1985) не упоминают о его взглядах, а Бове (Bovet, 1967, p. 114) гипотезу о срастании мужской и вагинальной пор приписывает Дауэсу (Dawes, 1946).

Первым, кто описал строение половой системы диплозоиды с обыкновенного гольяна (рис. 1, 2, А), был Эрнст Целлер (Zeller, 1888). Весьма вероятно, что он изучил вид *Paradiplozoon zeller* (Gyntovt, 1967). По данным Целлера, у червей этого вида имеется Лауреров канал, который начинается на дорсальной стороне тела, где он соединен с семяпроводом другой особи, и который впадает, изливая

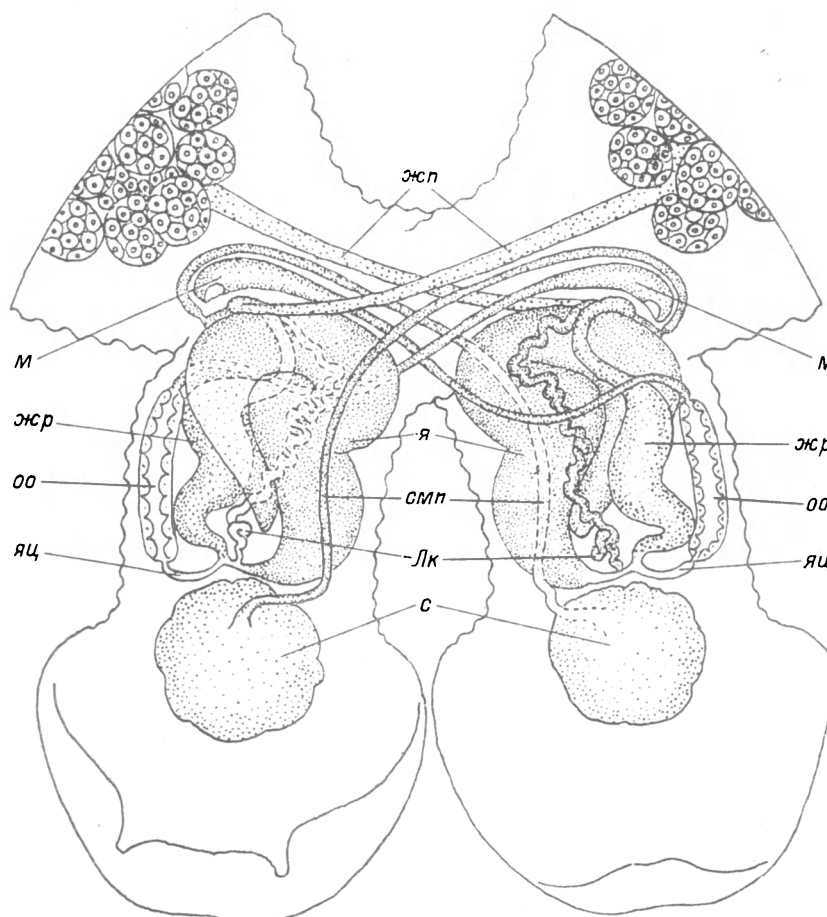


Рис. 1. Строение половой системы *Paradiplozoon zeller* (Gyntovt, 1967) (по: Zeller, 1888).

Обозначения на рис. 1—7: *в* — вагина, *вл* — вагинальный проток, *впр* — вентральная присоска, *гик* — генито-интестинальный канал, *г* — граница двух особей, *жп* — желточный проток, *жр* — желточный резервуар, *зжп* — зачаток желточного протока, *зжр* — зачаток желточного резервуара, *зм* — зачаток матки, *зс* — зачаток семенника, *зсмл* — зачаток семяпровода, *зя* — зачаток яичника, *к* — кишечник, *лк* — Лауреров канал; *м* — матка, *оо* — оотип, *олз* — общий половой зачаток, *с* — семенник, *смл* — семяпровод, *я* — яичник, *яц* — яйцевод.

Fig. 1. Structure of genital system of *Paradiplozoon zeller* (Gyntovt, 1967) (after: Zeller, 1888).

сперму, в яйцевод. Целлер считает, что этот канал «по значению и функции является вагиной» (Zeller, 1888, p. 238).

В дальнейшем точку зрения Целлера поддержали некоторые исследователи. Так, Спростон (Sproston, 1946) приводит его рисунок, называет Лауреров канал вагиной, но пишет, что она начинается на вентральной стороне тела и ее входное отверстие расположено латеральнее медиальной линии тела, что противоречит рисунку. Дауэс (Dawes, 1946) помещает описание диплозоона (рис. 3, 2, Б) из учебника (Benham, 1901, цит. по: Dawes, 1946), отличающееся от целлеровского наличием генито-интестинального канала. Он называет семяпринимающий канал, впадающий в яйцевод, вагиной. На с. 472 Дауэс рассматривает срастание мужского полового протока с вагинальным, не называя свои построения гипотезой и ссылаясь на мнение Целлера (Zeller, 1872) о том, что задержка копуляции привела к срастанию продиплозоонов.

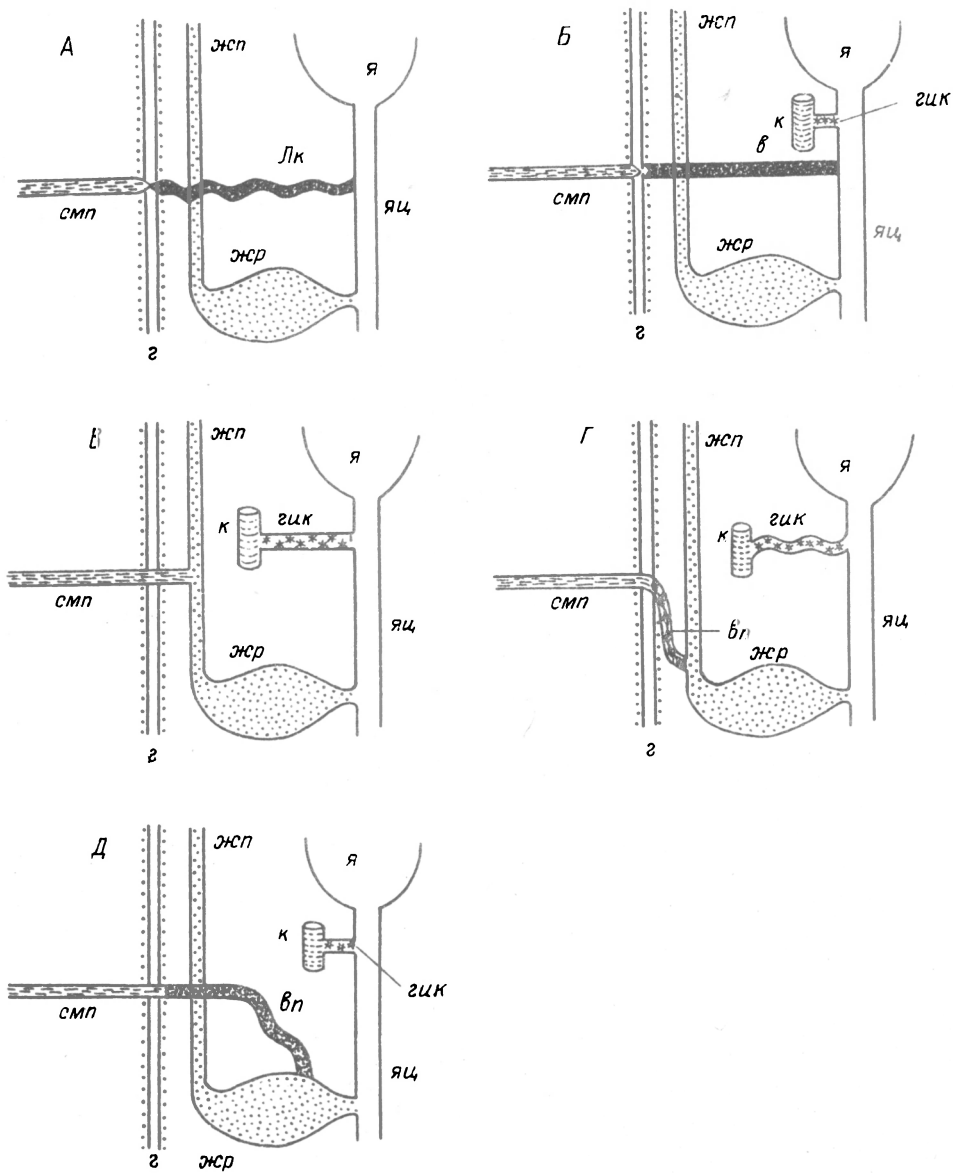


Рис. 2. Схемы организации половых протоков у различных диплозоид.

А — *Paradiplozoon zeller* (по: Zeller, 1888); Б — «*Diplozoon paradoxum*» (по: Dawes, 1946); В — *Eudiplozoon nipponicum* (по: Goto, 1891); Г — «*Diplozoon paradoxum*» (по: Bovet, 1967); Д — *D. paradoxum* (один из вариантов, оригинал).

Fig. 2. Scheme of genital ducts in different diplozooids.

Таким образом, согласно первой точке зрения семяпринимающий проток спайников является вагиной (vagina), которая впадает в яйцевод.

Однако данные Целлера о наличии у диплозоид истинной вагины очень рано были подвергнуты сомнению, которое происходило из ошибки, допущенной этим исследователем в совершенно другой работе (Zeller, 1876), где им был неправильно описан ход генито-интестинального канала у *Polystoma integerrimum*.

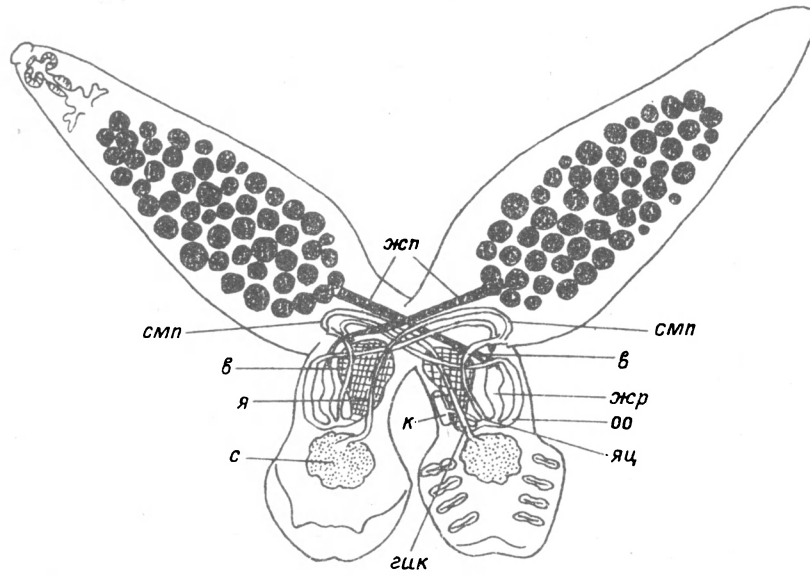


Рис. 3. Строение половой системы «*Diplozoon paradoxum*» (по: Dawes, 1946).
 Fig. 3. Structure of genital system of «*Diplozoon paradoxum*» (after: Dawes, 1946).

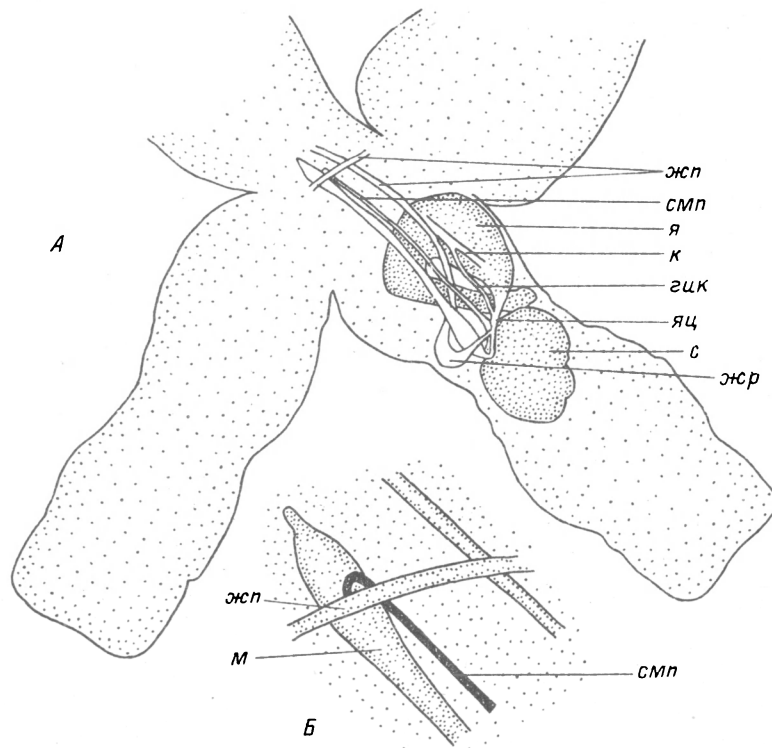


Рис. 4. Строение половой системы *Eudiplozoon nipponicum* (по: Goto, 1891).
 А — общий вид, Б — деталь.

Fig. 4. Structure of genital system of *Eudiplozoon nipponicum* (after: Goto, 1891).

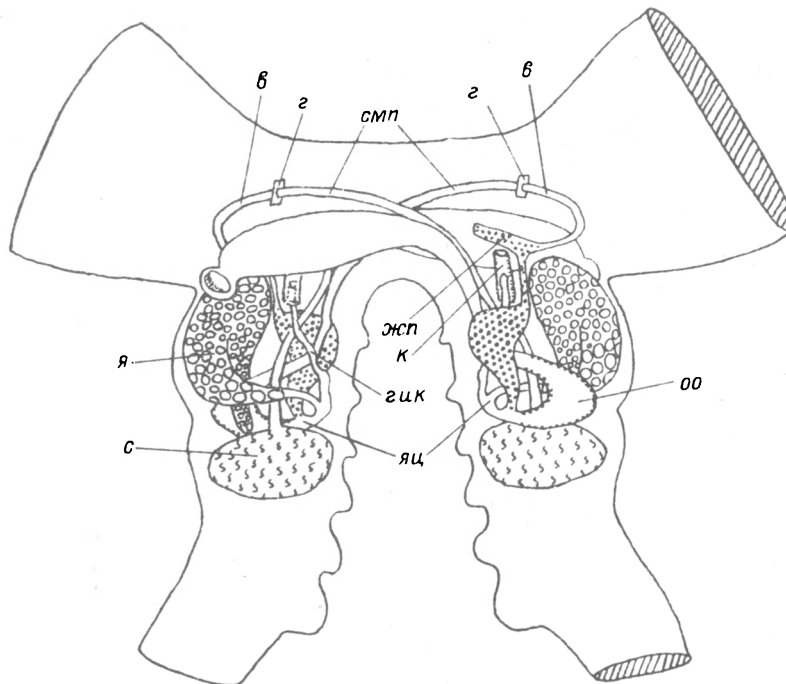


Рис. 5. Строение половой системы «*Diplozoon paradoxum*» (по: Bovet, 1967).
 Fig. 5. Structure of genital system of «*Diplozoon paradoxum*» (after: Bovet, 1967).

Впервые несогласие с данными Целлера высказал Гото (Goto, 1891), который в дипломной работе описал строение половой системы *Eudiplozoon nipponicum* (Goto, 1891). В дальнейшем данные Целлера были отвергнуты Бове (Bovet, 1967).

Сеитаро Гото (Goto, 1891) у *Eudiplozoon nipponicum* описал ход половых протоков (рис. 4, 2, B), весьма отличный от картины, приведенной в работе Целлера. По его данным, семяпровод одного червя сразу при вхождении в тело другого впадает в желточный проток. Семяпровод, идущий в теле партнера, чрезвычайно короткий и никаких отличий его от семяпровода, выносящего сперму из первой особи, не обнаружено. От яйцевода же отходит генито-интестинальный канал, который открывается в кишечник. По мнению Гото, за вагину (Лауреров канал) у *Paradiplozoon zeller* Целлер принял генито-интестинальный проток. Однако, назвав семяпринимающий канал семяпроводом другой особи, Гото сравнивает его местоположение с медио-дорсальной вагиной у представителей рода *Microcotyle*.

После опубликования описания *Eudiplozoon nipponicum* Гото еще раз вернулся к вопросу о половых протоках диплозоид (Goto, 1894, p. 172—173). Отвечая на критику Пинтнера (Pintner, 1891, цит. по: Goto, 1894), который, по-видимому, критиковал его за отсутствие описания вагины, Гото пишет: «Я описал семяпровод одного индивидуума, стоящий в прямой связи с желточным протоком другого. При этом я просто отметил то, что мог непосредственно наблюдать, так как на моих срезах я не мог отличить вагину от семяпровода. Справедливо то, что терминальная часть того, что я считал семяпроводом, была крайне мала, но эта часть не была отделена каким-бы то ни было образом от проксимальной. Я, однако, полностью допускаю справедливость критики Пинтнера по этому вопросу. Я фактически допускаю присутствие вагины у *Diplozoon*, в моем сравнении с *Microcotyle*...».

Однако, несмотря на отказ Гото от собственного взгляда на природу семяпринимающего канала, в литературе за ним по-прежнему числится (см., например, Bovet, 1967) определение этого канала как семяпровода (*vas deferens*).

Так как, по Гото (Goto, 1891), семяпринимающий поток является семяпроводом другой особи, то, согласно второй точки зрения, семяпринимающий канал диплозоид называется *vas deferens*.

Быховский (1957) о вагине диплозоид не говорит ни на одной странице своей книги, а позднее (Быховский, Нагибина, 1959) пишет, что «...семяпровод... заканчивается, сливаясь с желточным протоком другой особи». Ямагути (Yamaguti, 1963), зная о данных Гото и их критике со стороны Пинтнера, однако, прямо указывает в диагнозе рода *Diplozoon*: «вагина отсутствует». К этому мнению присоединяется еще ряд авторов¹ (Sterba, 1957; Thomas, 1957), которые считают семяпринимающий канал семяпроводом.

Следующий этап в изучении половой системы диплозоид связан с монографией Бове (Bovet, 1967). Строение половой системы диплозоона (рис. 5, 2, Г) и интерпретация природы половых протоков у моногеней, по Бове, занимают промежуточное положение между первыми двумя описаниями и точками зрения. По его мнению, у «*Diplozoon paradoxum*»² имеется хорошо выраженный генито-интестинальный канал, идущий от яйцевода и открывающийся в кишечник, а семяпринимающий проток, рассматриваемый им как вагина, впадает в желточный канал.

Так как, по Бове, семяпринимающий проток впадает в желточный канал в отличие от истинной вагины (*vagina*), сливающейся с яйцеводом, то его вслед за Однером (Odhner, 1912, 1913) можно рассматривать как вагинальный проток (*ductus vaginalis*). По Однеру, вагинальный проток по отношению к истинной вагине является образованием *sui generis*, не гомологичен ей, и возникновение этих каналов произошло независимо и параллельно.³

Итак, согласно третьей точке зрения, семяпринимающий проток спайников можно рассматривать как *ductus vaginalis*.

Однако при определении семяпринимающего канала в качестве «вагины» Бове занимает осторожную позицию. По его мнению, недифференцированные половые клетки «гоноциты» располагаются у дипорпы как над вентральной

¹ Однако эти исследователи в отличие от Гото обнаружили впадение семяпринимающего протока в яйцевод.

² В своей работе под видом «*Diplozoon paradoxum*», который собран с леща, плотвы и густеры, Бове мог изучить 9 видов диплозоид: *D. paradoxum* и *Paradiplozoon homoion homoion*, которые поражают все 3 вида хозяев; *P. bliccae* — с леща и густеры; *P. alburni*, *P. zeller*, *P. rutili*, *P. nagibinae* — с плотвы; *P. sarae* и *Eudiplozoon nipponicum* — с леща. Хотеновский (1985, с. 47) считает, что Бове имел дело с выборкой, состоящей из нескольких видов. На это указывают разные размеры срединных крючьев диплозоонов, собранных Бове (Bovet, 1967, fig. 37). Эти крючья, по мнению Бове, растут, а, по данным Хотеновского, обладают неизменными размерами в ряду личинка—дипорпа—взрослый червь. Используя данные Хотеновского о средней длине срединных крючьев диплозоонов, паразитирующих на леще, плотве и густере, и зная размеры срединных крючьев у «*Diplozoon paradoxum*» по Бове, можно предположить, что он имел дело с *D. paradoxum*, *Paradiplozoon homoion homoion*, *P. zeller*, *P. rutili*, *P. nagibinae*, *P. bliccae*. Наличие в материалах Бове *P. zeller* и *P. nagibinae*, однако, вызывает сомнение, так как первый вид в большей степени характерен для гольяна, а второй — для плотвы из Венгрии (Хотеновский, 1985). Таким образом, мы полагаем, что Бове исследовал 4 вида диплозоид (*Diplozoon paradoxum*, *Paradiplozoon homoion homoion*, *P. rutili* и *P. bliccae*), что косвенно подтверждается наличием 4 различных по длине групп срединных крючьев, описанных им для «*Diplozoon paradoxum*».

³ Быховский (1957, с. 71—72), рассматривая этот вопрос, приходит к выводу, что Однер, трактуя *ductus genito-intestinalis* высших моногеней в качестве истинной вагины (*vagina*), предлагает неудовлетворительную систему класса моногеней. Он также считает, что у моногеней имеются почти все переходы между вагиной и вагинальным протоком. На основании этих аргументов Быховский считает гомологичными *vagina* и *ductus vaginalis*. Однако исключительное разнообразие *vagina sensu lato* у моногеней (Brinkmann, 1952) не только не закрывает этого разделения, но и позволяет использовать его для разработки филогении класса (Boeger, Kritsky, 1993).

присоской (гомолог мужской половой присоски у продиплозоид), так и под дорсальным бугорком (Bovet, 1967, fig. 31, F). Если это так, замечает Бове, то, возможно, прав Дауэс в своей гипотезе, по которой дорсальный бугорок является гомологом и зачатком влагища предковой формы. Расположение «гоноцитов» у дипорпы, по Бове, показано сетчатой штриховкой на рисунке дипорпы, у которой дорсальный бугорок даже не изображен. Гистологических доказательств того, что какие-то клетки в теле дипорпы отличаются от недифференцированных паренхимных, являются половыми и образуют дорсальный бугорок, Бове не приводит.

Появление в последние годы четвертой точки зрения (Хотеновский, 1985; Хотеновский, Герасев, 1985) на семяпринимающий канал как на новообразование базируется на следующей рабочей гипотезе. В результате анализа морфологии дипорпы и процесса срастания мы пришли к предположению о происхождении диплозоид от форм, у которых имелась мужская половая присоска, отсутствовала вагина, оплодотворение осуществлялось с помощью прокола дорсальной стороны тела (до этого, возможно, через маточный проток).

Для его проверки были исследованы начальные этапы морфогенеза половой системы *Paradiplozoon rutili* (Герасев, Хотеновский, 1985). Показана перезакладка первичного маточного протока, подходящего к вентральной присоске у дипорпы, а также то, что семяпринимающий проток закладывается позже всех протоков после резорбции дорсального бугорка. Последний же представляет собой не более чем утолщение тегументальной пластинки, под которым не обнаружено никаких половых зачатков.

Таким образом, согласно четвертой точки зрения семяпринимающий проток диплозоид является новообразованием и может быть назван вагиноподобным протоком (*ductus vaginoides de novo*).

Первая (*vagina*) и третья (*ductus vaginalis*) точки зрения довольно близки друг к другу, так как принимают семяпринимающий проток изначально присутствующим у предков диплозоид, но в то же время они являются, по Однеру (Odhner, 1912, 1913), взаимоисключающими. Вторая (*vas deferens*) перекликается с последней (*ductus vaginoides de novo*), потому что обе они отказывают предкам диплозоид в наличии вагины, причем по одной из них этот проток является семяпроводом партнера, а по другой — новообразованием.⁴

СТРОЕНИЕ И МОРФОГЕНЕЗ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ У РЯДА ВИДОВ ДИПЛОЗОИД

1. *Paradiplozoon zeller* (Gyntovt, 1964) в коллекции ЗИН РАН представлен 67 окрашенными червями и тремя сериями срезов.

На тотальных препаратах диплозоид этого вида видно, что сразу при отхождении яйцевода от яичника в него впадает семяпринимающий проток. Последний представляет собой сильно извитой канал, в котором находятся спермии.

Семяпринимающий проток начинается от границы сращения червей, но его соединения в этом месте с семяпроводом другой особи наблюдать не удастся. Несколько дальше по ходу яйцевода в него впадает желточный резервуар, который является конечной частью желточного протока. На тотальных препаратах генито-интестинальный канал найти не удалось.

На гистологических сериях срезов этого вида ход половых протоков, имеющий место на тотальных препаратах, полностью подтверждается. Более того,

⁴ Особняком по отношению к этим представлениям на природу и ход семяпринимающего канала у диплозоид стоят две работы (Dayal, 1941, Reichenbach-Klinke, 1951). В первой из них описывается самооплодотворение у *Paradiplozoon indicum* (см. Хотеновский, 1985, рис. 80: семяпровод одной особи впадает в маточный проток другой), а во второй — как перекрестное, так и самооплодотворение у *P. barbi*.

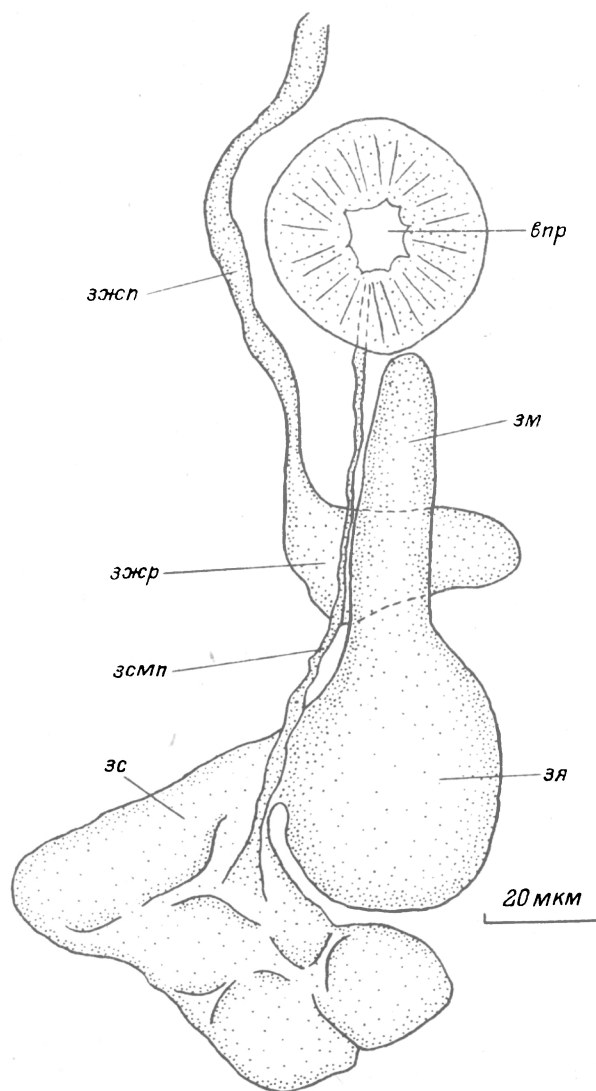


Рис. 6. Половые зачатки у дипорпы *Eudiplozoon nipponicum*.

Fig. 6. Genital germs in diporpa *Eudiplozoon nipponicum*.

на границе сращения червей можно наблюдать переход (без каких-либо границ) семяпровода в семяпринимающий канал и отхождение от самого начала яйцевода короткого и тонкого генито-интестинального канала, связывающего половую систему с одним из кишечных дивертикулов.

Таким образом, ход половых протоков, описанный Целлером (рис. 1, 2, А) для этого вида, можно дополнить генито-интестинальным каналом, что снимает основную претензию, предъявляемую этому автору (Goto, 1891; Bovet, 1967), и сближает его описание с рисунком (рис. 3, 2, Б) половой системы «*Diplozoon paradoxum*», приведенном Дауэсом (Dawes, 1946).

II. *Eudiplozoon nipponicum* (Goto, 1891) представлен в коллекции ЗИН РАН 229 окрашенными зрелыми червями и дипорпами, 12 сериями срезов взрослых спайников и 1 серией срезов дипорпы.

На тотальных препаратах и сериях срезов видно, что от яйцевода сразу около яичника отходит генито-интестинальный канал, который представляет собой длинную тонкую трубку. В самом начале у яйцевода она может быть сильно извита, но затем выпрямляется и направляется к переднему концу тела, где впадает в один из кишечных дивертикулов. В этом канале можно наблюдать яйцеклетки, размеры которых меньше яйцеклеток, находящихся в яичнике перед сфинктером яйцевода; желточные гранулы, несколько отличающиеся от подобных из желточного резервуара; и нитевидные структуры, по-видимому, являющиеся поврежденными спермиями.

Далее яйцевод переходит в короткий и тонкий проток, вначале сильно извитой, который, расширяясь, становится оотипом. От последнего отходит длинная и широкая матка. После отхождения от яйцевода генито-интестинального канала и до его перехода в оотип в него впадает желточный резервуар, плотно заполненный желточными клетками.

Серии срезов подтверждают впадение семяпровода одной особи в желточный проток другой.

Таким образом, мы подтверждаем картину половых протоков, описанную Гото (Goto, 1891) для этого вида (рис. 4, 2, B). К сожалению, мы не можем подтвердить описание половой системы *Eudiplozoon nipponicum*, приведенное в монографии Хотеновского (1985, рис. 155).

Изучение тотальных окрашенных препаратов дипорп с 3—4 парами клапанов показало (рис. 6), что у них имеется хорошо выраженный зачаток яичника с зачатком матки, который доходит до вентральной присоски. Сзади и сбоку от зачатка яичника расположен зачаток семенника. От центральной части зачатка семенника отходит зачаток семяпровода в виде тяжа мелких клеток. Зачаток яичника и зачаток семенника связаны между собой широким и коротким тяжем зачатковых клеток. В передней части тела имеется хорошо выраженный зачаток желточного протока. Огибая вентральную присоску, он доходит до зачатка матки и выше последнего, расширяясь, образует зачаток желточного резервуара.

Зачатка вагины на дорсальной стороне тела или зачатка вагины, отходящего в виде дивертикула от зачатка желточного протока, не обнаружено.

У молодых спайников зачаток маточного протока увеличивается в длину, заходит за вентральную присоску, которая сохраняется довольно долго, и заворачивает к одной из боковых сторон тела. Вентральная присоска одной особи, через которую проходит зачаток семяпровода, расположена у сросшихся червей напротив желточного протока другого червя. Таким образом, зачаток семяпровода одной особи при прорастании в тело другой может легко слиться с зачатком желточного протока.

III. *Diplozoon paradoxum* Nordmann, 1832 представлен в коллекции ЗИН РАН более чем тысячей тотальных окрашенных препаратов и несколькими десятками серий срезов.

Изучение тотальных препаратов и серий срезов *D. paradoxum* показало, что семяпринимающий канал может открываться как в желточный резервуар (рис. 2, Д), так и в яйцевод (рис. 2, А, Б). Этот проток обычно впадает в последнюю треть желточного резервуара, ближе к яйцеводу, чем к желточному каналу. В этом случае он имеет слегка извитой вид. Если же семяпринимающий проток впадает в яйцевод, что подтверждают данные Хотеновского (1985, рис. 165), то он сильно, спиралевидно закручен, несколько вздут и является резервуаром спермы. По данным Бове (рис. 5, 2, Г), семяпринимающий проток впадает в желточный канал, что напоминает взаимоотношения протоков, описанные у *Eudiplozoon nipponicum*, но на нашем материале этого показать не удалось.

Начало яйцевода на тотальных препаратах всегда перекрыто кишечным дивертикулом. На срезах в этом месте выявляется связь яйцевода с пище-

варительной системой при помощи короткого гениито-интестинального канала,⁵ который представляет собой тонкий и короткий проток (Хотеновский, 1985, рис. 34, 165). По Бове (рис. 5, 2, Г), гениито-интестинальный канал весьма длинен, сильно закручен и впадает в кишечник спереди от желточного резервуара. К сожалению, мы не можем подтвердить размеры и ход гениито-интестинального канала, описанного Бове для «*Diplozoon paradoxum*».

Среди обширных материалов по этому виду имеется всего 3 окрашенные дипорпы. У одной из них с тремя парами клапанов обнаружена вентральная присоска диаметром 30 мкм, позади которой имеется гермафродитный общий половой зачаток (ГОПЗ). От последнего к присоске отходит небольшой тяж плотно красящихся клеток — зачаток маточного протока, что сходно с картиной, описанной для *Paradiplozoon rutili* (Герасев, Хотеновский, 1985, рис. 1, 3). У другой дипорпы с таким же числом клапанов ГОПЗ уже разделен на 3 отдела: зачаток семенника с зачатком семяпровода, зачаток яичника с зачатком желточного протока, который слабо выражен и тянется вплоть до глотки, и общий половой зачаток (ОПЗ) с зачатком маточного протока. Подобная картина описана для *P. rutili* (Герасев, Хотеновский, 1985, рис. 3), но для молодых спайников. У третьей дипорпы с тремя парами клапанов и закладывающейся четвертой, три половых зачатка с соответствующими зачатками протоков увеличиваются в размерах и выражены более отчетливо (рис. 7). Никаких других зачатков (в особенности вагины на дорсальной стороне тела) обнаружить не удалось.

Последующие этапы морфогенеза половой системы у молодых спайников соответствуют картине, описанной для *P. rutili* (Герасев, Хотеновский, 1985).

IV. *Inustiatus inustiatus* (Nagibina, 1965) представлен 7 тотальными окрашенными препаратами и 2 сериями срезов. На сериях срезов показано, что семяпровод одной особи сразу при вхождении в тело другой впадает в желточный проток последнего. По взаимоотношению семяпринимающего протока и желточного канала *I. inustiatus* напоминает *Eudiplozoon nipponicum*.

V. Изучение 30 тотальных препаратов и 2 серий срезов *Sindiplozoon strelkowi* (Nagibina, 1965) и *S. diplodiscus* (Nagibina, 1965) показало, что короткий семяпринимающий проток впадает в желточный канал, как это имеет место у *Eudiplozoon nipponicum* и *Inustiatus inustiatus*. У молодых спайников обнаружены зачаток семенников с зачатком семяпровода, крупный зачаток яичника с зачатком маточного протока, идущим к боковой стороне тела, и зачаток желточного протока, заканчивающийся небольшим зачатком желточного резервуара. Последний в несколько раз меньше зачатка яичника и можно считать, что так же, как у *Eudiplozoon nipponicum*, он является производным от зачатка желточного протока (см. выше), а не производным от ГОПЗ, как это имеет место у *Paradiplozoon rutili* (Герасев, Хотеновский, 1985) и *Diplozoon paradoxum* (настоящая публикация).

VI. В нашем распоряжении было несколько препаратов *Paradiplozoon barbi*, на которых удалось наблюдать впадение сильно извитого семяпринимающего протока в первую треть желточного резервуара.

К сожалению, в коллекции ЗИН РАН отсутствуют материалы по *P. indicum* (Dayal, 1941).

Исследование строения половой системы диплозоид показало, что первые оригинальные описания этой системы органов, выполненные на *Paradiplozoon zeller* (Gyntovt, 1964) Целлером (Zeller, 1888) и на *Eudiplozoon nipponicum*

⁵ У крупных *Diplozoon paradoxum*, собранных в августе и сентябре, весь яйцевод заполнен желточными гранулами и клетками. Этот факт привел к ошибочному указанию Хотеновским (1985, рис. 34) на наличие у этого вида гениито-интестинального канала, связывающего кишечник с желточным протоком, так как за последний был принят заполненный желтком яйцевод.

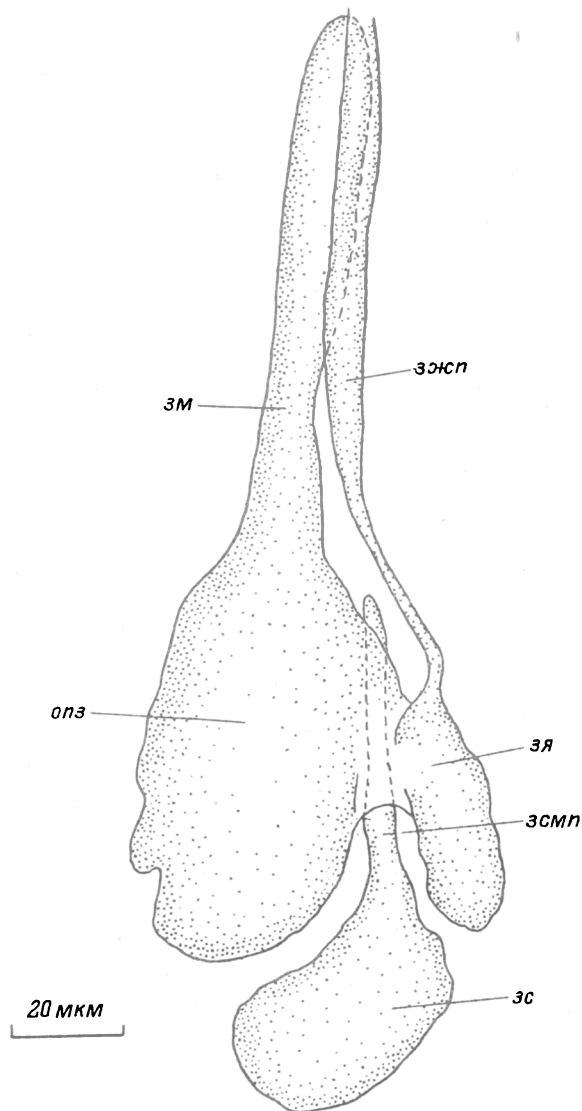


Рис. 7. Половые зачатки у дипорпы *Diplozoon paradoxum*.
 Fig. 7. Genital germs in diporpa *Diplozoon paradoxum*.

(Goto, 1891), являются правильными. Также достоверным нужно признать рисунок «*Diplozoon paradoxum*», приведенный в монографии Дауэса (Dawes, 1946), который дополняет данные Целлера. Мы не смогли подтвердить слияние семяпринимающего протока с яйцеводом у *Eudiplozoon nipponicum* (по Хотеновскому, 1985) и его впадение в желточный проток у «*Diplozoon paradoxum*» по Бове (Bovet, 1967). Обнаружено, что вариации впадения семяпринимающего протока в желточный резервуар или яйцевод имеются не только в пределах рода (*Paradiplozoon*), но и могут встречаться у одного вида — *Diplozoon paradoxum*. Также выяснено, что у представителей родов *Inustiatus* и *Sindiplozoon* короткий семяпринимающий проток впадает, как и у *Eudiplozoon nipponicum*, в желточный канал.

Таким образом, можно считать, что у представителей родов *Eudiplozoon*, *Inustiatius* и *Sindiplozoon* семяпринимающий проток является семяпроводом другой особи. У представителей *Diplozoon* и *Paradiplozoon* этот проток формируется за счет особи — реципиента спермы — и может рассматриваться по нашему мнению, как вагиноподобный проток (*ductus vaginoides de novo*). Анализу морфогенеза и строения половой системы у этих двух групп родов диплозоид, а также природы их семяпринимающего канала и происхождению феномена сращения будет посвящена следующая статья.

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. О систематике рода *Diplozoon* Nordmann (Monogenoidea) // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 3. С. 363—377.
- Герасев П. И., Хотеновский И. А. Некоторые особенности начальных этапов морфогенеза половой системы *Paradiplozoon guili* (Monogenea, Diplozoidea) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 5. С. 289—293.
- Тимофеева Т. А. По поводу новой гипотезы происхождения диплозоонов (Monogenea, Diplozoenidae) // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 5. С. 648—653.
- Хотеновский И. А. Подотряд *Ostomacrinea* Khotenovsky. Л., Наука, 1985. 263 с.
- Хотеновский И. А., Герасев П. И. О происхождении диплозоид (Diplozoidea, Monogenea) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 476—479.
- Boeger W. A., Kritsky D. C. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes) // Systematic Parasitology. 1993. Vol. 26. P. 1—32.
- Bovet J. Contribution a la morphologie et a la biologie de *Diplozoon paradoxum* v. Nordmann, 1832 // Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat., Ser. 3. 1967. T. 90. P. 64—159.
- Brinkmann A. Fish trematodes from Norwegian waters. I. The history of fish trematode investigations in Norway and the Norwegian species of the order Monogenea // Universitetet i Bergen Aarbok, Naturvitenskapelig rekke. 1952. Vol. 1. P. 1—134.
- Dawes B. The trematoda. Cambridge, 1946. Vol. 16. 644 p.
- Dayal J. On a new trematode, *Diplozoon indicum* n. sp., from a freshwater fish *Barbus* (*Puntius*) *sarana* (Ham) // Proc. Nat. Acad. Sci. India. 1941. Vol. 11, N 4. sect. B. P. 93—98.
- Goto S. On *Diplozoon nipponicum* n. sp. // J. Coll. Sci. Tokio. 1891. Vol. 4. P. 151—192.
- Goto S. Studies on ectoparasitic trematodes of Japan // J. Coll. Sci. Imper. Univ. Japan. 1894. Vol. 8. P. 1—273.
- Odhner T. Die Homologien der Weiblichen Genitalwege bei den Trematoden und Cestoden. Nebst Bemerkungen zum naturlichen System der monogenen Trematoden // Zool. Anz. 1912. Bd. 39. S. 337—351.
- Odhner T. Noch einmal die Homologien der weiblichen Genitalwege der monogenen Trematoden // Zool. Anz. 1913. Bd. 41. S. 558—559.
- Reichenbach-Klinke H. Eine neue Art der Trematodengattung *Diplozoon* v. Nordmann // Z. Parasitenk. 1951. Bd. 15. H. 2. S. 148—154.
- Sproston N. G. A synopsis of the monogenetic trematodes // Trans. Zool. Soc. London. 1946. Vol. 25, N 4. P. 185—600.
- Sterba G. Zur Morphologie und Biologie der Gattung *Diplozoon* // Zool. Anz. 1957. Bd. 158. H. 9—10. S. 181—232.
- Thomas J. D. A new monogenetic trematode, *Diplozoon ghanense* sp. nov. (Polyopisthocotylea: Discocotylidae) from a West African freshwater fish *Alestes macrolepidotus* (C. and V., 1849), in West Africa // J. West Afr. Sci. Ass. 1957. Vol. 3. N 2. P. 178—182.
- Yamaguti S. Systema Helminthum. New York; London, 1963. Vol. 4. Monogenea and Aspidocotylea. 699 p.
- Zeller E. Untersuchungen uber die Entwicklung von *Diplozoon paradoxum* // Z. wissensch. Zool. 1872. Bd. 22. S. 168—180.
- Zeller E. Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Polystomen // Z. wissensch. Zool. 1876. Bd. 27. S. 238—274.
- Zeller E. Uber den Geschlechtsapparat des *Diplozoon paradoxum* // Z. wissensch. Zool. 1888. Bd. 46. H. 2. S. 233—239.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 3.01.1994

THE STRUCTURE OF THE REPRODUCTIVE SYSTEM IN DIPLOZIDS (MONOGENEA)

P. I. Gerasev

Key words: Monogenea, diplozoids, reproductive system, sperm-carrying duct.

SUMMARY

The history of descriptions of the reproductive system of diplozoids is displayed. Different authors referred the canal through which the spermatozoa pass into the second worm (sperm-carrying duct) as vagina, vas deferens of another worm, ductus vaginalis, ductus vaginoides de novo. In order to understand the nature of the sperm-carrying duct of diplozoids, the author used the collection of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences for checking the structure of reproductive system of key species, original descriptions of which were put into the base of different points of view on the nature of the diplozoids sperm-carrying duct. We confirm the description of the structure of the reproductive system *Eudiplozoon nipponicum* (Goto, 1891), in which the sperm-carrying duct considered as vas deferens of another worm, and improve the picture of the reproductive system *Paradiplozoon zeller* (Gyntovt, 1964) displayed by Zeller (1888) by the description of genito-intestinal canal. Critical re-estimation of data of Bovet (1967) for the reproductive system structure of «*Diplozoon paradoxum*» and of the same description given by Khotenovsky (1985) is proposed. Distinctly different morphogenesis of reproductive system of *Eudiplozoon nipponicum* and *Diplozoon paradoxum* is described. In latter species the morphogenesis has a resemblance with one of *Paradiplozoon rutili* (after: Gerasev, Khotenovsky, 1985). In representatives of the genera *Diplozoon* and *Paradiplozoon* the sperm-carrying duct is formed in the specimen, which assumed spermatozoa, and it may fall into the oviduct or vitelline reservoir. In our opinion, in this case the sperm-carrying duct is the ductus vaginoides de novo. In the genera *Eudiplozoon*, *Inusiatus* and *Sindiplozoon* we consider the sperm-carrying duct (according Goto and others) as vas deferens of second worm, that falls into vitelline duct.