

УДК 576.895.122.1

**ПО ПОВОДУ НОВОЙ ГИПОТЕЗЫ
ПРОИСХОЖДЕНИЯ ДИПЛОЗООНОВ
(MONOGENEA, DIPLOZONIDAE)**

Т. А. Тимофеева

Критически рассматривается новая гипотеза происхождения диплозоонов от безвагинных форм, близких по своей морфологии современным октомакридам, предложенная недавно Хотеновским и Герасевым. Автор отстаивает классическую точку зрения о сращении пары особей диплозоонов в области половых отверстий в состоянии «in copula» и прямом соединении мужского протока (семяпровода) одной особи с женским (вагиной) другой. Анализируются причины, вызвавшие существование диплозоонов большую часть жизни в виде пары, и последствия этого уникального явления, объясняющие ряд морфологических особенностей этой группы.

Проблема происхождения диплозоонов, своеобразной группы моногеней, на ранних стадиях постэмбрионального развития срастающихся попарно в задней трети тела, представляет большой интерес. Для ее решения необходимо понять, как и на какой основе происходит соединение молодых одиночных особей — дипорп, а также выявить гомологию отдельных частей тела и органов диплозоонов и одиночных моногеней.

До сих пор среди специалистов существовала единая точка зрения: считалось, что объединение предков диплозоонов в пару происходило на основе «задержки» состояния перекрестной копуляции, что привело к сращению червей в области половых отверстий и прямому соединению мужского протока (семяпровода) с женским (вагиной) (Zeller, 1872; Dawes, 1946; Sproston, 1946; Быховский, 1957; Bovet, 1967, и др.). Однако детально этот процесс никем не рассматривался.

В самое последнее время появилась новая гипотеза происхождения диплозоид (Хотеновский, 1985; Хотеновский, Герасев, 1985). По мнению авторов этой гипотезы, диплозоониды возникли от безвагинных форм, близких по морфологии к современным октомакридам, у которых оплодотворение совершается через матку. В ходе эволюции продиплозоониды стали захватывать половой присоской (гомологом мужской половой присоски октомакрид) дорсальную поверхность партнера, прокалывая ее спикулообразным копулятивным органом и вводя сперму непосредственно в паренхиму. В дальнейшем в этом месте возник «семяпроводный» («вагиноподобный») проток, соединяющийся с женской половой системой партнера. Такова вкратце суть новой гипотезы.

Прежде всего хочется отметить, что рождению этой гипотезы не предшествовало появление каких-либо новых данных по морфологии и биологии обсуждаемых групп (Diplozoonidae, Octomacridae, Discocotylidae), могущих в корне изменить сложившиеся ранее представления об их эволюции. Хотеновский и Герасев дают хорошо известным фактам совершенно новую трактовку. В связи с этим придется вновь обратиться к анализу некоторых сторон морфологии и биологии диплозоонид.

То, что попарное соединение червей происходило на основе перекрестной копуляции, никем не оспаривается. В связи с этим логично, как это сделал Дауэс (Dawes, 1946), рассматривать вентральную присосочку и дорсальный бугорок, с помощью которых происходит объединение дипорп в пару, гомологич-

ными копулятивному органу и вагине. Если в отношении вентральной присосочки у авторов новой гипотезы сомнений нет и они видят в ней несомненный гомолог мужской половой присоски октомакрид, то дорсальный бугорок они считают новообразованием и отказывают ему в эволюционной связи с вагинальным протоком. Вопрос о наличии вагины у диплозооносов представляется одним из наиболее важных для решения стоящей перед нами проблемы. Хотеновский так пишет по этому поводу: «Было бы заманчиво предположить, что на месте бугорка у предков диплозоид открывалась вагина. В этом случае было бы достаточно просто понять механизм срастания дипорп и функциональное значение этого образования. Однако здесь следует иметь в виду, что у высших моногеной вагинальные протоки никогда не открываются в задней половине тела. Нельзя забывать, что возникновение вагиноподобного протока из общего полового зачатка происходит у диплозоид уже после сращения червей, редукции упомянутого бугорка, закладки гонад и других половых протоков» (Хотеновский, 1985, с. 72). Таким образом, главными аргументами против гомологии этого образования вагине моногеной являются: 1) положение дорсального бугорка в задней трети тела и 2) значительный временной разрыв между соединением дипорп и появлением «вагиноподобного» протока у сросшихся червей. Мы постараемся показать, что оба этих положения являются следствием эволюции диплозоонид, а не предковым состоянием.

Как известно, для подавляющего большинства моногеной характерно наличие вагинальных протоков. Безвагинные формы появляются неоднократно и независимо в разных семействах моногеной. Часто близкие роды отличаются наличием или отсутствием вагинальных протоков, т. е. последние могут сравнительно легко утрачиваться. У высших моногеной отряда *Mazocraeidea*, к которому относятся и обсуждаемые семейства, вагинальные протоки чрезвычайно варьируют. Вагины могут быть парными и непарными. Парные вагинальные протоки всегда открываются симметрично относительно продольной оси вблизи латеральных краев тела. Отверстия непарных вагинальных протоков могут располагаться как латерально, так и медиально на спинной или брюшной сторонах тела. Дорсальный бугорок дипорп диплозооносов по положению наиболее соответствует медиодорсальной непарной вагине *Mazocraeidea*. Еще одна важная особенность: вагинальные протоки высших моногеной, как правило, впадают в желточные протоки; часть пути сперма проходит вместе с желточными клетками. Вагинальный проток диплозооносов («вагиноподобный» или «семяпроводный», по Хотеновскому), соединяющийся одним концом с семяпроводом другой особи, также вскоре впадает в непарный желточный проток (Bovet, 1967). Таким образом, и в этом отношении диплозоониды не отличаются от других *Mazocraeidea*. Гото в своей монографии по морфологии моногеной также пишет о несомненной гомологии вагины диплозооносов и медиодорсальной вагины микрокотилид и считает обе группы во многих отношениях близкородственными (Goto, 1894).

Теперь о положении дорсального бугорка. У дипорпы он располагается медиально на границе задней трети тела, а вентральная присосочка находится несколько впереди, но с противоположной стороны. У всех моногеной вагинальные поры лежат несколько позади или на одном уровне с общим половым отверстием, которое всегда располагается в передней части тела. У *Mazocraeidea* общий половой атриум открывается на брюшной стороне в районе бифуркации кишечника, а у дипорпы вентральная присосочка находится скорее в задней половине тела. Таким образом, у диплозоонид вентральная присосочка (несомненный гомолог копулятивного органа) также значительно смещена назад, а не только дорсальный бугорок, который по отношению к ней занимает типичное для вагинальных пор положение. Что касается смещения в заднюю половину тела копулятивного органа, а вместе с ним и вагинального отверстия, то уникальность этого явления для моногеной заставляет связывать его с другой уникальной особенностью диплозоонид — парным сращением.

Здесь мы вплотную подходим к обсуждению причин сращения предков диплозооносов и последствий этого уникального явления. Объяснения Хотеновского и Герасева, что возникновению диплозоонид могло способствовать «отсутствие вагины, наличие мужской половой присоски, оплодотворение через матку и малая яйцепродукция» и что «сращение двух дипорп следует рассматривать как

приспособление к перекрестному оплодотворению в условиях сильно разреженной популяции» (Хотеновский, Герасев, 1985, Хотеновский, 1985), кажутся нам мало убедительными. Ведь существует много безвагинных моногеной (не говоря уже о трематодах, для которых наиболее типично оплодотворение через матку), но это не приводит к их сращению. Нет также никаких оснований считать популяцию диплозоонид более разреженной, чем популяции других достаточно крупных видов высших моногеной. Способность к самооплодотворению гермафродитных паразитов, особенно имеющих крупные размеры и часто находящихся на хозяине поодиночке, скорее выгодна для вида, если при этом часть популяции размножается посредством перекрестного оплодотворения, и существуют различные механизмы, увеличивающие возможность спаривания (Rohde, 1979). Нам кажется, что гораздо ближе к истине был Штерба (Sterba, 1957), предположивший, что срастание диплозоонов связано не с необходимостью перекрестного оплодотворения (хотя одновременно очень удачно решается и этот вопрос), а с особенностями расположения и прикрепления паразитов к жабрам рыб. Действительно, сросшиеся в виде буквы «X» диплозооны сидят как бы верхом на жаберном лепестке, охватывая его с двух сторон задними концами тела, при этом клапаны зацемяют вторичные жаберные лепестки. Соединенным попарно особям легче удерживаться на жабрах. Быховский (1957) при оценке путей эволюции придавал особое значение способу прикрепления моногенетических сосальщиков к своим хозяевам, считая его ведущим приспособлением, определяющим процессы эволюции группы.

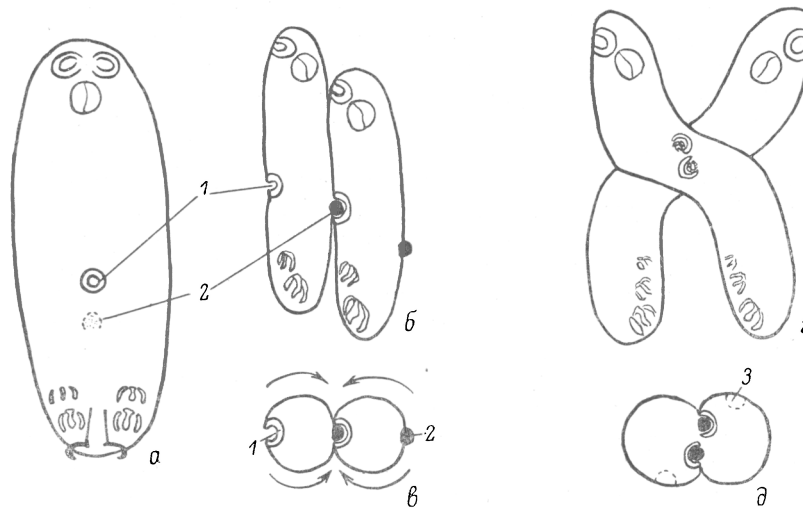
По нашему мнению, именно совершенствование способа прикрепления привело к возникновению столь оригинальной группы, как *Diplozoonidae*. Но если положение «in sorula» давало определенные преимущества в прикреплении паразитов (было более надежным), то имело смысл, чтобы оно стало более длительным и прочным. Это особенно важно, так как после копуляции черви приступают к откладке яиц, от успешности которой зависит благополучие вида. Для того чтобы увеличить продолжительность состояния копуляции, предки диплозоонов должны были «решить» ряд проблем.

Во-первых, в соединенном попарно состоянии паразиты должны были вести присущий им образ жизни, прежде всего продолжать нормально питаться. Как известно, питание высших моногеной кровью связано с сильным вытягиванием тела, так как во взрослом состоянии они фактически лишены способности к передвижению. Расположение половых отверстий у переднего конца тела предков диплозоонид вблизи ротового отверстия несомненно препятствовало их нормальному питанию. Поэтому естественно думать, что продление состояния копуляции способствовало значительному удлинению участка тела перед половыми отверстиями (и относительно смещению их назад), что увеличивало подвижность переднего конца при питании паразитов.

Во-вторых, необходимо было увеличить прочность такого парного соединения, особенно учитывая, что копуляция была перекрестной и червям приходилось сильно изгибать тело, совмещая вентральное отверстие мужской половой системы (копулятивный орган) с дорсальным отверстием вагины партнера, и наоборот, вагину с мужским отверстием партнера. Механические способы удержания партнеров с помощью различного рода структур полового атриума, копулятивного аппарата и самой вагины при этом были явно ненадежны. Срастание диплозоонов можно рассматривать как естественный результат перехода к их постоянному существованию в виде пары. Столь же естественным следствием срастания явилось исчезновение ряда структур, связанных с конечными отделами половой системы и служащих для длительного хранения спермы, образования сперматофоров, введения спермы партнеру, удержания партнеров при копуляции и т. д.

В-третьих, длительное попарное соединение червей не должно было препятствовать нормальной откладке яиц. У моногеной мужское половое отверстие и отверстие матки располагаются рядом или чаще открываются в общий половой атриум. Находясь они обычно на брюшной стороне тела медиально позади глотки (у некоторых форм с сильно уплощенным телом эти отверстия сдвинуты на латеральный край тела). Как мы уже говорили, предки диплозоонид должны были обладать непарной медиодорсальной вагиной, а копулятивный аппарат и

матка открывались, по-видимому, рядом или в общий половой атриум на брюшной стороне. При таком расположении половых отверстий во время перекрестной копуляции должно было происходить сильное неравномерное растягивание стенок тела в этой области и сближение мужского отверстия и отверстия вагины. Отверстие матки при этом отодвигалось от мужского, что позволяло нормально выводить яйца во внешнюю среду. Хорошей иллюстрацией данному процессу могут служить наблюдения за поведением дипорп, объединяющихся в пару (Zeller, 1872; Bovet, 1967; Хотеновский, 1985). Первым этапом соединения дипорп является захват вентральной присосочкой одной особи дорсального бугорка другой. Затем, активно извиваясь, дипорпы соединяют оставшиеся свободными присосочку и бугорок. При этом происходит сильное растягивание одной стороны тела, а другая, наоборот, сжимается, что приводит к сближению присосочки и бугорка у каждого из партнеров, так что фактически они оказы-



Срастание дипорп.

а — дипорпа; б, в — первый этап соединения дипорп в пару; г, д — второй этап соединения дипорп; 1 — вентральная присосочка; 2 — дорсальный бугорок; 3 — место будущего отверстия матки.

ваются на краю тела (см. рисунок). Этими краями тела черви и срастаются, причем сращение может происходить как правыми, так и левыми сторонами тела диплозоонов (Bovet, 1967). По-видимому, при перекрестной копуляции у предков диплозоонов происходило такое же растяжение стенок тела и сближение мужского и женского (вагинального) отверстий, что значительно отодвигало отверстие матки от места соединения копулирующих партнеров и не мешало последним откладывать яйца.

Именно удлинением переднего участка тела перед половыми отверстиями и смещением назад места сращения и соответственно связанных с этой областью органов естественно объясняются многие морфологические особенности современных диплозоонид. Так, непарный отдел кишечника, занимающий всю переднюю часть червей до места их сращения, гомологичен переднему непарному («пищеводному») отделу кишечника высших моногеной, часто имеющему также многочисленные дивертикулы. Как и у многих других представителей *Mazoscaeidea*, бифуркация кишечника имеет место чуть ниже уровня общего полового отверстия, в данном случае — места сращения червей. Задний отдел кишечника диплозоонов, тянущийся почти до конца тела от места сращения — это одна из кишечных ветвей, а короткий дивертикул, огибающий яичник и связанный с генито-интестинальным каналом, — рудимент второй ветви. Укорочение одного из кишечных стволов в задней прикрепительной части тела наблюдается довольно часто у высших моногеной. Желточные фолликулы располагаются у моногеной обычно двумя латеральными полями. Однако такое расположение, так же как и возникновение двуветвистой кишки, во многом связано с интенсивным развитием органов половой системы, занимающих центральную часть тела. У многих моногеной как впереди, так и позади половых органов парность жел-

точников нарушается, и желточные фолликулы там располагаются единым полем. Именно так, по-видимому, можно объяснить появление непарного желточника диплозоонид в передней части тела червей.

Поскольку парное срастание диплозоонов оказалось биологически выгодным с точки зрения прикрепления и обеспечения перекрестного оплодотворения, время пребывания их в виде пары все время удлинялось, а момент соединения одиночных особей сдвигался на все более ранние стадии развития (Dawes, 1946). Здесь мы должны коснуться трактовки морфогенеза половой системы диплозоонов, которая служит вторым основанием для рассмотренной гипотезы (Герасев, Хотеновский, 1985; Хотеновский, 1985; Хотеновский, Герасев, 1985). Авторы наблюдали, что у дипорп *Paradiplozoon rutili* от общего зачатка половой системы, лежащего в центре тела, к вентральной присосочке подходит тяж клеток. Вскоре это образование исчезает. После срастания дипорп у червей с уже сформированными зачатками семенника и яичника вновь появляется тяж клеток, связывающий последние с областью срастания диплозоонов — зачаток «маточного» протока. Последним образуется сильно извитой зачаток «вагиноподобного» протока, впадающий одним концом в желточный проток, а другим соединяющийся с семяпроводом другой особи в области срастания. Наблюдаемая авторами картина в целом хорошо согласуется с другими данными по морфогенезу половой системы моногеней (Alvey, 1936; Frankland, 1955; Ramalingam, 1969; Нагибина, 1969). Правильнее только говорить об общем зачатке половых протоков, который на ранних стадиях развития имеет вид единого клеточного тяжа, а не о закладке маточного протока. Более осторожно следует говорить и об исчезновении этого зачатка на ранних стадиях развития дипорп. Скорее клетки зачатка переходят в неактивное состояние и перестают окрашиваться отлично от окружающей паренхимы. Показательно, что Бове (Bovet, 1967) в отличие от Герасева и Хотеновского обнаружил присутствие клеток зачатка половой системы не только в области вентральной присосочки, но и дорсального бугорка. Если считать вентральную присоску и дорсальный бугорок гомологами копулятивного аппарата и вагины, то становится понятным их формирование за счет клеток зачатка половых протоков. В связи с ранним объединением особей диплозоонов в пару процесс формирования их половой системы оказался как бы разорванным на два этапа: первый — формирование органов, обеспечивающих соединение и срастание дипорп, и второй — формирование собственной половой системы. Тот факт, что «вагиноподобный проток» закладывается последним, не противоречит нашим представлениям, так как у моногеней вагина всегда дифференцируется после формирования семяпровода и матки-оотипа (Нагибина, 1969; Ramalingam, 1969, и др.).

Появление новой гипотезы в значительной степени базируется на предположении одного из авторов (Хотеновский, 1985) о происхождении диплозоонид от близкого современным октомакридам предка и о филогенетической близости этих двух групп, для которых создан новый подотряд *Octomacrinea*. Сем. *Discoctylidae* (без рода *Octomacrum*, выделяемого в отдельное семейство) не входит в состав нового подотряда. Хотеновский в своей монографии всячески подчеркивает отличия дискотилид от октомакрид и диплозоонид, хотя несколькими годами ранее он высказывал совершенно иную точку зрения (Хотеновский, 1981). Все эти таксономические перестановки и нововведения кажутся нам малообоснованными и явно преждевременными. Имеющиеся данные по морфологии личинок диплозоонов и дискотилид, большое сходство в строении клапанов, паразитирование у пресноводных рыб — все это говорит в пользу филогенетического родства всех трех семейств. Взаимоотношения между отдельными представителями этих групп могут быть уточнены только после выяснения морфологии личинок и взрослых форм таких малоизученных родов, как *Octomacrum*, *Neodiscoctyle*, *Afrodiplozoon* и *Neodiplozoon*. Хочется заметить также, что именно предположение Хотеновского о происхождении диплозоонид от гипотетического предка, почти полностью идентичного современным октомакридам, явилось причиной создания новой теории, изобилующей рядом маловероятных допущений.

Нам кажется, что нет никаких оснований отказываться от классических представлений, признающих наличие вагины у диплозоонов и срастание пары

особей в состоянии копуляции. Ведь и сам автор признает, что в случае признания гомологии дорсального бугорка вагине «было бы достаточно просто понять механизм срастания дигорн и функциональное значение этого образования» (Хотеновский, 1985, с. 62). Ведь наиболее простое и логичное решение обычно бывает и наиболее близким к истине.

Л и т е р а т у р а

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Герасев П. И., Хотеновский И. А. Некоторые особенности начальных этапов морфогенеза половой системы *Paradiplozoon rutili* (Gläser, 1967) (Diplozoidae, Monogenea). — *Паразитология*, 1985, т. 19, вып. 5, с. 386—393.
- Нагибина Л. Ф. Морфология и развитие *Pricea multae* Chauhan (Monogenoidea). — В кн.: *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*, 1969, т. 24, с. 197—207.
- Хотеновский И. А. Система и филогения моногеней семейств Diplozoidae и Discocotylidae (Monogenea). — В кн.: *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*, 1981, т. 30, с. 166—175.
- Хотеновский И. А. Подотряд Octomacrinea Khotenovsky. Л., Наука, 1985. 263 с. (Фауна СССР; Н. С., № 132; Моногеней).
- Хотеновский И. А., Герасев П. И. К вопросу о происхождении диплозоид (Diplozoidae, Monogenea). — *Паразитология*, 1985, т. 19, вып. 6, с. 476—479.
- Alvey C. H. The morphology and development of the monogenetic trematode *Sphyranura oligorchis* (Alvey, 1933) and the description of *Sphyranura polyorchis* n. sp. — *Parasitology*, 1936, vol. 28, N 2, p. 229—253.
- Bovet J. Contribution à la morphologie et à la biologie de *Diplozoon* v. Nordmann, 1832. — *Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat. Ser. 3*, 1967, t. 90, p. 64—159.
- Dawes B. The Trematoda. With special reference to British and other European forms. Cambridge Univ. Press., 1946. 644 p.
- Frankland H. M. T. The life history and bionomics of *Diclidophora denticulata* (Trematoda: Monogenea). — *Parasitology*, 1955, vol. 45, N 3/4, p. 313—351.
- Goto S. Studies on the ectoparasitic trematodes of Japan. — *J. Coll. Sci. Tokyo.*, 1894, vol. 8, p. 1—273.
- Ramalingam K. Morphological description of *Gemacotyllelloides* gen. n. (Monogenea: Gemacotylidae), its life history and bionomics. — В кн.: *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*. Т. 24. Л., 1969, с. 220—241.
- Rohde K. A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. — *Amer. Natur.*, vol. 114, 1979, N 5, p. 648—671.
- 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.
- Zeller E. Untersuchungen über die Entwicklung von *Diplozoon paradoxum*. — *Z. Wissensch. Zool.*, 1872, Bd 22, S. 168—180.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 26.08.1985

ON A NEW HYPOTHESIS OF THE ORIGIN OF DIPLOZOONIDS (MONOGENEA, DIPLOZOONIDAE)

T. A. Timofeeva

S U M M A R Y

The new hypothesis on the origin of diplozoonids from the forms lacking vagina, close in their morphology to recent octomacrids, which was suggested by Khotenovsky and Gerasev, is considered. The author supports the classical view of the fusion of a pair of diplozoonids in the genital opening area «in copula» and direct fusion of the male duct (vas deferens) of one individual with the female duct (vagina) of the other. The reasons that gave rise to the existence of diplozoonids as a couple for the most part of their life and consequences of this unique phenomenon explaining morphological characters of this peculiar group are analysed.