

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

А. В. ИВАНОВ

О МЕТАМОРФОЗЕ ПАРАЗИТИЧЕСКОГО МОЛЛЮСКА
PARENTEROXENOS DOGIELI A. IWANOW

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 4 VI 1948)

Превращение личинки эндопаразитических брюхоногих *Entoconchidae* до сих пор известно недостаточно. Кроме отрывочных данных Бонневи (1), имеется лишь сообщение Б. Н. Шванвича (2) о метаморфозе *Entocolax*. В 1946 г. на западном побережье Сахалина мне удалось получить живых личинок недавно описанного мной *Parenteroxenos dogieli* (3) и произвести искусственное заражение хозяина — *Cuscutaria japonica* Semper. Собранные при этом стадии метаморфоза личинок послужили материалом для настоящего сообщения.

Личинки *Parenteroxenos* развиваются в коконах, находящихся в выводковой полости паразита. Попадая через сифональный канал моллюска в полость кишки хозяина, они затем выводятся наружу вместе с экскрементами голотурии. В морской воде коконы лопаются, а личинки попадают в кишечник нового хозяина вместе с пищей. Свободная жизнь личинки очень коротка, и если она сразу же не будет проглочена голотурией, то быстро погибает. Об этом говорит организация самой личинки, которая отличается значительной редукцией (4) и неспособна к длительному самостоятельному существованию.

Тело сформированной личинки состоит из головной лопасти (рис. 1, А, с), ноги (р) и внутренностного мешка (s). Последний снабжен мантией (m) и одет прозрачной колпачковидной раковиной, изогнутой в одной плоскости (co). Нога несет крышечку (cp). Наружный эпителий ресничный. Ротовое отверстие (o) ведет в небольшую эктодермальную кишку, или стомодеум, слепо замкнутый сзади (ec). В передней части тела помещаются также зачатки нервных ганглиев (g), а в ноге две pedalные железы (d). Во внутренностном мешке лежат эндотермальная кишка (en) и половой зачаток (go). Между внутренними органами развита соединительная ткань мезенхиматозного характера (ms). Наконец, в мантийную полость свешиваются две крупные клетки, прикрепленные к спинной поверхности внутренностного мешка узкими стельками (x). Они имеются у всех личинок и представляют собой одноклеточные органы неизвестной функции. В отличие от всех известных личинок *Entoconchidae*, личинка *Parenteroxenos* не имеет статочистов. Длина личинки около 0,1 мм.

Попадая в кишечник голотурии, личинка очень скоро приступает к метаморфозу. Первые стадии превращения протекают до внедрения в стенку кишки хозяина и сводятся к отбрасыванию частей и органов, которые являются излишними и затрудняют внедрение. Внутренностный мешок отделяется от вершины раковины и постепенно продвигается вдоль брюшной стенки раковины к устью (рис. 1, Б). В результате энтодермальная кишка оказывается в устье раковины (en), мантия от-

слаивается и деформируется (*m*), половой зачаток переходит в переднюю часть тела (*go*), а стебельчатые мантийные клетки, перемещаясь вперед, совсем выходят из раковины (*x*). Одновременно стомодеум отделяется от покровов и замыкается в пузырек (*ec*). Далее вся передняя часть тела отшнуровывается от внутренностного мешка и раковины и, наконец, отделяется совсем (рис. 1, *B*). Таким образом, отбра-

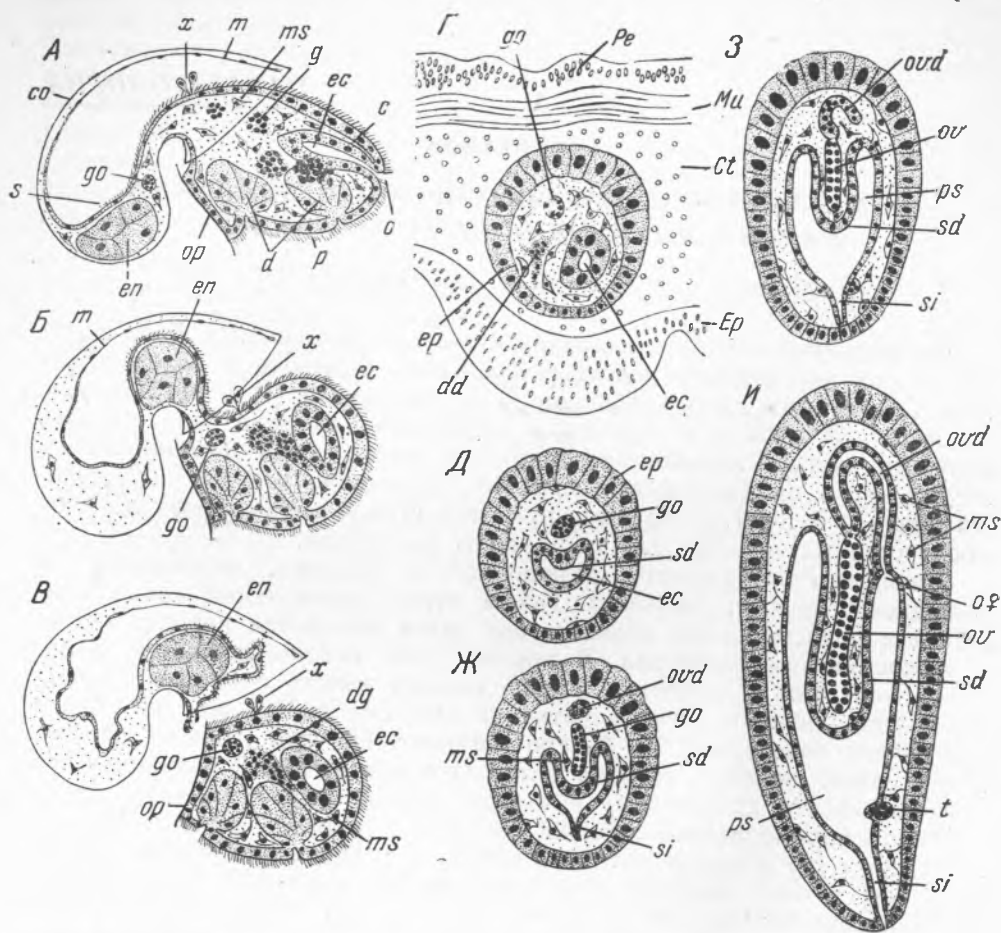


Рис. 1. Метаморфоз личинки *Parenteroxenos dogieli*. А — И — последовательные стадии развития. *c* — головная лопасть; *co* — раковина; *d* — pedalные железы; *dd* — остатки pedalных желез; *dg* — остатки ганглиев; *ec* — стомодеум; *en* — энтодермальная кишка; *ep* — наружный эпителий; *g* — ганглий; *go* — половой зачаток; *m* — мантия; *ms* — мезодермальная клетка; *o* — рот; *op* — крышечка; *ov* — яичник; *ovd* — яйцевод; *o♀* — женское половое отверстие; *p* — нога; *ps* — полость псевдопаллиума; *s* — внутренностный мешок; *sd* — definitivoный внутренностный мешок; *si* — сифон; *t* — семенник; *x* — стебельчатые мантийные клетки; *Ct* — соединительно-тканый слой кишки хозяина; *Ep* — кишечный эпителий хозяина; *Mu* — мышечный слой кишки хозяина; *Pe* — перитонеум хозяина

сывается не только раковина, но и значительная часть внутренностного мешка со всей энтодермой и мантией, т. е. имеет место некробиотический метаморфоз.

В момент отбрасывания внутренностного мешка с раковиной личинка внедряется в стенку голотурии. Как это происходит, осталось невыясненным. Возможно, что какую-то важную роль при этом играют pedalные железы.

Следующая стадия развития, обнаруживаемая уже в соединительно-тканном слое кишечника голотурии, имеет округлую форму (рис. 1, *F*).

Реснички отбрасываются, а в эпителии появляются крупные клетки, которые были описаны мной в покровах взрослого моллюска (5) под названием колбовидных клеток. Повидимому, они принимают какое-то участие в процессе восприятия питательных веществ из окружающей соединительной ткани хозяина. Ганглии и педальные железы дегенерируют (*dd*). Внутреннее пространство заполнено рыхлой мезенхимой (*ms*), в которой лежат компактный половой зачаток (*go*) и эпителиальный пузырек стомодеума (*ec*). Как видно из последующего развития, наружный эпителий дает начало покровам взрослого моллюска, стенка стомодеума — внутреннему эпителию выводковой камеры, а его полость представляет зачаточную выводковую полость. На этой стадии животное состоит из зачатков двух зародышевых листков — эктодермы (наружный эпителий и стомодеум) и мезодермы (мезенхима). Кроме того, имеется половой зачаток, из которого позднее формируется яичник.

Весь последующий период развития носит характер прямого развития. Размеры постепенно увеличиваются. Наиболее интересные изменения претерпевает стомодеум. Стенка его начинает выпячиваться внутрь (рис. 1, *Д, Ж*). Во выпячивание с наружной стороны заходят мезодермальные клетки (*ms*) и половой зачаток (*go*). Так формируется первый зачаток внутренностного мешка взрослого моллюска (*sd*). Образование его происходит на передней стенке будущей выводковой камеры, т. е. на стороне, обращенной к мускульному слою кишки голотурии. На противоположной стороне выводковой полости появляется выпячивание эпителия, растущее по направлению к наружному эпителию, — зачаток ресничного канала сифона (*si*). Позднее канал сифона, достигнув эпителия заднего конца тела, прорывается наружу в полость кишки хозяина (рис. 1, *И, si*). В это же время впереди полового зачатка в мезенхиме появляется скопление крупных мезодермальных клеток — зачаток яйцевода (рис. 1, *З, ovd*).

Вскоре сильно растущий паразит прорывает своим передним концом мускульный слой кишечника голотурии и приподнимает перитонеум и тонкий слой соединительной ткани кишки хозяина, выпячивая их в целом. Теперь моллюск заметен на наружной поверхности кишки голотурии в виде небольшого бугорка. Длина его достигает к этому времени 0,7 мм. Во внутреннем строении его происходят следующие изменения. Очень сильно разрастается выводковая камера и внутренностный мешок, который принимает характерную колбасовидную форму (рис. 1, *И, ps, sd*). Зачаток яйцевода разрастается в виде клеточного тяжа, в котором скоро появляется канал и который одним концом соединяется с вытянувшимся половым зачатком, а другим открывается в выводковую полость (*ovd*). Наконец, у начала канала сифона на стенке выводковой камеры появляется мужской половой зачаток, превращающийся позднее в семенник (*t*). Таким образом, на этой стадии в основном достигается уже организация взрослого моллюска. Дальнейшее развитие сводится к усиленному росту и к гистологической дифференциации имеющихся уже органов.

Весь онтогенез *Parenteroxenos* может быть разделен на четыре периода. Первый начинается с дробления яйца и заканчивается образованием личинки. В общем он протекает сходно со всеми морскими *Prosobranchia*. Второй период заключается в некробиотическом метаморфозе, во время которого отбрасывается раковина, мантия и энтодермальная кишка. Третий период начинается с внедрения передней части личинки в стенку кишки хозяина и характеризуется регрессивными изменениями (дегенерация личиночных органов). Четвертый период есть период прогрессивного развития имеющихся немногих зачатков вплоть до формирования взрослого животного.

Некробиотический метаморфоз *Parenteroxenos* — черта крайне оригинальная, не встречающаяся нигде у *Mollusca*. Вторичное происхождение некробиоза несомненно и связано с чрезвычайной деградацией взрослых паразитов. Аналогичные причины, вероятно, привели к появлению некробиотического метаморфоза и у *Rhizocephala*.

Филогенетически псевдопаллиум (стенка выводковой камеры) развивался как кожная складка на переднем конце тела, обрастающая внутренностный мешок. Образование псевдопаллиума у *Parenteroxenos* частично за счет стомодеума носит вторичный характер и значительно упрощено и сокращено. Это упрощение есть частный случай общей закономерности, наблюдаемой в эволюции онтогенезов в самых различных группах животных. Сравнивая развитие примитивных и специализированных форм, мы видим, что у последних вторично вырабатываются сокращенные, но вместе с тем более совершенные способы формирования органов и целых систем, значительно отступающие от первоначальных, обусловленных филогенезом способов образования этих органов. Так, И. И. Мечников⁽⁶⁾, а затем А. К. Тихомиров⁽⁷⁾ показали, что инвагинация представляет собой вторичный способ обособления энтодермы, выработавшийся в результате длительной эволюции онтогенеза. Вместе с тем, этот способ гораздо более прост и совершенен, нежели деляминация или иммиграция. Аналогичный пример дает развитие медуз у *Leptolida*, при котором большую роль играет медузоидный узелок. Образование последнего и дальнейшего развитие является очень простым и совершенным способом формирования субумбреллярной полости, велума и манубриума. Однако его простота, как и в случае развития псевдопаллиума у *Parenteroxenos*, есть результат сложной эволюции онтогенеза. Более примитивный способ развития известен у *Millepora (Hydrocorallia)*, у которой медузы образуются из отдельных гидрантов путем сложной перестройки и дифференциации⁽²⁾.

Лаборатория зоологии беспозвоночных
Ленинградского государственного университета

Поступило
22 V 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. Voelke, Zool. Jahrb. Anat., 15 (1902). ² S. J. Hickson, Quart. J. Micr. Sci. (n. s.), 32 (1891). ³ А. В. Иванов, ДАН, 48, № 6 (1945). ⁴ А. В. Иванов, Тр. Лен. об-ва естествоисп., 69, в. 4 (1946). ⁵ А. В. Иванов, Изв. АН СССР, сер. биол., 1 (1947). ⁶ И. И. Мечников, Embryologische Studien an Medusen, Wien, 1886. ⁷ А. К. Тихомиров, Изв. Об-ва любит. естеств., антроп., этн., 11, в. 2 (1887). ⁸ Б. Н. Шванвич, ДАН, 54, № 1 (1946).