

УДК 576.895.121.55 : 591.34

© 1993

**РАМИЦЕРК В ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ ТРЕХ ВИДОВ
РОДА APLOPARAKSIS (CESTODA) — ПАРАЗИТОВ КУЛИКОВ****С. К. Бондаренко**

Приведены сведения о постэмбриональном развитии трех видов цестод *Aploparaksis orientalis* Spassky et Bobova, 1961; *A. penetrans* (Clerc, 1902) и *A. rissae* Schiller, 1951, полученных в результате экспериментального исследования, проведенного на Северо-Западной Чукотке. Метацестоды принадлежат к морфологической модификации цистицеркоида, именуемой рамицерком. Развитие протекает по единой схеме с незначительными вариациями. Приведены сведения о промежуточных хозяевах, которыми оказались олигохеты различных систематических групп.

Среди метацестод Hymenolepididae, обозначаемых общим термином цистицеркоид, Скрябин и Матевосян (1945), взяв за основу работу Вилло (Villot, 1883), выделили 7 морфологических типов: диплоциста, микроцерк, моноцерк, рамицерк, сталилоциста, уроциста и церкоциста. Бондаренко и Контримавичус (Bondarenko, Kontrimavichus, 1976) дополнили этот список еще тремя новыми модификациями, найденными у *Aploparaksinae* — аутотомицерк, флорицерк и хвостатая диплоциста, установив при этом, что разные типы цистицеркоида могут быть свойственны даже представителям одного рода цестод. Так, у *Aploparaksis* Clerc, 1903 были зарегистрированы 5 модификаций: аутотомицерк, рамицерк, флорицерк, хвостатая и типичная диплоцисты. Различия между ними в основном сводились к степени развития формируемого в процессе постэмбрионального развития личиночного органа — церкомера, теряемого при попадании метацестоды в дефинитивного хозяина. При этом часть церкомера, именуемая цистой (эндоцистой) или сомой, у всех модификаций имеет принципиально одинаковую организацию, тогда как другая часть — хвостовой отросток — может иметь различную форму: от простого отростка с придатками в основании (флорицерк, аутотомицерк, рамицерк) до трансформированной в дополнительную защитную структуру — экзоцисту (хвостатая и типичная диплоцисты). Каждой модификации свойственны и характерные черты постэмбрионального развития.

На протяжении ряда лет нами получены данные о жизненных циклах 38 видов цестод подсем. *Aploparaksinae* Mayhew, 1925. Аутотомицерк найден у 2 видов, рамицерк — у 7, флорицерк — у 1, хвостатая диплоциста — у 12, типичная диплоциста — у 16 видов.

Термином «рамицерк» Скрябин и Матевосян предложили именовать цистицеркоид *Cysticercus* sp., обнаруженный Мрачеком (Mracek, 1907) в олигохете *Lumbriculus variegatus* в Чехословакии. Ему свойствен относительно короткий хвостовой отросток, в базальной части несущий боковые придатки. Видовая принадлежность этого рамицерка так и осталась невыясненной. Такой классический рамицерк нами был найден на Чукотке сначала у паразитов бекасов *Aploparaksis orientalis* Spassky et Bobova, 1961 и *A. penetrans* (Clerc, 1902)

(Бондаренко, 1975; Bondarenko, Kontrimavichus, 1976), а затем и у *A. rissae* Schiller, 1951, паразитирующего преимущественно у бекасовидного веретенника.

Помимо перечисленных видов рамицерк был зарегистрирован у *Wardium chaunense* Bondarenko et Kontrimavichus, 1977, жизненный цикл которого был изучен Бондаренко и Контримавичусом (1977). В качестве промежуточного хозяина *W. chaunense* используют тубифицид *Rhyacodrilus coccineus*. Его цистицеркоид отличается тем, что все отростки в основании хвоста настолько хорошо развиты, что у зрелого рамицерка практически невозможно выделить главный ствол. У гименолепидид воробьиных птиц Чукотки рамицерк найден у *A. borealis* Bondarenko et Rausch, 1977 и у двух видов рода *Monorcholepis* Oschmarin, 1963 — *M. sobolevi* Zimbaluk, Andronova et Kulikov, 1966 и *Monorcholepis* sp. (неопубликованные данные). У третьего вида рода *M. dujardini* (Krabbe, 1869) фаза метацистоиды также представлена рамицерком.

В настоящем сообщении мы ограничимся данными о постэмбриональном развитии трех видов цестод куликов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение закономерностей формирования рамицерка проводилось на Чаунском стационаре Института биологических проблем Севера (Магадан), расположенном на Северо-Западной Чукотке. Эксперименты проводились по обычной методике. Олигохеты содержались при температуре +16—20°. С каждым видом поставлено несколько опытов.

A. orientalis. Поставлены два эксперимента. 1) 14 августа 1974 г. 200 экз. олигохет *Lumbriculus olgae* приведены в контакт с яйцами из нескольких стробил от молодого бекаса. Заразились 5 олигохет, у 4 из них обнаружено по одной метацистоде, у 1 — три. Развитие завершилось за 42 дня. 2) 20 августа 1977 г. Использованы 40 экз. *L. variegatus* и яйца из двух стробил. Заразились 10 олигохет, интенсивность инвазии 4—19 экз. Развитие за 25 дней.

A. penetrans. Проведены два эксперимента. 1) 23 августа 1977 г. Использованы: одна зрелая цестода и 102 экз. *L. variegatus* (заразились 9 экз.) и 5 экз. *Styloscolex sokolskajae* (заразился 1 экз.). Первая зрелая метацистода обнаружена на 55-й день. 2) 25 августа 1977 г. Использованы яйца из одной стробилы и олигохеты *L. variegatus* — 134 экз. (заразились 30 экз.), *Lamprodrius chaunense* — 12 экз. (заражения не произошло); *S. sokolskajae* — 7 экз. (через сутки у 4 из них обнаружены в целоме онкосферы, однако дальнейшего развития не произошло). Сформированные рамицерки найдены лишь на 66-й день.

A. rissae. Проведены 3 эксперимента. 1) 2 июля 1975 г. Заразились 3 экз. тубифицид *Rh. coccineus* и 1 экз. люмбрикулид — *S. sokolskajae*. Интенсивность инвазии достигала 32 экз. Первые сформированные рамицерки наблюдались в *S. sokolskajae* на 15-й день, а в *Rh. coccineus* — на 21-й день. 2) 28 августа 1977 г. Использованы олигохеты: *L. variegatus* — 15 экз. (не заразились), *Rh. coccineus* — 62 экз. (заразились 44 экз.), *Mesenchaeetraeus* sp. — 33 экз. (заразились 19 экз.). Большинство сформированных рамицерков обнаружено уже на 26-й день, но при высокой интенсивности заражения в полости тела *Rh. coccineus* присутствовали и ранние стадии (удлиненные метацистоиды). Интенсивность заражения до 30 экз. 3) 28 июля 1986 г. Использованы 34 экз. *Mesenchaeetraeus* sp. (заразились 5 экз., интенсивность инвазии до 32 экз.); 27 экз. энхитреид *Bryodrilus arcticus* (заразился 1 экз., интенсивность — 1 экз.).

Рисунки и измерения выполнены с помощью микроскопа «Amplival» и рисовального аппарата РА-6. Фотографии — на «Amplival» и «Fluoval» с микротонасадками.

***Aploparaksis orientalis* Spassky et Bobova. 1961 (рис. 1; 2, 3, а, см. вкл.)**

Описан от бекаса *Gallinago gallinago* L. с Камчатки (Спасский, Бобова, 1961) очень детально, и даже отсутствие сведений о сколексе в дальнейшем не затруднило идентификацию цестод. Бондаренко (1966) у бекаса на севере Средней Сибири обнаружила стробилы со сколексом. Крючья имели длину 0.032 мм и весьма характерную форму (рукоятка их почти полностью редуцирована). Несколько позже Спасский и Юрпалова (1969) обнаружили этих цестод и указали размер крючьев 0.034—0.036 мм. Дальнейшие исследования показали, что *A. orientalis* является обычным паразитом бекасов.

В 1973 г. впервые в естественно инвазированных люмбрикулидах *L. olgae* (*Stylodrilus* sp. по: Бондаренко, 1975) мы обнаружили рамицерки *A. orientalis*. Идентификация проведена по крючьям. Затем видовая принадлежность была подтверждена экспериментально (Бондаренко, 1975). Постэмбриональное развитие рамицерка протекает следующим образом.

Зрелые яйца характеризуются шиповатой поверхностью эмбриофоры. В кишечнике промежуточного хозяина онкосферы освобождаются от оболочек и проникают в целом. На 2-е сутки онкосферы, не меняя размера, достигают 0.027—0.029×0.025—0.027 мм. Затем активные движения эмбриональных крючьев прекращаются, и онкосфера приступает к метаморфозу. К 6-му дню она увеличивается в диаметре, достигая 0.05—0.06×0.06—0.08 мм. Дальнейшее увеличение размера сопровождается образованием первичной полости тела. У 8-дневной метацестоды размером 0.086×0.08 мм полость имела диаметр 0.029 мм, у более крупной, размером 0.11×0.09 мм, она увеличилась до 0.06×0.05 мм.

Интенсивное удлинение метацестоды наблюдалось на 9—11-й дни. Передний конец (будущий цистосколекс) шире заднего, на последнем сохранились эмбриональные крючья. В это время метацестода достигала размера 0.12—0.13×0.08—0.13 мм, ее полость увеличилась до 0.07—0.11×0.04 мм. На 15—16-й дни, одновременно с продолжающимся увеличением размера, отмечено начало дифференциации метацестоды на передний отдел и хвостовой придаток. В основании хвоста появляются 10 небольших выпячиваний тегумента — будущих отростков, диаметр этого отдела не превышает 0.07 мм. Общая длина метацестоды на этой стадии достигает 0.7—0.72, максимальная ширина — 0.08—0.09 мм. На цистосколекс при этом приходится 0.29—0.35 мм длины, на хвостовой отросток немного больше — 0.37—0.41 мм. Дистальный конец хвоста приобретает характерное для рамицерка расширение диаметром 0.07 мм, тогда как диаметр вышележащей части всего 0.04 мм. Дальнейшая дифференциация на сколекс, шейку и цисту сопровождается активным органогенезом.

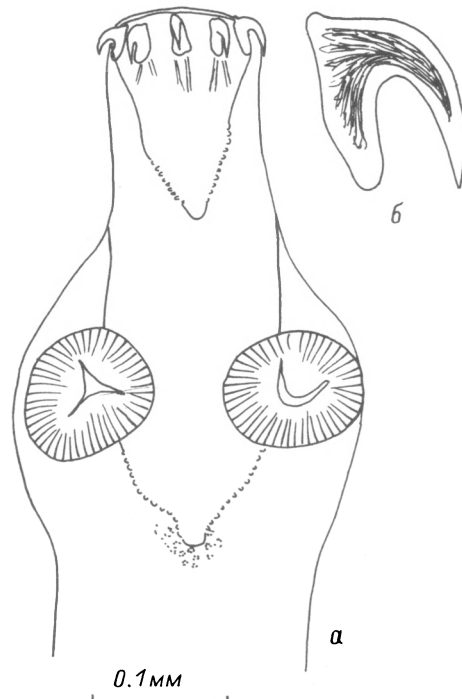


Рис. 1. *Aploparaksis orientalis* Spassky et Bobova, 1961.

а — сколекс; б — крючок.

На стадии раннего сколексогенеза появляются небольшие выпуклости на месте будущих присосок, на переднем конце обособляется конический вырост (0.031×0.051 мм) — хоботок. В это время остатки первичной полости наблюдались лишь в основании хвоста, тогда как в области шейки и цисты на ее месте заметны многочисленные клетки и зернистые образования. Создается впечатление, что щелевидная полость в шейке и полость цисты формируются заново и завершается этот процесс на стадии позднего сколексогенеза образованием фиброзной выстилки, уходящей в шейку и сколекс, и инвагинацией этих структур внутрь цисты. В области обособления хоботка на поверхности тегумента хоботкового влагалища появляются многочисленные «шипики» (микротрихии) и идет процесс формирования кармашков крючьев (hook organ). Позже число шипиков сокращается до трех, расположены они один над другим на поверхности каждого кармашка. Затем на их месте появляется одно тонкое лезвие крючка, основание которого лежит в кармашке. Специально процесс формирования крючьев нами не изучался. В конце позднего сколексогенеза крючья полностью сформированы, и их размер практически не меняется. Перед инвагинацией метацестода имеет следующее строение. Она четко дифференцирована на дефинитивный отдел, состоящий из сколекса и шейки, и церкомер, в свою очередь состоящий из цисты и хвостового придатка с отростками в основании. Сколекс с выставленным хоботком, 0.23×0.12 , присоски $0.045—0.06$ мм в диаметре. Крючья 0.03 мм длины. Шейка 0.13×0.08 мм, в ней заметна щель, переходящая в полость цисты, и несколько известковых телец. Циста 0.14×0.18 мм, полость выстлана фиброзными волокнами, простирающимися в шейку. Благодаря им, по-видимому, и происходит втягивание в полость цисты дефинитивного отдела метацестоды. Паренхиматозный слой образован рыхлорасположенными крупными веретеновидными клетками, его толщина составляет 0.021 мм. На остальные слои стенки цисты в сумме приходится примерно 0.006 мм. Длина хвоста $0.037—0.041$, отростков в его основании — 0.06 мм. Процесс инвагинации дефинитивного отдела в полость цисты протекает в считанные минуты и завершается смыканием стенок выходного отверстия.

О п и с а н и е рамицерка. Циста овальная либо округлая, $0.29—0.5 \times 0.25—0.43$ мм, имеет обычное строение. Толщина ее стенки $0.012—0.022$ мм. У молодых метацестод между сколексом и окружающей его шейкой имеется значительное свободное пространство, которое у более старших по возрасту рамицерков уменьшается и приобретает вид щели. Толщина шейки по центру цисты $0.016—0.021$ мм. Сколекс $0.057—0.074$ мм в диаметре. Хоботок $0.086—0.119 \times 0.053—0.066$ мм. Крючьев 10, $0.028—0.033$ мм длины; лезвия $0.016—0.019$, основания — 0.021 мм. В сколексе и шейке многочисленные известковые тельца диаметром $0.008—0.013$ мм. Хвост хорошо развит, в базальной его части насчитывается 6—10 пальцевидных отростков, величина которых зависит от возраста метацестоды. У молодых они короткие, $0.08—0.27$ мм, у зрелых достигают $0.41—0.45 \times 0.09—0.11$ мм. Общая длина хвоста $0.41—1.15$, ниже уровня отростков его ширина $0.18—0.29$ мм. Характерное расширение на дистальном конце хвоста от 0.14×0.36 до 0.51×0.85 мм (из естественно инвазированной *L. olgae*). Эмбриональные крючья 0.013 мм длины, сосредоточены на главном стволе хвоста.

Aploparaksis penetrans (Clerc, 1902) Clerc, 1903 (рис. 3, б; 4, см. вкл.)

С и н.: *Monorcholepis penetrans* Clerc, 1902; *Aploparaksis sobolevi* Oschmarin et Morosov, 1948.

Описан от *Calidris minuta* и *Gallinago gallinago* с Урала (Clerc, 1902, 1903). Специфичный, но относительно редкий паразит бекасов. У куликов рода *Calidris* никем, кроме Клера, не регистрировался. Не исключено, что

автор обнаружил у кулика-воробья не *A. penetrans*, а какой-то другой вид с крючьями 0.04 мм. Это мог быть *A. bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 или *A. (Tanureria) secessivus* Gubanov et Mamaev, 1960 — обычные паразиты песочников. Характерным признаком *A. penetrans* является способ фиксации, именуемый «заякориванием», при котором сколекс цестоды глубоко внедряется в стенку кишечника хозяина, сильно увеличиваясь в размере, вокруг него формируется жесткая капсула, которую ни сколекс, ни передний конец стробилы покинуть не могут. С внешней стороны кишечника образуется характерный шишкообразный вырост, хорошо заметный при вскрытии хозяина.

Рапицерк *A. penetrans* впервые был найден нами в естественно инвазированном *L. variegatus*, но ошибочно был идентифицирован по крючьям как *A. secessivus* (Бондаренко, 1975; Bondarenko, Kontrimavichus, 1976). Трудно было допустить столь значительные изменения в структуре сколекса при переходе к паразитированию в дефинитивном хозяине. Лишь экспериментальное изучение жизненного цикла *A. penetrans* подтвердило тождество его рапицерка с обнаруженным ранее.

Постэмбриональное развитие *A. penetrans* протекает так же, как и у *A. orientalis*. Яйца одиночные, без дополнительной оболочки. Эмбриофора самых зрелых из них кажется шиповатой. В экспериментах одинаково успешно проходило заражение как яйцами с еще не полностью сформированной эмбриофорой (опыт 1), так и зрелыми. Диаметр наружной оболочки яиц 0.07—0.13, внутренней зернистой — 0.041—0.049 мм. Эмбриофора 0.037—0.045×0.037—0.041 мм. Онкосфера 0.026—0.033×0.026—0.039 мм. В полости тела хозяина онкосферы обнаружены уже через сутки после контакта с яйцами цестод. Они совершают активные движения крючьями, их размер 0.025—0.027×0.033 мм. В течение первой недели размер онкосфер увеличивается незначительно. Диаметр не превышает 0.08 мм, в это время в ней протекает метаморфоз — деструкция эмбриональных элементов (мышц, приводящих в движение крючья, и желез проникновения), затем наблюдается пролиферация клеток. Точное время образования первичной полости указать трудно. В зависимости от интенсивности инвазии оно меняется от 8 до 22 дней. У метацестоды размером 0.08×0.07 полость имеет диаметр около 0.03 мм, ее границы размыты. В дальнейшем с увеличением размеров паразита увеличивается и полость. Так, удлинненная метацестода 0.18×0.086 мм имела полость 0.11×0.04 мм, причем границы ее уже четко очерчены. Клетки, выстилающие полость, крупнее периферийных. На стадии удлинения идет интенсивное вытягивание метацестоды. 22-дневная метацестода имеет размер 0.62—0.8×0.012—0.018 мм. Полость располагается в основном в передней половине тела. При наблюдении за живой метацестодой видно, как клетки, выстилающие полость, могут смыкаться, в результате чего полость исчезает, а затем вновь расходятся. За удлинением следует дифференциация метацестоды на цистосколекс и хвост. На границе этих отделов появляются небольшие выпячивания, дающие начало отросткам в основании хвоста, дистальный отдел которого принимает характерную гантелевидную форму. На переднем конце метацестоды появляются зачатки хоботково-влагалищного комплекса и присосок, а на границе с хвостом — цисты. На 28—36-й дни метацестода достигла в длину 0.95 мм, в ней наблюдался ранний сколексогенез. На тегументе сколекса в области обособления хоботка появляются многочисленные микротрихии, идет процесс формирования кармашков, в которых образуются лезвия крючьев. Хоботок уже способен к активным движениям. На извлеченных метацестодах он то втягивается в полость хоботкового влагалища, то вновь выпячивается. В целоме хозяина хоботок наблюдали только в инвагинированном состоянии, т. е. формирование крючьев протекает в инвагинационном канале, образованном стенками хоботкового влагалища. Присоски имеют вид выступающих валиков. В шейке появляются первые известковые тельца, а в цисте форми-

руется полость, уходящая в виде щели в шейку. Поздний сколексогенез характеризуется завершением развития всех отделов метацестоды. Общая длина метацестоды перед инвагинацией достигала 0.98—1.1 мм (дефинитивный отдел 0.38—0.53, церкомер 0.45—0.67 мм). Сколекс с выставленным хоботком 0.33×0.19 мм. Присоски 0.062—0.07 мм в диаметре. Хоботковое влагалище простирается назад за присоски, его размер 0.21×0.014 , хоботок — $0.08—0.13 \times 0.06$ мм. Крючья 0.041 мм длины, лезвие — 0.025, основание — 0.029. Шейка 0.25×15 , циста $0.19—0.23 \times 0.16—0.21$ мм. Хвост 0.22—0.58 мм длины. Наблюдая за метацестодой, совершающей инвагинацию, мы установили, что после погружения сколекса и шейки в полость цисты размер последней увеличился от 0.23×0.21 до 0.37×0.31 мм.

О п и с а н и е сформированной метацестоды (обобщенные данные). Общая длина рамицерка достигает 0.67—2.05 мм. Циста овальная, $0.41—0.72 \times 0.29—0.53$ мм. Стенка цисты состоит из гиалинового слоя толщиной 0.001 мм, гомогенного — 0.002—0.004, базальной мембраны с отходящими в подлежащий слой отростками — 0.005—0.008, паренхиматозного — 0.006—0.016 мм. Внутренний фиброзный слой, выстилающий полость цисты, хорошо выражен, его толщина по центру цисты 0.004, у заднего отверстия — 0.013 мм. Толщина шейки 0.018—0.053 мм. Центральную часть цисты занимает сколекс, размер которого зависит от состояния хоботка. Когда он выставлен, размер сколекса 0.34×0.5 , при втянутом хоботке — $0.25—0.34 \times 0.19—0.28$ мм. Присоски с хорошо развитой мускулатурой 0.06—0.09 мм в диаметре. У метацестоды из естественно инвазированной олигохеты присоски значительно крупнее — $0.13—0.15 \times 0.09—0.1$ мм. Хоботок $0.11—0.17 \times 0.06—0.14$ мм, в апикальной части имеет углубление, в котором располагаются 10 крючьев. Общая длина крючка 0.041—0.045 мм (лезвия 0.021—0.025, основания с корневым отростком 0.029—0.035). Хоботковое влагалище $0.25—0.5 \times 0.08—0.17$ мм. Известковые тельца многочисленные. У метацестоды, найденной в природе, насчитали 431 тельце (диаметр 0.008—0.012 мм). Хвостовой придаток характерной для рамицерка формы. Общая его длина колеблется от 0.15 до 1.42 мм, на дистальном конце имеется расширение размером до 0.26×0.37 мм. Максимальная длина отростков в основании хвоста 0.45 мм. Эмбриональные крючья 0.012 мм.

Попав в кишечник птицы и отторгнув церкомер, дефинитивная часть метацестоды внедряется в стенку двенадцатиперстного либо (значительно реже) начального отделов тонкого кишечника и здесь происходит ее гипертрофированный рост. Размер сколекса увеличивается в 5—10 раз, вокруг него формируется капсула, охватывающая и передний конец стробилы. Разрастанию подвергается преимущественно участок сколекса, лежащий впереди присосок. Сами присоски в размере практически не меняются, но они так далеко (на 1.2—2.5 мм) сдвигаются от вершины сколекса, что многие исследователи, не обнаружив их на обычном месте, считали их редуцированными. Редукции подвергаются крючья и хоботок. Последний иногда сохраняется в виде шаровидного образования, напоминающего присоску.

***Aploparaksis rissae* Schiller, 1951 (рис. 3, в; 5, 6)**

С и н.: *Aploparaksis filiformis* Spassky, 1963; *A. filiformis* sensu Spassky et Jurpalova, 1969; sensu Bondarenko, 1975; *A. daviesi* Deblock et Rausch, 1968.

Описан от моевки *Rissa tridactyla* с о. Св. Лаврентия Шиллером (Schiller, 1951) и более нигде не регистрировался. Изучение типового препарата № 47088 в гельминтологической коллекции национального музея США (Белтсвилл) позволило внести коррективы в описание, опубликованное Шиллером. На препарате помимо *A. rissae* была обнаружена стробила, которую мы склонны отнести к виду *A. brachyhallos* (Krabbe, 1969). Нам представляется, что

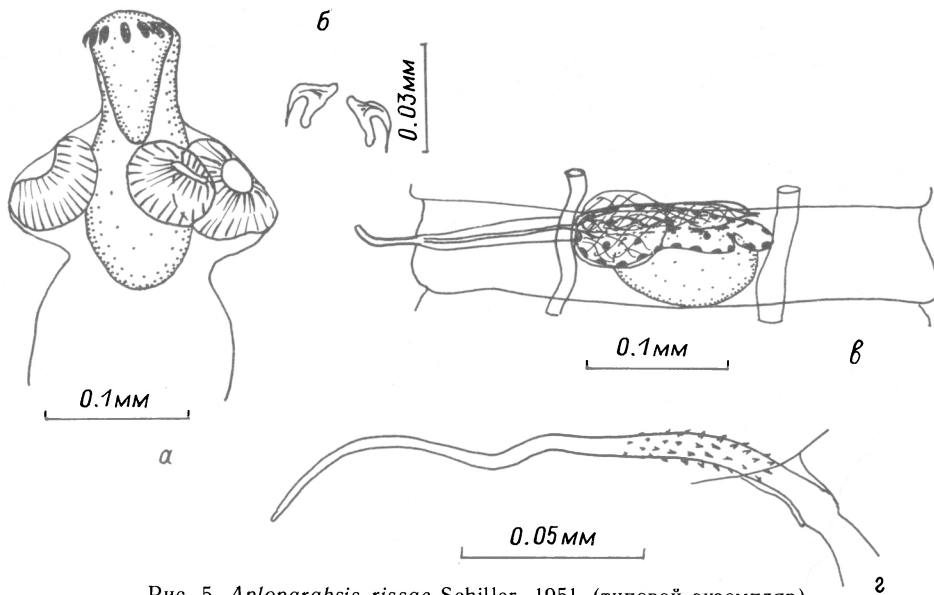


Рис. 5. *Aploparaksis rissae* Schiller, 1951 (типовой экземпляр).
 а — сколекс; б — крючья; в — гермафродитный членик; г — циррус. Оригинал.
 Fig. 5. *Aploparaksis rissae* (type specimen).

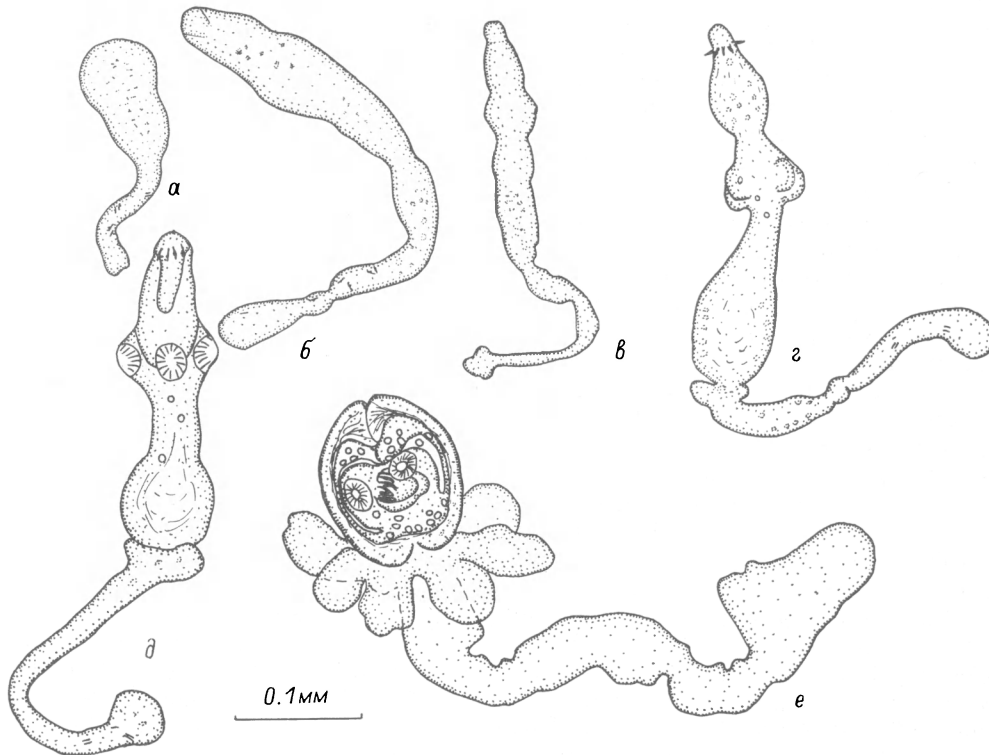


Рис. 6. Постэмбриональное развитие *Aploparaksis rissae* Schiller, 1951.
 а — удлинение; б, в — дифференциация; г — ранний сколексогенез; д — поздний сколексогенез; е — рами-
 церк.

Fig. 6. Postembryonal development of *Aploparaksis rissae*.

гермафродитный членик автор сделал с этой стробилы, так как на рисунке изображена короткая бурса цирруса, а сам циррус с бульбусовидным вздутием, тогда как у *A. rissae* он жгутовидный. Эти неточности в диагнозе послужили причиной того, что ни Спасский (1963) при описании *A. filiformis*, ни Деблок и Рауш (Deblock, Rausch, 1968), выделяя новый вид *A. daviesi*, не дифференцировали цестод от *A. rissae*. Сыграл определенную роль и гостальный фактор: *A. rissae* описан от чайки, а два вышеназванных вида — от куликов. Изучив типовые препараты *A. filiformis* и *A. daviesi*, мы пришли к заключению об их идентичности с *A. rissae*. *A. rissae* был найден нами у черной камнешарки *Arenaria melanocephala* и *Limnodromus scolopaceus* на Аляске, у *L. griseus* из штата Вашингтон (неопубликованные данные). Экземпляры из куликов рода *Limnodromus* имеют более крупные стробилы и пропорционально более крупные внутренние органы. Так, бурса цирруса в гермафродитных члениках достигает апоральных экскреторных каналов, максимальная длина эвагинированного цирруса — 0.413 мм.

Х о з я е в а: *Rissa tridactyla*, *Arenaria interpres*, *A. melanocephala*, *Calidris alpina*, *Gallinago gallinago*, *Limnodromus griseus*, *L. scolopaceus*, *Limnodromus* sp.

М е с т а о б н а р у ж е н и я: Камчатка, Чукотка, Якутия (Россия) и Северная Америка.

Приводим краткую характеристику и рисунок типового экземпляра.

О п и с а н и е. Сколекс 0.2×0.19 мм. Присоски 0.07—0.08 мм в диаметре. Хоботок 0.09×0.06 , хоботковое влагалище 0.2×0.07 мм. Длина крючка 0.021 мм (лезвия — 0.012, основания с корневым отростком — 0.016, ширина крючка — 0.01). Семенник 0.1×0.06 мм, слегка сдвинут апорально. Бурса цирруса $0.205—0.23 \times 0.025—0.029$ мм, пересекает среднюю линию тела. Циррус достигает в длину 0.151 мм, максимальная его ширина в проксимальной части 0.008 мм. Примерно на треть покрыт относительно крупными редко расположенными шипиками. Семяприемник овальный, 0.07×0.05 мм, вагина 0.11 мм длины. Зрелые маточные членики отсутствуют.

В отличие от двух предыдущих видов яйца *A. rissae* могут выделяться во внешнюю среду как по одному, так и пакетами, объединяющими по 2—14 яиц. Пакеты образуются путем слияния наружных оболочек яиц. Одиночные яйца $0.066—0.074 \times 0.07$ мм. Внутренняя зернистая оболочка $0.043—0.049 \times 0.041—0.043$ мм. Эмбриофора $0.033—0.037 \times 0.029—0.034$, онкосфера 0.029×0.025 мм. Эмбриональные крючья — 0.012 мм.

Постэмбриональное развитие *A. rissae* протекает в полости тела олигохет по той же схеме, как и у *A. orientalis* и *A. penetrans* (рис. 5). На стадии раннего сколексогенеза на границе цисты и хвоста образуется складка в виде чаши (валика), охватывающей основание цисты, а затем на стадии позднего сколексогенеза на ней образуются небольшие выросты, которые продолжают увеличиваться в размере уже после завершения инвагинации метацестоды. На величину отростков помимо возраста рамицерка влияет интенсивность заражения хозяина. Отростки значительных размеров отмечены лишь при низкой интенсивности заражения.

О п и с а н и е рамицерка. Общая длина зрелого рамицерка 0.39—0.69 мм. Циста овальная либо округлая, $0.135—0.16 \times 0.12—0.135$ мм. Толщина ее стенки 0.008—0.012, шейки — 0.004—0.006 мм. Сколекс $0.074—0.102$, присоски $0.033—0.041$ мм в диаметре. Хоботок $0.04—0.057 \times 0.025—0.032$ мм. Хоботковое влагалище $0.07—0.11 \times 0.04—0.005$ мм. Крючья $0.018—0.02$ (лезвие — 0.012, основание с корневыми отростками $0.014—0.015$) мм длины. Известковые тельца относительно немногочисленные, их диаметр 0.007—0.008 мм. Хвостовой придаток $0.25—0.54$ мм длины, его дистальный конец расширен. Придатки в основании хвоста могут достигать размера $0.11—0.254 \times 0.045—0.074$ мм (у метацестоды в возрасте 160 дней).

Вышеизложенное наглядно демонстрирует общие закономерности формирования модификации цистицеркоида, именуемой рамицерком. Незначительное отличие, которое можно охарактеризовать как видовое, выявлено у *A. rissae*. Оно касается времени образования придатков в основании хвоста. Если у *A. orientalis* и *A. penetrans* придатки появляются одновременно путем вздутия сегментированного тегумента в основании хвоста на стадии дифференциации метацестоды, то у *A. rissae* на этом месте вначале появляется нерасчлененная складка, или валик. Происходит это значительно позже, чем у первых двух видов и по времени совпадает с началом формирования крючьев сколекса. К моменту завершения сколексогенеза на валике появляются выросты, чаще разной величины. Значительных размеров придатки достигают при низкой интенсивности заражения хозяев.

Значительные расхождения в сроках развития метацестод могут быть объяснены разными условиями экспериментов, и этот вопрос нуждается в дополнительных исследованиях. При высокой интенсивности инвазии промежуточных хозяев в естественных условиях развитие может совершаться в течение двух сезонов.

Небезынтересно отметить, что среди цестод, паразитирующих у бекасовых, помимо *A. penetrans* метод «заякоривания» используют по крайней мере еще два вида — дилепида *Rauschitaenia ancora* (Mamaev, 1959), жизненный цикл которой был изучен в этом же регионе (Бондаренко, Томиловская, 1979), и аколеата *Shipleya inermis* Fuhrmann, 1908, паразитирующего в двенадцатиперстном отделе кишечника бекасовидного веретенника.

Список литературы

- Бондаренко С. К. Цестоды рода *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) от куликов низовья Енисея и Норильских озер // Тр. ГЕЛАН. 1966. Т. 17. С. 19—34.
- Бондаренко С. К. Цестоды рода *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) от ржанкообразных Чаунской низменности (фауна, морфология, жизненные циклы) // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток, 1975. С. 44—77.
- Бондаренко С. К., Томиловская Н. С. Новый род дилепидид *Rauschitaenia* gen. nov. и жизненный цикл *R. ancora* (Mamaev, 1959) comb. n. — паразита бекаса // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 29—37.
- Скрябин К. И., Матевосян Е. М. Ленточные гельминты-гименолепидиды домашних и охотничье-промысловых птиц. М.: Сельхозгиз, 1945. 488 с.
- Спаский А. А. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц. Ч. 1: Основы цестодологии. Т. II. М.: Наука, 1963. 417 с.
- Спаский А. А., Бобова Л. П. Три новых вида цестод рода *Aploparaksis* (Hymenolepididae) // *Helminthologia*. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 346—357.
- Спаский А. А., Юрпалова Н. М. Цестоды рода *Aploparaksis* от куликов Чукотки и их краткий зоогеографический обзор // Паразиты позвоночных животных. Кишинев, 1969. С. 46—73.
- Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. Polymorfism of larvae of the genus *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) // *Folia parasitol. Praha*. 1976. Т. 24, N 1. P. 39—44.
- Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. Post-embryonic development of *Wardium chaunense* Bondarenko et Kontrimavichus, 1977 (Cestoda: Hymenolepididae) in the intermediate host // *Folia parasitol. Praha*. 1977. Т. 24, N 3. S. 337—342.
- Clerc W. Contribution à l'étude de la faune helminthologique de l'Oural. Pt. I // *Zool. Anz*. 1902. Bd 25. P. 569—575.
- Clerc W. Contribution à l'étude de la faune helminthologique de l'Oural // *Rev. Suisse zool*. 1903. Т. 11. P. 241—368.
- Deblock S., Rausch R. Dix *Aploparaksis* (Cestoda) de Charadriiformes d'Alaska, et quelques autres d'ailleurs // *Ann. parasitol. hum. et comp*. 1968. Т. 43, N 4. P. 429—448.
- Mrazek A. Cestodenstudien. I. *Cysticercoiden* aus *Lumbriculus variegatus* // *Zool. Jahrb. Abt. Syst*. 1907. Bd 24. P. 591—620.
- Schiller E. L. Studies on the Helminth Fauna of Alaska. VIII. Some Cestode Parasites of the Pacific kittiwake (*Rissa tridactyle* Ridgway) with description of *Aploparaksis rissae* n. sp. // *Proc. Helminthol. Soc. Wash*. 1951. Vol. 18, N 2. P. 122—125.
- Villot A. Memoire sur les Cystiques des Tenias // *Ann. Sci. Nat. Zool. et Parasitol*. 1883. Т. 15, N 14. P. 1—61.

A RAMICERC IN THE LIFE CYCLE OF THREE SPECIES OF THE GENUS
APLOPARAKSIS (CESTODA) — PARASITES OF WADERS

S. K. Bondarenko

Key words: *Aploparaksis*, life cycle, ramicerc, intermedial host, Oligochaeta.

S U M M A R Y

The life cycle of three worm species, *Aploparaksis orientalis* Spassky et Bobova, 1961. *A. penetrans* (Clerc, 1902) and *A. rissae* Schiller, 1951, parasiting on waders in North-West Chukotka was studied in experiments. Metacercodes belong to the morphological modification of cysticercoids referred to as ramicerc. A postembryonal development of all examined species goes on by similar scheme with a few variations in intermedial hosts, which are oligochaetes of different taxa.

Вклейка к ст. С. К. Бондаренко

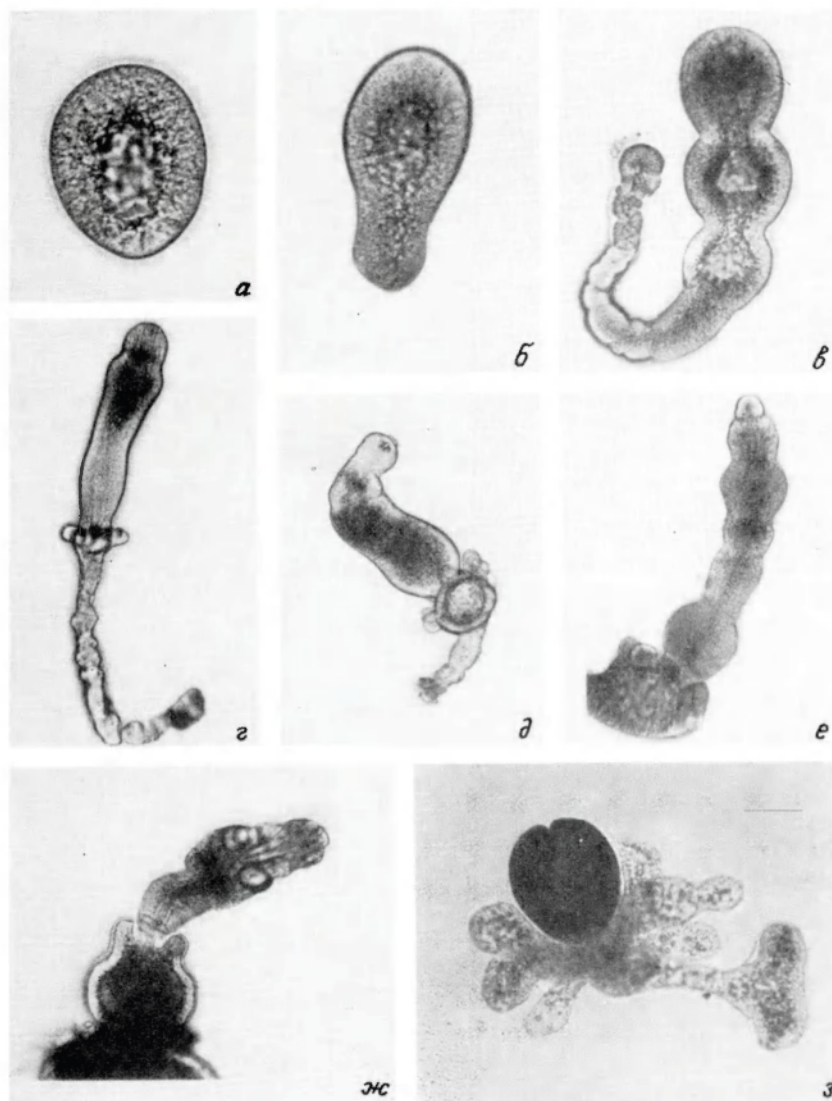


Рис. 2. Постэмбриональное развитие *Aploparaksis orientalis* Spassky et Bobova, 1961.
а — образование первичной полости; б, в — удлинение; г — дифференциация; д, е — ранний сколексогенез; ж — поздний сколексогенез; з — рамицерк.

Fig. 2. Postembryonal development of *Aploparaksis orientalis*.

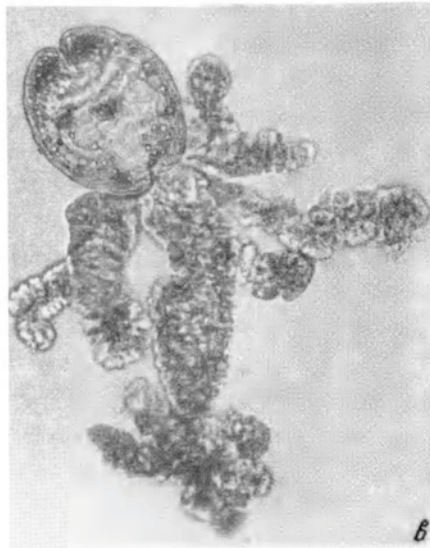


Рис. 3. Микрофотографии рамицерков.
a — *Aploparaksis orientalis* Spassky et Bobova, 1961; *б* — *A. penetrans* (Clerc, 1902); *в* — *A. rissae* Schiller, 1951.
Fig. 3. Microphotos of ramicercs.

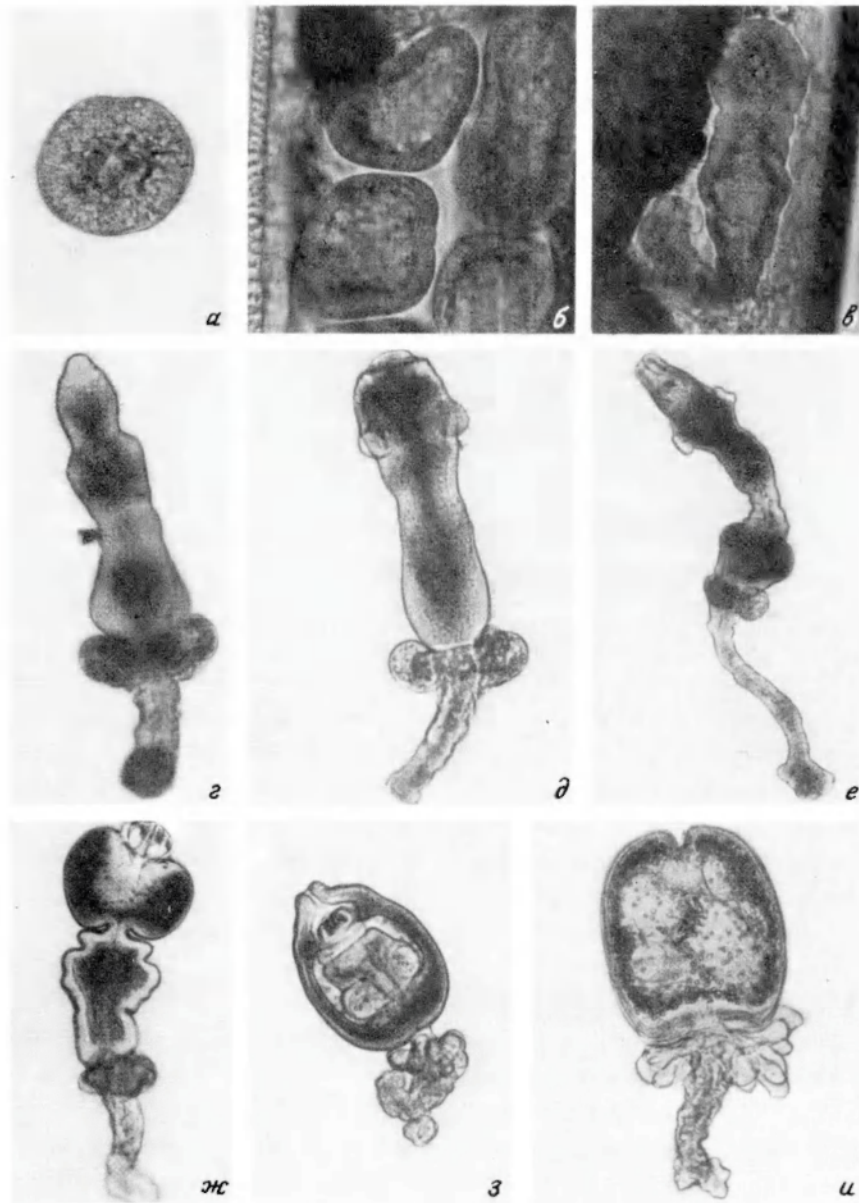


Рис. 4. Постэмбриональное развитие *Aploparaksis penetrans* (Clerc, 1902).
a, б — образование первичной полости; *в* — удлинение; *г* — дифференциация; *д* — ранний сколексогенез;
е — поздний сколексогенез; *ж* — начало инвагинации; *з* — метацистода, завершившая инвагинацию; *и* — ра-
мицерк.

Fig. 4. Postembryonal development of *Aploparaksis penetrans*.