

*Библиотеку. ШШ*  
*от автора*  
*Райкова*

Е. В. РАЙКОВА

*14/62.*

# ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЦИКЛУ РАЗВИТИЯ

POLYPODIUM HYDRIFORME Ussov  
(COELENTERATA)—паразита икры осетровых рыб

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



Е. В. РАЙКОВА

ИССЛЕДОВАНИЯ  
ПО ЦИКЛУ РАЗВИТИЯ  
POLYPODIUM HYDRIFORME Ussov  
(COELENTERATA) — паразита икры осетровых рыб

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научные руководители: чл.-корр. АН СССР проф. **В. А. Догель**  
и чл.-корр. АН СССР проф. Б. Е. Быховский

Работа выполнена в Государственном научно-исследовательском институте озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) и в Институте цитологии Академии Наук СССР.

## ВВЕДЕНИЕ

*Polypodium hydriforme* Ussov (1885) — своеобразный паразит икринок осетровых рыб, относящийся к типу кишечнополостных, был открыт в 1871 г. на р. Волге акад. Ф. В. Овсянниковым.

Жизненный цикл *Polypodium* представляет собой чередование паразитического и свободноживущего поколений. Паразитические стадии *Polypodium* имеют вид извитого столона со множеством почек, который расположен внутри икринок, находящихся в яичниках самок осетровых рыб. Во время икрометания столон выходит в воду и разделяется на свободноживущих полипов, которые позже образуют мужские и женские гонады.

Биология этого животного изучалась О. А. Гриммом (1873), М. М. Усовым (1885, 1887) и особенно подробно — А. Н. Липиным (1908, 1909, 1910, 1911а и б, 1915, 1922а и б, 1925). В результате этих исследований наиболее полно были изучены поздние паразитические стадии развития *Polypodium* в икре стерляди и свободноживущие полипы. А. Н. Липиным был установлен важный и интересный факт извращения зародышевых пластов у *Polypodium* в связи с паразитированием внутри ооцитов стерляди, тщательно прослежен процесс выворачивания паразитического столона *Polypodium* эктодермой наружу, описаны анатомия и гистология паразитического столона и свободноживущих полипов, а также образование и строение их гонад. В результате своих исследований А. Н. Липин пришел к выводу о принадлежности *Polypodium* к классу Scurphozoa и высказал ряд соображений о происхождении этой формы.

За истекшие после работ А. Н. Липина 35 лет изучением *Polypodium* никто специально не занимался. Между тем, в этот период появились новые данные о его распространении. *Polypodium*, который был известен ранее только как паразит икры волжской стерляди, был обнаружен также при общих паразитологических и ихтиологических исследованиях в икре осетра, севрюги и шипа (В. А. Догель, 1940; К. З. Трусов, 1947). Кроме бассейна р. Волги, его находили в паразитиче-

ской или свободноживущей фазе развития в Северной Двине, Дону, Сулаке (В. А. Догель, 1940, 1954), Кубани (Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург, 1954; В. П. Каменев и З. М. Сахнина, 1956), Днепре (В. И. Жадин, 1940), Днестре (Р. П. Шумило, 1959), Дунае (Rasin K., 1930; D. Bogatu, 1961) и Амуре (В. Г. Свирский, не опубликовано). Возможно, что в некоторых из упомянутых водоемов и в некоторых хозяевах *Polypodium* живет издавна и обнаружен лишь за последние 20 лет, но, как полагает В. А. Догель, не исключена возможность, что в ряд мест он был занесен при акклиматизации осетровых рыб. Таким образом, *P. hydriforme* оказался паразитом, который широко распространен в водоемах СССР, а в некоторых из них встречается в больших количествах (например, на Каме — В. А. Догель, 1954; Г. М. Персов, 1957).

В связи с оживлением акклиматизационных и рыбохозяйственных работ в Советском Союзе, со строительством новых осетровых заводов, особенно в последнее время, настоятельно требовалось возобновить изучение *Polypodium*. Было необходимо выяснить важные и до сих пор нерешенные вопросы его взаимоотношений с хозяином, сезон и период заражения икры и приуроченность отдельных стадий цикла *Polypodium* к стадиям зрелости яичников осетровых рыб.

Поскольку *Polypodium* является единственным представителем кишечнополостных, приспособленным к паразитизму внутри позвоночных, и представляет собой замечательный случай внутриклеточного паразитирования многоклеточного организма, подробное изучение стадий его жизненного цикла имеет также несомненный теоретический интерес. Теоретическая и практическая значимость изучения *Polypodium* неоднократно подчеркивалась в статьях и докладах В. А. Догеля (1945, 1947, 1954).

Данная работа начата в 1955 г. по предложению и под руководством проф. В. А. Догеля. Главное внимание предполагалось уделить, с одной стороны, вопросам сопряженности развития *Polypodium* с цикличностью яичников осетровых рыб, а с другой — детальному морфологическому и цитологическому исследованию стадий жизненного цикла *Polypodium*, с тем, чтобы возможно ближе подойти к расшифровке всего жизненного цикла и уточнению систематического положения этого животного. В задачу работы входила также разработка профилактических мероприятий, ограничивающих распространение *Polypodium*.

С 1955 по 1957 гг. эта работа велась в лаборатории болезней рыб ГосНИОРХ, а в 1958—1961 гг. — в лаборатории морфологии клетки Института цитологии АН СССР.

Работа выполнена под руководством проф. Б. Е. Быховского, за что автор выражает ему искреннюю благодарность.

Автор горячо благодарит зав. лабораторией морфологии клетки Института цитологии АН СССР проф. И. И. Соколова за постоянное внимание, ценные советы и указания. За помощь в проведении полевых работ автор очень признателен Г. М. Персову, А. Т. Дюжикову, В. С. Танасийчук и В. З. Трусову.

Реферируемая работа, объемом в 207 машинописных страниц, состоит из 6 глав: 1) введение, содержащее литературный обзор и формулировку задач исследования, 2) раздел о материале и методике, 3) изложение материалов по циклу развития *Polypodium*, 4) результаты морфологического и цитологического исследования стадий жизненного цикла *Polypodium*, 5) обсуждение полученных данных и вопроса о систематическом положении этого животного, 6) практическое значение *Polypodium*; общих выводов и списка цитированной литературы. Работа иллюстрирована 120 фотографиями и рисунками, из которых один является заимствованным, а остальные — оригинальными.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для настоящей работы собирался в течение 1955—1959 и 1961 гг. на реках Каме и Волге. На р. Каме полевые работы проводились в с. Рыбная Слобода Татарской АССР (в 90 км выше устья) в мае — сентябре 1955 и 1956 гг. и в мае 1957 г.; в г. Чистополе — в марте 1956 г. В мае 1958 г. работы велись на р. Волге в районе Куйбышевского гидроузла, а с июня по сентябрь — в районе Саратова. В июле 1959 г. материал собирался в рейсе исследовательского судна КаспНИРО от Астрахани до Волгограда. Летом 1961 г. работа проводилась на базе Волгоградского осетрового рыбопроизводного завода.

В указанных пунктах проводилось специальное паразитологическое вскрытие брюшной полости осетровых рыб на обнаружение в их гонадах икринок, зараженных *Polypodium*. Всегда отмечались размер рыбы, окраска, общий вес, вес гонад, стадия их зрелости и, по возможности, количество икринок в одном грамме икры. У зараженных особей брался краевой луч грудного плавника для определения возраста по спилям через эти лучи. Попутно обращалось внимание на зараженность другими паразитами: *Cocconema sulcei*, *Amphilina foliacea*, *Cystoopsis acipenseris*, *Piscicola geometra*, *Pseudotrachelia stellas*.

За весь период полевых работ исследовано: 777 стерлядей (435 самок с разными стадиями зрелости яичников и 342 самца); 490 осетров (395 самок с яичниками от III—IV до VI стадии зрелости и 95 самцов); 114 севрюг (108 самок IV, V и VI стадий зрелости и 6 самцов) и две самки белуги (одна с икрой IV стадии зрелости, а другая — покатная). Кроме того, в

1959 г. под бинокляром просмотрено 807 личинок и мальков осетровых рыб (669 — севрюги, 127 — осетра, 9 личинок стерляди и 2 личинки белуги), а в 1961 г., по любезному разрешению Я. И. Гинзбурга (Волгоградское отделение ГосНИОРХ), — 773 предличинки и личинки осетра и севрюги, собранные им в июле 1960 и июне 1961 гг. На исследованных личинках и мальках осетровых рыб стадий развития *Polypodium* обнаружить не удалось.

Стадии зрелости осетровых рыб определялись по шкале А. Я. Недошивина (1928). В яичниках самок II стадии зрелости, а также у самцов всех исследованных видов рыб *Polypodium* не был обнаружен.

Для получения текучей икры у самок осетровых рыб применялась внутримышечная гипофизарная инъекция по методу Н. Л. Гербильского (1941). Использовались высушенные в ацетоне гипофизы осетровых. Вскрытие самок производилось чаще всего через 36 часов после инъекции.

Свободноживущие стадии развития *Polypodium* специально выращивались в аквариумах. В качестве исходного материала от созревших после инъекции самок стерляди или осетра брались зараженные икринки или освобожденные из них столоны паразита и помещались в стеклянные микроаквариумы с речной водой. Система из 48 проточных аквариумов была устроена по схеме Д. В. Наумова (1956). Температурный и гидрохимический режим в микроаквариумах регистрировался. Полипы выращивались в течение летних сезонов 1955—1958 и 1961 гг., но наиболее успешным было культивирование в 1956 г., когда полипы прожили 130 дней и дали половозрелых особей. Свободноживущие *Polypodium* кормились преимущественно олигохетами *Tubifex tubifex*.

Для прижизненного изучения *Polypodium* использовалось фазово-контрастное устройство; иногда применялось витальное окрашивание нейтральным красным, метиленовым синим и сульфатом нильского голубого; производилась мацерация объектов смесями Шульце и Мунди. С целью последующего цитологического изучения полипы фиксировались смесями Флемминга (крепкой), Бенда, Шампи, Навашина, Ценкера-Гелли, Буэна, Карнуа, сулемой с уксусной кислотой. Зараженная икра чаще всего фиксировалась смесью Буэна и в ней же сохранялась.

Заливка объектов производилась по методу Петерфи в целлоидин — парафин или в чистый парафин. Метод быстрой проводки через спирты возрастающей крепости и хлороформ — парафин перед заливкой в парафин оказался наилучшим при заливке зараженной икры.

Срезы окрашивались гематоксилином Гейденгайна, гемалауном Майера, реже — триоксигематейном Гансена, гема-

токсилином Бёмера, по Манну, эозин—азуром и «азаном» по Гейденгайну.

Жир выявлялся на свежих препаратах окрашиванием суданом III, суданом черным В и сульфатом нильского голубого; на срезах — фиксацией по Шампи с последующей обработкой  $\text{Na}_2\text{S}$ . Гликоген окрашивался с помощью реакции с иодной кислотой — реактивом Шиффа (PAS), причем контрольные срезы обрабатывались слюной (30 мин. при  $37^\circ\text{C}$ ). Кислые мукополисахариды выявлялись стандартным методом метахроматического окрашивания 0,5% раствором толуидинового синего, а также альциановым синим. Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) определялась по реакции Фельгена. Обе нуклеиновые кислоты (ДНК и рибонуклеиновая — РНК) выявлялись окраской метиловым зеленым — пиронином, толуидиновым синим и галлоцианином. Из контрольных срезов РНК удалялась раствором кристаллической рибонуклеазы или гидролизом в 1  $\text{NHCl}$  ( $60^\circ$ , 10 мин.). Суммарный белок выявлялся окрашиванием сулемовым раствором бромфенолового синего и реакцией тетразониевого сочетания. Основные белки окрашивались прочным зеленым (рН 8,2).

Всего на срезах изучено около 80 планулообразных паразитических личинок; около 150 столонов внутри зараженных икринок (от 35 самок стерляди и 10 самок осетра); 50 неполовозрелых свободноживущих полипов, 51 полип с женскими гонадами, 10 гермафродитных особей и 127 полипов с мужскими гонадами.

## МАТЕРИАЛЫ ПО ЦИКЛУ РАЗВИТИЯ POLYPODIUM HYDRIFORME

### А. Паразитические стадии цикла в икре стерляди

Как показали наши исследования, на Каме 80% «икряных»<sup>1</sup> стерлядей заражены *Polypodium hydriforme*. Интенсивность заражения ооцитов варьирует от нескольких икринок до 200—300 и более.

а) Весенние паразитические стадии. Весной зараженные икринки из стерлядей (и осетров) с яичниками в IV—V и V стадиях зрелости (конец апреля и май) легко отличаются от здоровых светлой окраской и крупными размерами. В таких икринках находятся спирально скрученные столоны *Polypodium*, несущие 30—60 почек. Столоны имеют обратное расположение зародышевых пластов. Эпителиальная оболочка соприкасается с желтком икринки, а эктодерма выстилает внутреннюю полость столона, занятую щупальцами.

Перед нерестом рыбы внутри зараженных ооцитов происходит выворачивание столона *Polypodium* эктодермой наружу, т. е. восстановление нормального расположения зароды-

<sup>1</sup> Т. е. стерлядей с промысловой икрой.



шевых пластов. Этот процесс точно совпадает во времени с переходом икры в состояние текучести, что прослежено как на естественно созревших самках стерляди и осетра, так и на созревших под влиянием гипофизарной инъекции. Наряду с тем, что гипофизарная инъекция стимулирует созревание и овуляцию здоровой икры, в зараженных *Polypodium* ооцитах она вызывает выворачивание паразитического столона эктодермой наружу. В отличие же от действия на здоровую икру, гормон гипофиза вызывает лишь частичную овуляцию зараженных икринок. Некоторая их часть остается прикрепленной к строге яичника и, как показали вскрытия отнерестившихся самок, не выметывается рыбой.

Исследования покатых самок стерляди и осетра показали, что оставшиеся невыметанными зараженные икринки постепенно дегенерируют. Таким образом, заражение *Polypodium* не передается младшей генерации ооцитов, и после каждого икрометания яичники рыб очищаются от паразитов.

Во время нереста значительная часть овулировавших зараженных икринок лопаются при прохождении через яйцеводы, и из них выходят столоны с нормальным расположением зародышевых листков, приспособленные к свободному существованию в воде. Только незначительная часть зараженных икринок выметывается самкой в неповрежденном виде.

б) Летние паразитические стадии развития. Исследование яичников II стадии зрелости у 250 самок стерляди показало, что ооциты, находящиеся в фазе цитоплазматического роста, еще не заражены *Polypodium*. Самые молодые стадии развития *Polypodium* обнаружены в июне и июле, в яичниках стерлядей II—III и III стадий зрелости. Зараженные икринки у таких рыб отличаются от здоровых более крупной величиной и темной окраской. Заключенные в них паразиты имеют вид двуслойной планулы, уже обладающей обратным расположением зародышевых пластов. Эпителиальная личинка покрыта жгутиками; планула изолирована от желтка икринки особой симпластической оболочкой — капсулой. Личинки неподвижны и достигают 1 мм длины.

в) Осенние и зимние паразитические стадии развития. В августе, с переходом яичников стерляди в IV стадию зрелости, планулообразная личинка вытягивается в извитой стolon, на котором образуются почки. В сентябре внутри почек закладываются щупальца. Весной, в марте, в икре стерлядей IV стадии зрелости находятся такие же столоны, какие наблюдаются и в конце сентября, только с более обособленными друг от друга почками. Таким образом, за зиму стolon не претерпевает существенных изменений.

## Б. Паразитические стадии *Polypodium* в икре осетра

Вопрос о прохождении цикла *Polypodium* в икре осетра интересен тем, что, в отличие от стерляди, осетр совершает анадромные миграции и проводит в реке лишь определенный срок, зависящий от времени захода рыб в реку и состояния их половых продуктов в этот период.

Зараженность самок волжского осетра сравнительно невысокая: в среднем 8,2% в 1958 г. и 20,5% в 1961 г. Интенсивность заражения также гораздо ниже, чем у стерляди: обычно в одной самке осетра обнаруживается от 1 до 10 зараженных икринок, редко — до 100 икринок. Зараженные осетры относились главным образом к «озимой» расе.

В яичниках исследованных 108 севрюг и обоих белуг *Polypodium* не был обнаружен.

При более подробном анализе собранного материала выяснилось, что в большей степени заражена икра у так называемых «озимых» особей, т. е. рыб, входящих в Волгу с яичниками во II—III и III стадиях зрелости и остающихся зимовать в реке (Н. Л. Гербильский, 1947, 1953). В 1958 г. из 80 таких самок были заражены 10, т. е. 12,5%, а в 1961 г. из 131 — 39, т. е. 29%. Осетры «яровой» расы, заходящие в Волгу с более зрелой икрой (яичники в IV стадии зрелости) и не зимующие в ней, заражены *Polypodium* очень слабо (в 1958 г. из 53 самок — ни одной, а в 1961 г. из 93 самок — 7, т. е. 7,5%).

Интенсивность заражения икры у «озимых» осетров обычно превосходит такую у «яровых». В яичниках последних часто встречается по 1—2 зараженных ооцита, а в яичниках «озимых» самок их бывает около десятка и более.

Исследование зараженных ооцитов «озимых» осетров показало, что и в этом хозяине развитие паразита строго согласуется со стадиями развития здоровой икры. Так, в яичниках ранней IV стадии зрелости паразитируют столоны без щупальцев; к осени в них закладываются щупальца; весной перед нерестом происходит выворачивание столон эктодермой наружу, а во время нереста рыбы — их выметывание. Вероятно, и у «озимого» осетра заражение ооцитов происходит в начальной фазе трофоплазматического роста, когда такие осетры начинают входить в реку. У «ярового» осетра и севрюги соответствующие стадии развития гонад приходятся на морской период их жизни. Этим, вероятно, объясняется разница в зараженности «ярового» и «озимого» осетров *Polypodium* и практическое отсутствие этого паразита у севрюги, которая входит в Волгу с наиболее зрелыми яичниками по сравнению со всеми остальными осетровыми рыбами.

Немногие случаи нахождения *Polypodium* в икре «яровых» самок осетра дают повод предположить, что либо заражение ооцитов может иногда наступить и на более поздней стадии

фазы большого роста, т. е. на III—IV или в начале IV стадии зрелости яичников (этой точки зрения придерживается В. З. Трусов<sup>1)</sup>), либо те стадии развития *Polypodium*, которые проникают в ооциты, могут выносить некоторое осолонение воды.

В период работы на Волгоградском осетровом заводе нам удалось установить, что в августе стадии развития *Polypodium* в икре «ярового» осетра идентичны стадиям его развития в икре «озимого» осетра (начало образования щупальцев в почках столона). Такое совпадение стадий позволяет думать, что эти осетры заражаются примерно в один и тот же период времени. Однако, это совпадение в стадиях развития паразита не сопровождается совпадением в степени зрелости ооцитов: у «ярового» осетра ооциты значительно более крупные и поляризованные, чем у «озимого», т. е. соответствуют преднерестовому состоянию «яровой» самки. Мало вероятно, что обнаруженные в ооцитах «яровых» самок столон *Polypodium*, в которых только начинают закладываться щупальца, могут полностью развиться за тот небольшой срок, какой остался до нереста их хозяина. Поэтому возможно, что развитие *Polypodium* в икре «ярового» осетра не завершается, и попадание в этого хозяина оказывается для паразита тупиком его развития.

Вероятно, случаи заражения отдельных икринок у «ярового» осетра объясняются тем, что этот осетр входит в Волгу одновременно с «озимым», но с более развитыми яичниками (И. А. Баранникова, 1957). По-видимому, инвазионные стадии *Polypodium* попадают как в «ярового», так и «озимого» осетра примерно в равном количестве, но, поскольку ооциты первого хозяина находятся на более поздней, неблагоприятной для заражения стадии развития, то они и заражаются в ничтожном количестве.

При попадании же в яичники «озимого» осетра цикл *Polypodium* осуществляется нормально, и все стадии развития паразита в этом хозяине, как и у стерляди, соответствуют циклу созревания его ооцитов.

В результате исследования паразитических стадий развития *Polypodium* в икре стерляди и «озимого» осетра автор приходит к выводу, что стадии развития *Polypodium* в ооцитах осетровых рыб строго соответствуют стадиям зрелости яичников этих рыб и что паразитическая фаза цикла *Polypodium* занимает период менее одного года (от III до VI стадии зрелости).

---

<sup>1)</sup> В. З. Трусов, «Состояние нерестовых популяций проходных осетровых в нижнем бьефе плотины Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС» (рукописные фонды Волгоградского отделения ГосНИОРХ, 1961).

## В. Свободноживущие полипы

Столон *Polypodium*, вышедший в воду из зараженной икринки стерляди или осетра и обладающий нормальным расположением зародышевых листков, постепенно распадается на части, состоящие из разного количества особей. Процесс этот продолжается вплоть до образования одиночных 24- и 12-щупальцевых полипов, которые обладают двулучевой симметрией. Тело полипов мешковидное, оно расширяется книзу, а наверху суживается в ротовой конус, на конце которого находится рот. 12-щупальцевые особи имеют по 6 щупальцев с каждой стороны тела, 4 из которых длинные, осязательные, а 2 — короткие, опорные. Последние усажены на концах большими стрекательными капсулами. Полипы стоят на дне аквариума на опорных щупальцах и медленно передвигаются с их помощью, причем рот обращен вверх.

Первое время после распада столона полипы не питаются, а живут за счет желтка, попавшего в их гастральную полость во время выворачивания. Лишь после потребления этого запаса, на 5—6 день свободной жизни, у них появляется рот, и они начинают активно захватывать добычу (тубифексов, турбеллярий *Gyathrix*, коловраток).

В течение всего периода свободного существования полипы размножаются продольным делением надвое, причем перед делением в центре аборальной поверхности тела закладываются две группы по 6 щупальцев, между которыми образуется перетяжка.

В середине июля у полипов появляются гонады. Сначала закладываются женские гонады (т. е. появляются женские полипы), а позже, у других особей — мужские. Мужские гонады могут закладываться и у женских особей; тогда получают гермафродитные животные, у которых женские гонады резорбируются, а мужские развиваются дальше (протерогинический гермафродитизм). Женские гонады могут быстро исчезать после закладки, а мужские гонады, раз появившись, никогда не резорбируются.

Автору удалось проследить ход гаметогенеза внутри женских и мужских гонад *Polypodium*; о чем будет сказано ниже. Процессы оплодотворения и эмбрионального развития еще не известны.

### МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СТАДИЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *POLYPODIUM HYDRIFORME*

Двуслойные планулообразные личинки *Polypodium* из икры II—III и III стадий зрелости имеют обратное расположение зародышевых листков: энтодерма, несущая жгутики, находится снаружи, а эктодерма выстилает внутрен-

ную полость личинки. Для эктодермальных клеток характерно наличие на их дистальных концах шаровидных гранул, содержащих белок и кислые мукополисахариды. Пространство между гранулами в эктодермальных клетках личинки занято гликогеном. Окружающая личинку капсула образуется путем слияния клеток, эмигрирующих из личиночной энтодермы. В результате слияния ядер этих клеток получают разветвленные ядерные тяжи, степень полиплоидности которых, судя по количеству ядрышек, достигает 40—60 п.

Личинка располагается в непосредственной близости от ядра ооцита, но, однако, не повреждает его. Капсула несет функцию питания: в ней перевариваются зерна желтка и содержится много гликогена. В зараженных икринках этой стадии развития значительно больше гликогена, чем в соседних здоровых ооцитах. Вероятно, паразит выделяет ферменты, способствующие образованию гликогена за счет желтка икринки. Личинка усваивает гликоген, проходящий в растворенном виде через капсулу. Таким образом, здесь имеет место особый случай наружного пищеварения, причем образование капсулы может рассматриваться как приспособление к питанию желтком.

По мере роста паразита в икринке капсула растягивается, утончается, а затем в некоторых местах прорывается. Тогда энтодермальные клетки столона сами начинают фагоцитировать желток. К весне капсула дегенерирует окончательно.

Дифференцировка клеток тела паразитического столона начинается одновременно с закладкой щупальцев внутри почек (в конце августа и в сентябре). Клетки энтодермы дифференцируются на клетки осевых тяжей щупальцев и собственно энтодермальные, усваивающие желток. К концу паразитической фазы цикла в некоторых энтодермальных клетках столона появляются эргастоплазматические колечки. Такие клетки являются предшественницами железистых клеток свободноживущих особей.

Из интерстициальных клеток эктодермального происхождения, лежащих между экто- и энтодермой, развиваются мускульные клетки, а из интерстициальных клеток самой эктодермы — стрекательные клетки с большими и малыми капсулами. Интерстициальные клетки *Polypodium* дают только эти два типа клеток и не имеют такого большого значения, как у других Hydrozoa.

В эктодермальных клетках, выстилающих внутреннюю полость личинки и столона, с ростом паразита увеличивается количество шаровидных гранул, содержащих белок и кислые мукополисахариды.

Удалось проследить развитие как больших, так и малых стрекательных капсул *Polypodium*. Образование стрекательных капсул в клетках столона начинается в конце августа.

После образования щупальцев оно заканчивается, возобновляясь лишь у свободноживущего полипа, т. к. в столоне стрекательные капсулы не функционируют и не расходуются.

В развивающемся книдобласте сначала появляется эозинофильная вакуоль — зачаток стрекательной капсулы, содержащий белок и нейтральные полисахариды. Затем в цитоплазме книдобласта закладывается внекапсулярная стрекательная нить в виде отдельных темных белковых фрагментов, разделенных светлыми промежутками. Позже нить одевается в трубчатый футляр и пропитывается кислыми мукополисахаридами. Каким образом нить попадает внутрь капсулы, наблюдать не удалось.

Внутри зрелой книды нить содержит белок в соединении с кислыми мукополисахаридами; матрикс капсулы и ее стенки содержат полисахариды нейтрального характера или мукопротеиды. По мере развития стрекательных капсул содержание РНК и гликогена в цитоплазме книдобластов снижается.

Наличие в стрекательных капсулах кислых мукополисахаридов, способных к сильному набуханию, свидетельствует в пользу «теории набухания» Н. А. Иванцова (1896), объясняющей механизм выстреливания стрекательных капсул кишечнорастных.

Изучение срезов показало, что преднерестовое выворачивание паразитического столона эктодермой наружу сопровождается растворением гликогена и дистальных мукополисахаридных гранул всех эктодермальных клеток, кроме клеток щупальцев. По-видимому, растворение гранул фактически является сильным разбуханием их коллоидов, что усиливает давление изнутри на стенки столона, которые и прорываются в нескольких местах. Через эти отверстия столон выворачивается. Расходование гликогена в клетках выворачивающегося столона (за исключением клеток щупальцев), вероятно, также связано с механизмом выворачивания. При этом возможно, что гликоген, расщепляясь до глюкозы, повышает осмотическое давление внутри столона. Это вызывает усиленное поступление в столон воды, в результате чего и набухают кислые мукополисахариды. Щупальцы в процессе выворачивания, как показали наблюдения А. Н. Липина (1911) и наши собственные, ведут себя пассивно, что подтверждается и цитохимическим анализом.

Растворившиеся при выворачивании эктодермальные гранулы скоро восстанавливаются. Однако, у свободноживущих полипов они никогда не достигают столь мощного развития, как в последний период паразитической фазы. Вероятно, при растворении они образуют слизистый покров полипа.

В эктодерме свободноживущего полипа происходит постоянное расходование стрекательных капсул и раз-

вите новых книдобластов. Полипы обладают тремя размерными категориями глютинант — стереолин (по классификации Шульце, 1917): большие капсулы опорных щупальцев, малые капсулы на ротовом конусе и осязательных щупальцах и капсулы промежуточного размера, характерные для «крышечки» (см. ниже) в мужской гонаде. Все виды глютинант имеют книдоцили и волокнистый аппарат.

Энтодерма полипа представлена жгутиковым эпителием. Энтодермальные клетки полипов, переваривающих желток, набиты желточными зернами. Дифференцировка клеток энтодермы (появление слизистых и белковых железистых клеток) совпадает с переходом полипов к активному питанию. Слизистые клетки располагаются главным образом в «глочном» отделе полипа, белковые — преимущественно в верхней половине гастральной полости, кое-где чередуясь со слизистыми клетками. Клетки энтодермы нижнего отдела гастральной полости становятся клетками, усваивающими пищу. Они забиты пищевыми включениями и снабжены микроворсинками.

Полипы обладают смешанным типом пищеварения: сначала пища, попавшая в гастральную полость, подвергается действию секрета железистых клеток, а затем фагоцитируется клетками дна гастральной полости. Таким образом, питание паразитической личинки с помощью капсулы заменяется фагоцитированием желтка клетками столона, а этот способ питания уступает место сочетанию полостного и внутриклеточного пищеварения. Последний способ характерен для свободноживущих кишечнополостных.

## СТРОЕНИЕ ГОНАД И ГАМЕТОГЕНЕЗ У POLYPODIUM HYDRIFORME

Женские гонады развиваются обычно в количестве одной-двух пар, хотя встречаются особи, имеющие от одной до 8 гонад на разных стадиях развития. Гонада построена целиком из энтодермы и представляет собой мешковидный орган, под оболочкой которого заключены два яичника с яйцеводами, открывающимися в гастральную полость.

Оболочка гонады состоит из типичных клеток энтодермы нижнего отдела гастральной полости, имеющих пищевые включения и жгутики.

Клетки яйцевода по всей его длине носят характер слизистых железистых клеток. Они снабжены длинными жгутиками с хорошо выраженными ризопластами.

Яичник гистологически дифференцирован на два отдела: железистый и генеративный. Все клетки яичника лишены жгутиков.

Железистые клетки характеризуются сильно вакуолизированной цитоплазмой и крупными полиплоидными ядрами, об-

разовавшимися в результате эндомиоза. В вакуолях железистых клеток отлагаются зерна секрета, которые содержат белок и кислые мукополисахариды. Концы железистых клеток с вакуолями и зернами секрета внутри них отрываются, попадают в просвет яичника и далее через яйцевод в гастральную полость. Зерна секрета поглощаются оогониями.

Оогонии образуются путем выклинивания клеток генеративного эпителия в полость яичника. Они имеют круглую или амебоидную форму. Оогонии делятся митотически один раз. Мейоз не наблюдался, так как оогонии II порядка выводятся из яйцеводов в гастральную полость полипа. Дальнейшая их судьба неизвестна.

Мужские гонады представляют собой парные энтодермальные складки, вдающиеся в гастральную полость в виде полушарий. Выводных протоков мужские гонады не имеют.

Половые клетки продуцируются энтодермальными клетками оболочки и постепенно заполняют полость гонады, занятую мезоглеей. Обычно у полипов бывает 2, реже 4 пары гонад.

Сперматогенез у *Polypodium* носит аберрантный характер. Число генераций сперматогоний точно установить не удалось, но оно весьма ограничено. Наблюдается типичная мейотическая профазы с длительной пахитенной стадией в сперматоцитах I порядка. В диакинезе образуются 23 бивалента. I деление созревания оказывается неравным и заканчивается образованием одного сперматоцита II порядка и редукционного тельца, почти лишённого цитоплазмы. К сперматоцитам I порядка присоединяются мелкие клетки — «шапочки», которые происходят от клеток оболочки гонады и несут, по-видимому, питающую функцию. Позже клетки — «шапочки» поглощаются сперматоцитами II порядка. При II делении созревания не происходит разделения цитоплазмы, в результате чего образуются двуядерные сперматиды с неодинаковыми по величине ядрами. Таким образом, в результате делений созревания количество мужских половых клеток не увеличивается.

Ко времени окончания мейоза мужская гонада сильно разрастается и слегка выдается из тела полипа. Снизу она замыкается особой эктодермальной пластинкой со стрекательными капсулами — глютинантами средней размерной категории. Эта пластинка — «крышечка» — образуется неглубоким впячиванием того участка эктодермы, который подстилает гонаду.

Дальше развитие половых клеток не идет, и вся гонада целиком выводится из тела полипа, выпадая на дно аквариума.

В 1956 г. И. И. Смольянову удалось найти в р. Волге, ниже Саратова, свободноживущих *Polypodium*, откладывающих свои гонады на предличинки севрюги (Смольянов и Райкова, 1961).



Таким образом, мужская гонада *Polypodium* играет биологическую роль сперматофоры. Двухъядерные клетки, которые в ней содержатся, мы склонны рассматривать как спермиофоры, причем малое ядро сперматиды, вероятно, окажется ядром собственно спермия, а большое — вегетативным. Дальнейшее изучение этого вопроса поможет установить справедливость такого предположения.

Итак, *Polypodium* обладает как мужскими, так и женскими гонадами, и предположение о редукции мужского пола у *Polypodium* и переходе его к партеногенезу, сделанное А. Н. Липиным (1915), по-видимому, лишено основания.

## СООБРАЖЕНИЯ ПО ЦИКЛУ РАЗВИТИЯ *POLYPODIUM HYDRIFORME* И ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКОМУ ПОЛОЖЕНИЮ

Резюмируя материалы по циклу развития *Polypodium*, приходится признать, что он все еще остается неизвестным для нас в самой существенной своей части: до сих пор не установлено, как происходит оплодотворение, эмбриональное развитие и, что наиболее важно, — заражение икры осетровых рыб.

Особенно интересно то обстоятельство, что мужские гонады у *Polypodium* целиком выводятся из тела полипа и могут откладываться на личинок севрюги с еще нерассосавшимся желточным мешком (Смольянов и Райкова, 1961). Этот факт делает цикл развития *Polypodium* еще более загадочным. Не исключена вероятность, что мужские гонады могут прикрепляться и к другим организмам с достаточно нежными покровами, доступными действию глютинант «крышечки» сперматофоры. Откладывание же сперматофор именно на предличинки севрюги едва ли составляет обычное звено цикла, поскольку на Средней Волге и Каме *Polypodium* является преимущественно стерляжьим паразитом, а севрюга встречается очень редко. Определение круга животных — хозяев сперматофор *Polypodium* представляет дальнейшую задачу в изучении его жизненного цикла.

В общей форме цикл развития *Polypodium* представляет собой чередование двух поколений: полового и бесполого. Бесполое поколение является паразитическим, размножается путем почкования столона, причем образовавшиеся почки продольно делятся надвое. Половое поколение ведет свободный образ жизни и, наряду с половым размножением, сохраняет способность к бесполому размножению — продольному делению надвое (паратомии). Чередование поколений такого типа представляет собой метагенез. Метагенез *Polypodium* наиболее сравним с метагенезом паразитических наркомедуз.

у которых он возник вторично, в результате приспособления личинок (актинул) к паразитизму (Наумов, 1960). Сходство циклов развития *Polypodium* и наркомедуз подчеркивали В. М. Шимкевич (1890) и Берриль (N. Berrill, 1950). Паразитический столон *Polypodium* сравним при этом с почкующейся актинулой наркомедуз (*Cupina*, *Cupocantha*), а свободноживущие полипы — с медузами, у которых произошла редукция зонтика. И в том, и в другом случае паразитические стадии возникли в результате перехода личинки к паразитизму.

Оси симметрии стадий развития *Polypodium* и наркомедуз совпадают: и в том, и в другом случае главная ось тела перпендикулярна главной оси планулы. Одинаковым оказывается строение щупальцев, их расположение (вблизи аборального полюса), тип стрекательных капсул (глиутинанты). У наркомедуз известны случаи редукции зонтика и возникновения двулучевой симметрии, например, у псаммофильных форм (*Halammohydra*, *Otohydra*, *Armohydra* — A. Remane, 1927; В. Swedmark, 1957; В. Swedmark et G. Teissier, 1957; 1959).

Имеются, однако, и факты, говорящие против выведения *Polypodium* от наркомедуз. Прежде всего, *Polypodium* обладает особенностью, которая отличает его вообще от всех кишечнополостных, а следовательно, и от наркомедуз. Это наличие у него энтодермальных, сложно устроенных женских тонад с выводными протоками.

Кроме того, *Polypodium* считается представителем автохтонной эндемичной фауны Каспия (Л. А. Зенкевич, 1940; Ф. Д. Мордухай-Болтовской, 1960). Следовательно, его предками могли быть такие медузы, которые когда-либо жили в Каспии или в водоемах, предшествующих ему, а затем приспособились к личиночному паразитизму и к опреснению воды. Однако, среди современных наркомедуз нет ни одного представителя, какой указывался бы для Каспийского моря или солоноватых вод (Л. А. Зенкевич, 1947; Ф. Д. Мордухай-Болтовской, 1960; Д. В. Наумов, 1960). Следовательно, для выведения *Polypodium* от наркомедуз надо предположить, что он является единственным потомком тех наркомедуз, которые жили когда-то на месте современного Каспия.

Таким образом, сравнение *Polypodium* с наркомедузами дает весьма противоречивые результаты. Наряду с несомненными чертами сходства, касающимися, главным образом, плана строения и цикла развития, между ними имеются и существенные различия, как морфологические, так и зоогеографические. Во всяком случае, если *Polypodium* и является потомком наркомедуз, то он представляет собой очень специализированную форму, которая рано отделилась от общего ствола наркомедуз и приобрела целый ряд особенностей, не свойственных не только наркомедузам, но и классу Hydrozoa.

Ни морфологические, ни зоогеографические факты не дают подтверждения выводу А. Н. Липина (1915, 1925) о родстве *Polypodium* со сцифомедузами отр. *Scogonata*. Единственным общим признаком *Polypodium* и *Scogonata* является энтодермальность гонад и их строение типа «складки» (О. Hamann, 1883, О. Maas, 1909), но у *Polypodium* гонады устроены гораздо сложнее, чем у сцифомедуз.

Весьма вероятно, что предков *Polypodium* надо искать среди эвригалинных морских форм, обладавших выносливостью к опреснению. Трудно сказать, были ли такие формы среди наркомедуз.

Время возникновения *Polypodium*, вероятно, восходит ко времени возникновения его хозяев — осетровых рыб (по Л. С. Бергу, 1955, *Acipenseriformes* и род *Acipenser* известны с верхнего мела). Сначала *Polypodium* был, по-видимому, паразитом икры тех рыб, которые были связаны с морем. В современной фауне это осетр, севрюга и белуга. В настоящее время, однако, *Polypodium* наиболее характерен для стерляди. Может быть, он перешел на стерлядь вторично, уже приспособившись к жизни в пресной воде.

Морфологические особенности организации *Polypodium* — сильная редукция органов, связанных со свободным образом жизни, с одной стороны, и усложнение тех черт строения, которые облегчают паразитизм, с другой, не дают возможности безоговорочно отнести его ни в один из современных классов подтипа *Cnidaria*, хотя он и обнаруживает явное сходство с наркомедузами, т. е. с *Hydrozoa*. Создавать же для *Polypodium* новый класс этого подтипа до тех пор, пока не выяснен весь цикл его развития, преждевременно.

## **ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ POLYPODIUM И МЕРОПРИЯТИЯ, ОГРАНИЧИВАЮЩИЕ ЕГО ДАЛЬНЕЙШЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ**

В результате изучения морфологии и биологии *Polypodium*, автор предлагает профилактические мероприятия, ограничивающие распространение этого животного и предупреждающие его занос в новые водоемы (Райкова, 1960). Для правильной постановки диагноза заражения икры *Polypodium* необходимо отличать ооциты, содержащие этого паразита, от икринок, зараженных микроспоридиями *Scolecopota*, и от ооцитов, находящихся на разных стадиях резорбции.

В случае обнаружения икринок, зараженных *Polypodium*, автором рекомендуются следующие профилактические мероприятия:

1. Строго следить за тем, чтобы зараженная *Polypodium* икра не выбрасывалась в воду, так как в воде происходит

дальнейшее развитие этого животного и его расселение по реке.

2. Поскольку *Polypodium* заражает яичники самок от II—III (переход к образованию желтка) по VI стадию зрелости (покатные самки, в яичниках которых иногда остаются невыметанными еще жизнеспособные зараженные икринки), икрыных самок осетровых рыб нельзя перевозить в другие водоемы из рек, неблагополучных в отношении *Polypodium*, тем более, что диагностика на живых рыбах невозможна.

3. Наилучшим способом транспортировки осетровых рыб в целях акклиматизации следует признать их перевозку в виде тщательно просмотренной оплодотворенной икры, помещенной на лотках в специальные ящики, где среди лежащих в один слой здоровых икринок можно заметить случайно попавшие зараженные и отобрать их.

4. Акклиматизационные работы должны проводиться с непременным учетом всех мер предосторожности во избежание случайного заноса *Polypodium* и базироваться главным образом на благополучных в этом отношении водоемах. Таковым в настоящее время является, например, река Обь, где, несмотря на неоднократные исследования Г. М. Персова, *Polypodium* не был обнаружен.

5. При планировании перевозок осетровых рыб из необследованных в отношении *Polypodium* водоемов необходимо предусматривать их специальное паразитологическое обследование с целью выявления *Polypodium*.

## Список работ, опубликованных по материалам диссертации

1. 1957. *Polypodium hydriforme* и его эпизоотологическое значение. Научно-техн. бюлл. ВНИОРХ, № 5: 46—49.

2. 1957. Изучение *Polypodium hydriforme* — паразита икры осетровых, его биология и эпизоотологическое значение. Совещание по болезням рыб в Ленинграде, тезисы докладов: 93—94.

3. 1958. Жизненный цикл *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). Зоол. журн., 37, 3: 345—358.

4. 1958. Гистохимическое исследование паразитической личинки *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). ДАН СССР, 121, 3: 549—552.

5. 1959. О зараженности волжского осетра *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). Изв. ГосНИОРХ, 49: 207—212.

6. 1960. Профилактические мероприятия при заражении икры осетровых рыб *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). Ленинград, 13 стр.

7. 1960. Морфологическое и цитохимическое исследование паразитических стадий развития *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). Цитология, 2, 2: 235—251.

8. 1961. Цитологические особенности свободноживущих стадий развития *Polypodium hydriforme*. Цитология, 3, 4: 396—408.

9. 1961. Развитие мужских гонад и сперматогенез у *Polypodium hydriforme*. Цитология, 3, 5: 528—544.

10. (Совместно с И. И. Смольяновым). 1961. Нахождение половозрелых *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) на ранней молоди осетровых рыб. ДАН СССР, 141, 5: 1271—1274.

Подп. к печ. 19/III-62 г.  
Тир. 150

М-37146  
Объем 1 $\frac{1}{4}$  печ. л.

Зак. 268  
Бесплатно

Типография Ленинградской ордена Ленина лесотехнической академии  
им. С. М. Кирова. Ленинград, Институтский пер., 5

Бесплатно

P18

