

УДК 576.895.122

**ТРЕМАТОДОФАУНА ПРЭСНОВОДНОГО МОЛЛЮСКА
MELANOPSIS PRAEMORSA (L.) В ВОДОЕМАХ АЗЕРБАЙДЖАНА. I.
CERCARIA RHIONICA II**

© А. А. Манафов

Институт зоологии НАН Азербайджана,
проезд 1128, квартал 504, Баку, 1073
E-mail: asif_abbasoglu@mail.ru
Поступила 20.07.2009

Приводятся рисунки, подробное описание морфологии (в том числе и хетотаксии), дифференциальный диагноз лецитодендриоидной церкарии *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987) Manafov, 2010 (отр. Plagiorchiida, надсем. Lecithodendroidea) из пресноводных переднежаберных моллюсков *Melanopsis praemorsa* (L.) водоемов бассейна р. Куры в Азербайджане. Особое внимание уделяется строению выделительной системы, секреторного аппарата, вооружению тегумента, включениям паренхимы, топографии сенсилл (хетотаксии) и некоторым особенностям биологии церкарий. Приведены рисунки и описание экспериментально полученных метцеркарий.

Ключевые слова: *Melanopsis praemorsa*, *Cercaria rhionica II*, Lecithodendroidea, морфология, хетотаксия.

Изучение трематодофауны пресноводных моллюсков *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана проводится с 1982 г. Паразитологическими исследованиями охвачены практически все водоемы республики, населенные моллюсками *M. praemorsa* (L.). К настоящему времени мы обнаружили 41 форму церкарий, 33 из них описаны впервые. Подавляющее большинство личинок (23) относится к группе Xiphidiocercariae, или стилетных церкарий (отр. Plagiorchida). Из них 21 виргулидная церкария (морфологическая группа Virgulae) (надсем. Lecithodendroidea), а 2, лишенные виргулы, включаются в группу Microcotylae. Отряд Heterophyida представлен 7 формами, отр. Strigeidida — 5 (подотр. Cyathocotylata — 4 и подотр. Strigeata — 1). К отр. Schistosomatida относятся 2 формы личинок (сем. Sanguinicolidae — 1; сем. Schistosomatidae — 1). Семейства Echinostomatidae, Notocotylidae и Philophthalmidae — каждое представлено 1—2 формами.

Cercaria rhionica II, рисунок которой приводится в работе Галактионова и Добровольского (1987), впервые была обнаружена в Западной Грузии.

Однако до настоящего времени описание этой личинки, включая ее размеры, опубликовано не было. Тем не менее ряд характерных особенностей, и в первую очередь строение выделительной системы (крайнее усложнение экскреторной формулы, 1-образный мочевого пузыря), позволяли нам идентифицировать форму из Западной Грузии и форму, обнаруженную в Азербайджане. Приводимое ниже описание строения *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987) включает и детальный анализ хетотаксии. Настоящая работа содержит и результаты частичной расшифровки жизненного цикла паразита, в том числе описание экспериментально полученных метацеркарий этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы моллюсков проводились с 1982 по 2008 г. в различных водоемах Азербайджана (реки Кура, Акстафачай, Джогаз, Кюрекчай, Акстафинское, Мингечаурское, Варваринское, Шемкирский, Еникендский водохранилища, ручейки, родники, артезианы, каналы и другие водоемы Южного склона Большого Кавказа и Северо-Восточного склона Малого Кавказа). Всего было обследовано 96 718 экз. моллюсков. При этом обнаружены церкарии 41 вида трематод, относящиеся как минимум к 11 семействам.

Для выявления зараженных особей собранных моллюсков рассаживали по одному в стеклянные заполненные водой сосуды объемом 25 см³ на 12—24 ч и более. Проверки моллюсков на зараженность были произведены под биноклем марки МБИ-1. Изучение морфологии партенит, церкарий и метацеркарий проводилось на живом материале и только на вполне зрелых особях. Для этой цели использовали микроскопы: МБИ-3, МБИ-15 с фазово-контрастным устройством ФК-4. Все рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4. Для выявления сенсилл у церкарий использован как традиционный метод импрегнации нитратом серебра (Гинецинская, Добровольский, 1963), так и различные его модификации (Алекперов, Манафов, 1995). Для анализа хетотаксии использована номенклатура Ришар (Richard, 1971) с дополнениями Байссад-Дюфо (Baussade-Dufour, 1979).

Измерение партенит и личинок проводили на материале, фиксированном в 4 %-ном формалине, и 3 %-ном растворе нитрата серебра. В каждом случае для измерения брали по 15 экз. личинок. Результаты измерений были обработаны статистически: вычислены средняя арифметическая величина (M), среднее квадратическое отклонение (G) и коэффициент вариации (CV) (Плохинский, 1978). Рассчитана ошибка экстенсивности инвазии (m_p) для каждого водоема (Петрушевский, Петрушевская, 1960).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание морфологии церкарии. Личинки *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987) средних размеров (табл. 1; рис. 1). Ротовая присоска очень крупная, ее диаметр почти в 2 раза превышает диаметр

Таблица 1

Размеры *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987), ммTable 1. Measurements of *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987), mm

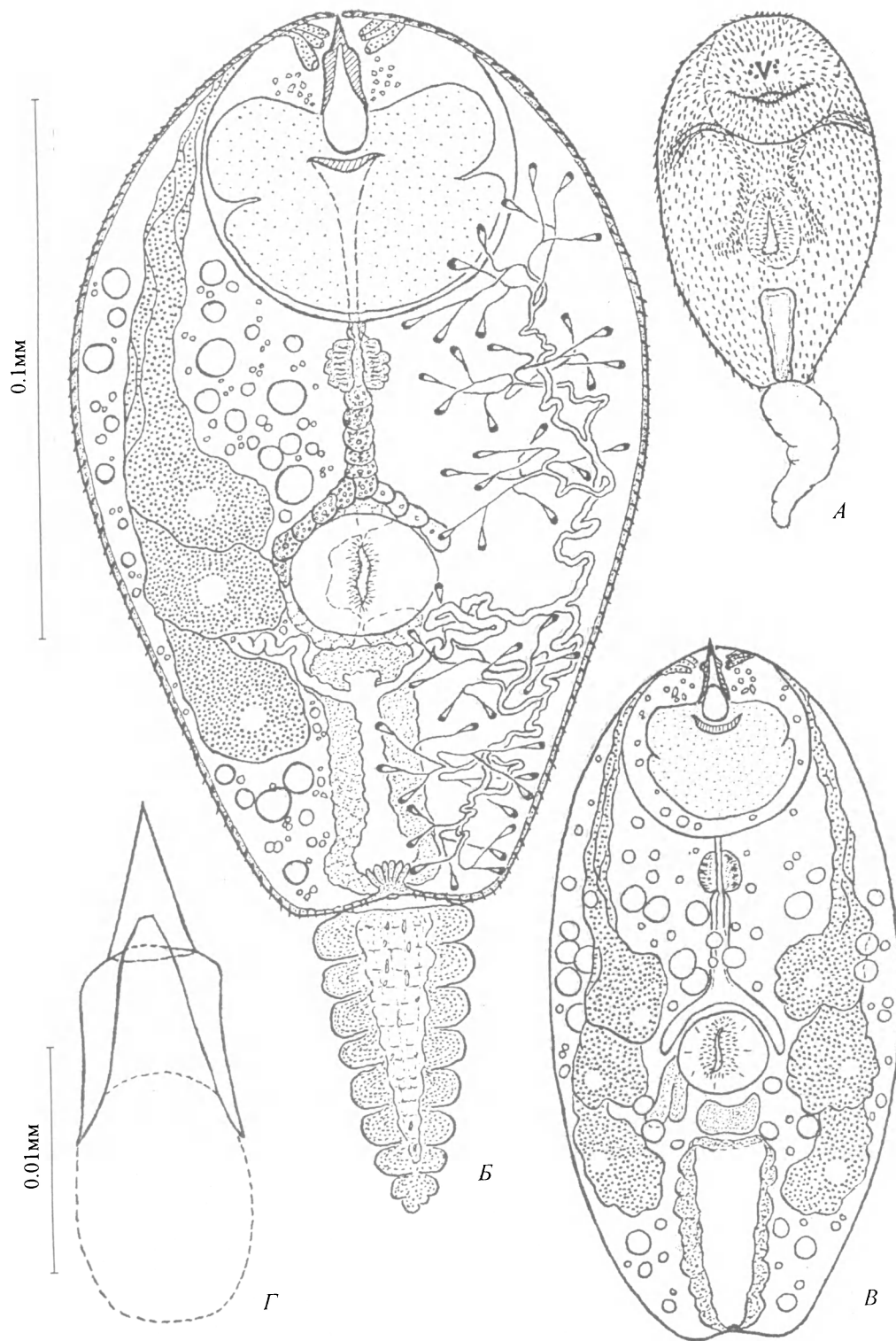
Показатели	Размеры (min—max)	Средний размер (M)	Среднее кв. отклонение (G)	Коэффициент вариации (CV)
Длина тела	0.154—0.198 (0.165—0.187)	0.177 (0.176)	0.004 (0.002)	4.12 (2.15)
Ширина тела	0.099—0.110 (0.099—0.110)	0.204 (0.104)	0.003 (0.002)	4.17 (2.90)
Длина хвоста	0.066—0.088 (0.088—0.099)	0.079 (0.092)	0.013 (0.003)	22.03 (5.45)
Диаметр ротовой присоски	0.059—0.064 (0.060—0.062)	0.061 (0.061)	0.002 (0.001)	6.06 (3.57)
Диаметр брюшной присоски	0.031—0.036 (0.034—0.039)	0.034 (0.037)	0.001 (0)	4.76 (0)
Стилет	0.018—0.023 (0.020—0.022)	0.021 (0.021)	0 (0)	0 (0)

Примечание. В таблице без скобок приводятся размеры церкарий, фиксированных в 4%-ном формалине, а в скобках — в 3%-ном нитрате серебра.

брюшной. Брюшная присоска немного смещена к заднему концу тела. Покровы личинки вооружены короткими, слегка сплюснутыми шипиками одинаковых размеров. Поверхность брюшной присоски несет относительно более тонкие шипики. Хвост не вооружен.

Ротовая присоска вооружена мощным стилетом, длина которого составляет 1/3 диаметра присоски. Стилет толстостенный. Диаметр основания острия заметно меньше диаметра стволика. Выступающие плечики плавно переходят в стволик. Стилет заканчивается очень крупной бульбой, длина которой почти равна длине стволика (рис. 1, Г). Ротовое отверстие располагается субтерминально. Оно ведет в постепенно сужающуюся полость, стенки которой образуют очень крупную виргулу. Последняя представлена двумя массивными лопастями, в средней части которых имеется неглубокая перетяжка. Ротовая полость переходит в короткий префаринкс. Пищевод короткий, толстый. Место бифуркации кишечника находится на уровне передней границы полового зачатка. Ветви кишечника достигают лишь уровня середины брюшной присоски. И пищевод, и ветви кишечника лишены просвета. Они образованы крупными клетками, располагающимися в один ряд.

Железы проникновения в числе трех пар образуют по краям тела продольные ряды. Клетки первой пары лежат перед брюшной присоской, вторая пара — на уровне брюшной присоски, а третья смещена на уровень переднего края мочевого пузыря. Между клетками второй и третьей пар сохраняется небольшой просвет. Протоки желез проникновения двумя латеральными пучками направляются к ротовой присоске, огибают ее дорсолатерально и отдельными порами открываются наружу. Все железы проникновения содержат сходный по структуре секрет. В субтегументальном слое располагаются многочисленные неправильной формы цистогенные клетки, заполненные тонкозернистым прозрачным секретом, что делает их



трудно различимыми. Лишь на фоне виргулы удастся отчетливо выделить 2—3 пары таких клеток. Кроме того, они становятся хорошо заметными при серебрении личинок.

Выделительная система характеризуется большим количеством циртоцитов. Полная экскреторная формула $2 [(9+9+9)+(9+9+9)] = 108$. Однако количество циртоцитов стабильно только в передней половине тела (первичные группы, связанные с передним собирательным каналом). В задней же половине (первичные группы, связанные с задним собирательным каналом) количество мерцательных клеток вариабельно. Экскреторная формула часто принимает следующий вид: $2[(9+9+9)+(9+8+7)] = 102$; $2 [(9+9+9) + (8+7+6)] = 96$; $2 [(9+9+9)+(7+6+5)] = 90$. Возможны и другие вариации.

Продольные собирательные каналы сливаются и дают начало главному собирательному каналу на уровне задней половины брюшной присоски. Главный собирательный канал образует несколько плотно упакованных петель, расположенных в промежутке между клетками второй и третьей пар желез проникновения.

Мочевой пузырь I-образной формы. Его стенки образованы крупными клетками с зернистой цитоплазмой. Самый задний конец мочевого пузыря образован тегументом, являющимся продолжением покровов личинки. Передняя граница этого участка несет характерные пальцеобразные выросты (рис. 1, Б). Экскреторная пора открывается у основания хвоста.

Половой зачаток личинки состоит из двух участков. Передний, более крупный имеет С-образную форму и располагается дорсально от брюшной присоски вдоль ее переднего и правого края. Второй — овальной формы, лежит между брюшной присоской и передним концом мочевого пузыря (рис. 1, В).

В паренхиме личинки от уровня заднего края ротовой присоски до заднего конца тела располагаются многочисленные капли жира, размеры которых варьируют в широких пределах. Диаметр самых крупных капель превышает диаметр ядер желез проникновения.

Хетотаксия. Хетотаксия *Cercaria rhionica II* характеризуется необычно большим количеством сенсилл и значительной вариабельностью образуемого ими рисунка (табл. 2, рис. 2, 3). В головном отделе наиболее постоянным элементом является круг СI. Круги СII и СIII выражены значительно хуже (рис. 3, А, Б). Уже в положении «2» и «3» они практически не дифференцируются. Принадлежащие им сенсиллы образуют два обширных поля, в которых и количество, и расположение элементов сильно варьируют.

Более упорядочено расположение сенсилл в группах St₁ и St₂. Вокруг протоков желез проникновения и прилегающих к ним элементов сенсиллы этих групп образуют более или менее правильные дуги, своими концами упирающиеся в поперечно расположенные ряды StD. Последние всегда включают по 3 сенсиллы. Достаточно постоянны и группы STDL. Сенсил-

Рис. 1. Строение *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987).

А — общий вид и вооружение церкарии; Б — строение церкарии, вид с центральной стороны; В — личинка с заполненным I-образным мочевым пузырем и двураздельным половым зачатком; Г — стилет.

Fig. 1. Morphology of *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987).

Таблица 2

Хетотаксия *Cercaria rhionica II*Table 2. Chaetotaxy of *Cercaria rhionica II*

Головной отдел		Тело	Хвост
Область ротового отверстия	Область стилета		
1CI ₁ ; 1CII ₁ ; 1CI L; 2CID ₁ 2CIII ₁ ; 8(10) CIII ₂₊₃ + CIII ₂₊₃	2StV; 10(12)St ₁ ; 10(12)St ₂ 3 StD; 3(4)StDL	2+4+2AI D; 4(3)+3(4)AIL; 3(4)AIV; 4AII D; 4(5)AIII L; 4(6)AII V 1(0)AII D; 1+2(1) AIII L 3(4)MD; 4(6) ML; 2(4) MV 1(0)PID; 1(2)PIL; -PIV -PIID; 2(1)PIIL; -PIIV -PIID; 1(0)PIIL; -PIIV 6+2(1)Act	2Т

лы, расположенные на остальной поверхности тела, еще более переменны. В дорсальных, латеральных и вентральных продольных рядах удается выделять не всегда четко обособленные группы с варьирующим числом элементов. Сильнее всего развиты латеральные ряды. Брюшная присоска кроме 6 более или менее постоянных сенсилл, дугой охватывающих присоску сзади, часто в своей полости несет еще 1—2 дополнительные сенсиллы.

Спороцисты. Церкарии развиваются в овальных или мешковидных спороцистах (рис. 4, А). Каждая спороциста содержит 1—4 почти сформированные церкарии и 2—5 эмбрионов. Длина спороцист 0.264—0.341 мм, ширина — 0.187—0.242 мм.

Церкарии выходят из моллюска в исключительно большом количестве. Эмиссия церкарий сопровождается обильным выделением слизи.

В условиях эксперимента церкарии активно проникают в личинок стрекоз рода *Agrion*. На 3-и сут после заражения у личинок стрекоз были обнаружены молодые метацеркарии (рис. 4, Б, В). Они одеты тонкой, двухслойной цистой, сохраняют стилет. Размеры личинки изменяются мало (диаметр цисты 0.149—0.154 мм; длина стилета 0.025—0.026 мм; диаметр ротовой присоски 0.065—0.072 мм; диаметр брюшной присоски 0.036—0.041 мм; диаметр глотки 0.021—0.025 мм). Однако морфологические преобразования заметны хорошо. В пищеварительной системе появляется просвет. Заметно уменьшается количество и размеры капель жира. Стенки мочевого пузыря становятся более тонкими. На личинках, извлеченных из цисты, видно, что начинается рост задней половины тела, в результате чего брюшная присоска заметно смещается вперед (рис. 4, В).

ОБСУЖДЕНИЕ

Описываемая личинка по особенностям организации практически идентична *C. rhionica II* из Западной Грузии, рисунок которой опубликован в работе Галактионова и Добровольского (1987). Однако ни описания строе-

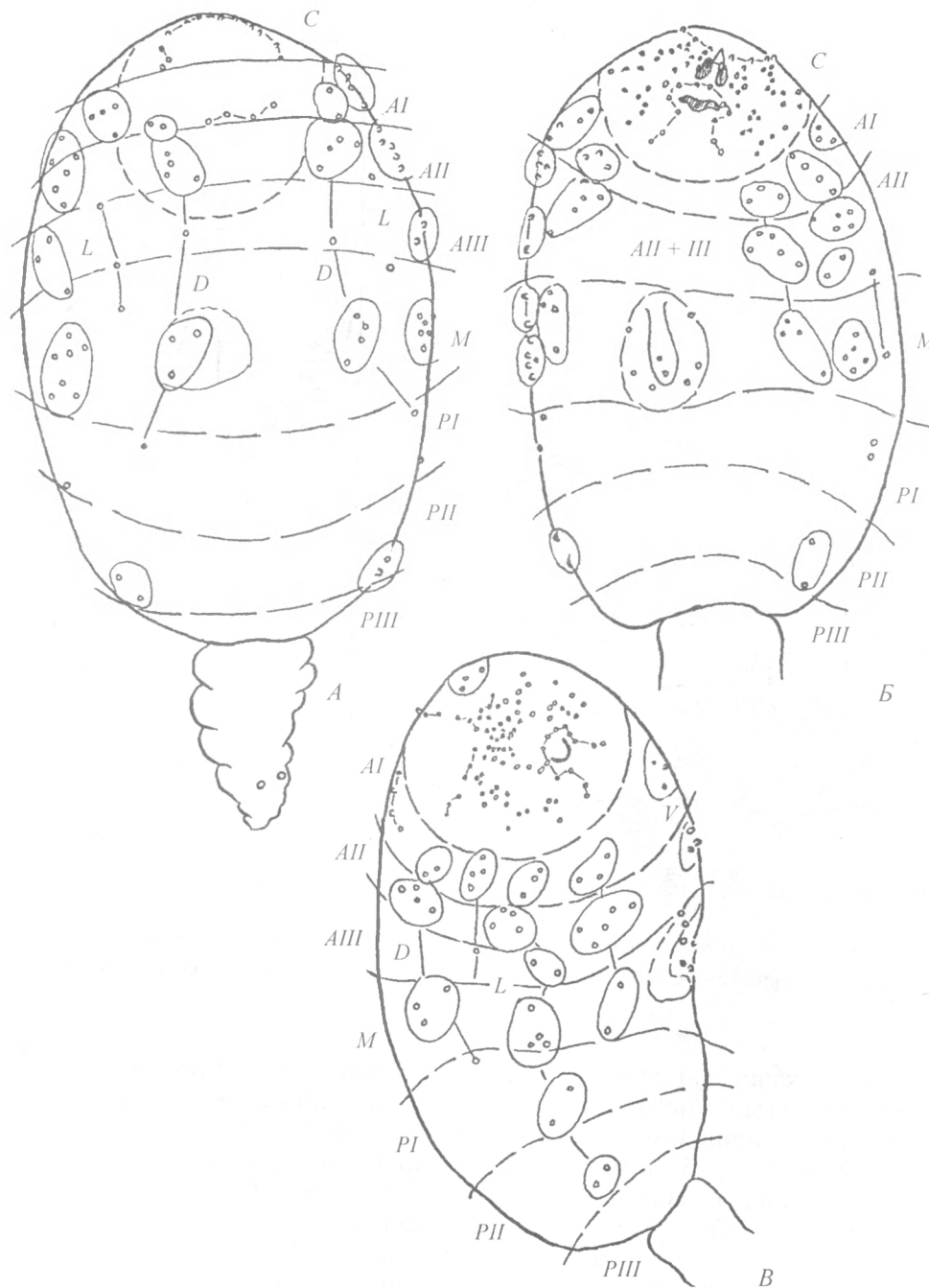


Рис. 2. Сенсиллы *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987).
 А — вид с вентральной стороны, Б — вид с дорсальной стороны, В — вид сбоку.
 Fig. 2. Sensory receptors of *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987).

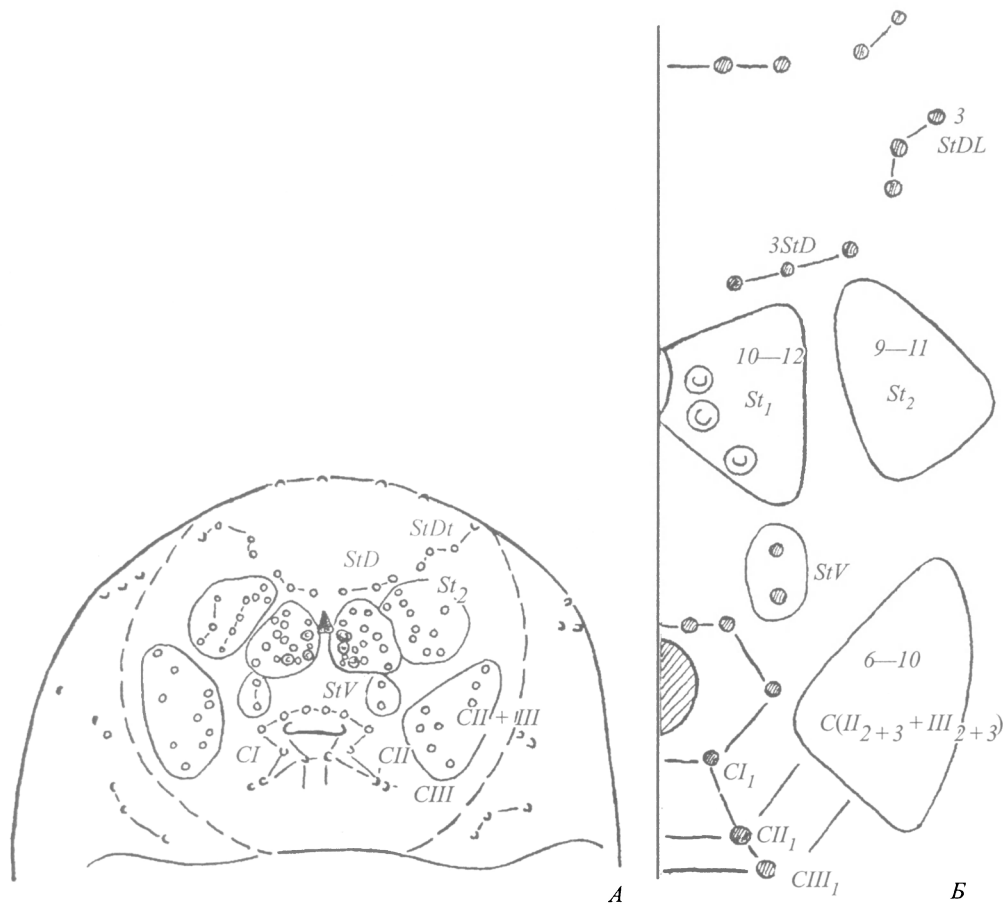


Рис. 3. Сенсиллы на переднем конце тела *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987).

A — передний конец тела, B — схема расположения сенсилл на головном конце.

Fig. 3. Sensory receptors of the anterior end of the body of *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987).

ния этой церкарии, ни ее размеров, ни сведений о хетотаксии эти авторы не приводят. Тем не менее ряд характерных особенностей, присущих рассматриваемым личинкам, и в первую очередь строение их протонефридной системы (крайнее усложнение экскреторной формулы, I-образный мочевого пузыря), позволяют нам идентифицировать форму из Западной Грузии и форму, обнаруженную в Азербайджане.

Cercaria rhionica II (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987) стоит совершенно отдельно от всех обнаруженных нами церкарий. Этот факт подтверждается и результатами изучения хетотаксии. Следует подчеркнуть, что в настоящее время большинство специалистов отмечают принципиальную важность хетотаксии для решения самых разных проблем, начиная с диагностики личинок и кончая выявлением филогенетических связей между разными группами трематод. Особенно широкое распространение эти исследования получили после работ Ришар (Richard, 1971) и Байссад-Дюфо

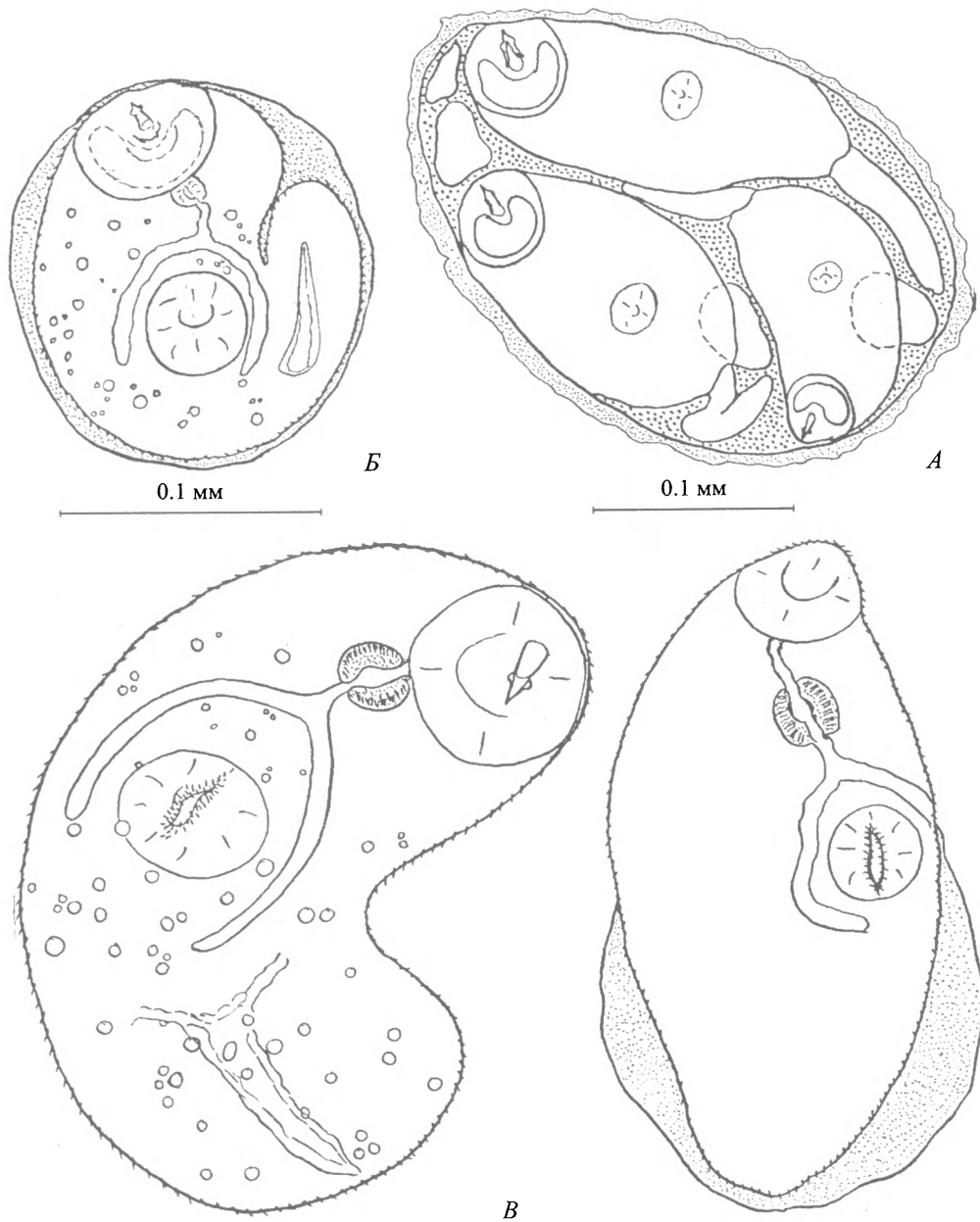


Рис. 4. Дочерняя спороциста и метацеркария *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987).

А — дочерняя спороциста, Б — метацеркария в цисте на 3-й день после заражения, В — эксцистированные метацеркарии.

Fig. 4. The daughter sporocyst and metacercaria of *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987).

Таблица 3

Размеры *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987)
и *Cercaria creta* (Kobayashi, 1922) Faust, 1924, мм

Table 3. Measurements of *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987)
and *Cercaria creta* (Kobayashi, 1922) Faust, 1924, mm

Показатели	<i>Cercaria rhionica II</i> (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987) (по нашим данным)	<i>Cercaria creta</i> (Kobayashi, 1922) Faust, 1924 (по: Ito, 1964)
Длина тела	0.154—0.198 (0.165—0.187)	0.204—0.421
Ширина тела	0.099—0.110 (0.099—0.110)	0.097—0.113
Длина хвоста	0.066—0.088 (0.088—0.099)	0.128—0.192
Диаметр ротовой присоски	0.059—0.064 (0.060—0.062)	0.052—0.065
Диаметр брюшной присоски	0.031—0.036 (0.034—0.039)	0.034—0.040 × 0.030—0.039
Стилет	0.018—0.023 (0.020—0.022)	0.021—0.026

(Baussade-Dufour, 1979), в которых была разработана номенклатура сенсилл, выявляемых на теле личинок. Детальное изучение расположения сенсилл у 11 видов стилетных церкарий позволило нам выделить по крайней мере 5 типов хетотаксии, довольно существенно различающихся между собой. Хетотаксию *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987) мы выделяем в особый тип (табл. 2, рис. 2, 3), который характеризуется прежде всего многочисленностью сенсилл, что неизбежно сопровождается вариабельностью образуемого ими рисунка. Пожалуй, единственный постоянный элемент — это круг CI, окаймляющий ротовое отверстие. Достаточно четко выражены и две пары относительно коротких дуг (группы St₁ и St₂), окружающих кончик стилета и прилегающие к нему отверстия желез проникновения с сопровождающими их сенсиллами. На дорзальной поверхности плавную широко расходящуюся дугу образуют группы StD и StDL. Эта дуга своими концами упирается в поперечный ряд AID.

Рисунок на остальной поверхности тела характеризуется заметно меньшей правильностью. На вентральной поверхности перед брюшной присоской выявляются короткие поперечные дуги, иногда разделенные одиночными сенсиллами. На дорзальной поверхности группы сенсилл в зоне AP также иногда образуют более или менее правильные дуги, но вытянутые уже в продольном направлении. Что же касается боковых поверхностей тела, то наиболее постоянно выделяются скопления сенсилл в зоне MI. Более рыхлое скопление иногда выявляется в зонах AIL и APL. Даже на брюшной присоске количество и расположение сенсилл подвержено значительным вариациям. По-видимому, основу рисунка составляет широкая дуга из 6 сенсилл, охватывающая присоску сзади по ее наружному краю. Однако очень часто выявляются дополнительные сенсиллы как на наружной поверхности присоски, так и в ее полости.

В литературе нам встретилось лишь одно описание виргулидной церкарии, обладающей вторично усложненной экскреторной формулой. Это *Cercaria creta* из *Semisulcospira libertina* (Ito, 1964). Сходство личинок очень велико: одинаковую форму и расположение имеют железы проник-

новения; мочевого пузыря в обоих случаях I-образный, очень сходны стилеты и вооружение тегумента. Достаточно близки и размеры *Cercaria creta* и *Cercaria rhionica II*, хотя первые немного крупнее (табл. 3).

Наиболее существенные различия касаются двух моментов. По данным Ито (Ito, 1964), экскреторная формула *Cercaria creta* $2[(6+6)+(6+6+6)] = 60$. По-видимому, это неточное описание, поскольку количество первичных групп циртоцитов у стилетных церкарий может быть либо 6, либо 4 (Галактионов, Добровольский, 1987, 1998). Количество же циртоцитов в составе отдельных первичных групп также указано не совсем точно. На рисунке, приводимом в обзоре Ито (Ito, 1964, p. 533, fig. 106) отчетливо видно, что количество мерцательных клеток в группах варьирует (6—7). Кроме того, изображено несколько циртоцитов, связь которых с конкретными группами не прослежена. По положению этих клеток можно предполагать, что средняя группа заднего продольного собирательного канала состоит по меньшей мере из 9 мерцательных клеток. Второе отличие касается относительных размеров капель жира в паренхиме. У *Cercaria rhionica II* они крупные, а у *Cercaria creta* — мелкие.

Отдавая себе отчет в том, что эти различия не очень значимы, мы тем не менее считаем целесообразным сохранить за этими двумя формами церкарий самостоятельные названия до полной расшифровки цикла развития этих паразитов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность сотруднику кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ А. А. Добровольскому за ценные советы и поддержку в процессе выполнения настоящей работы.

Список литературы

- Алекперов И. Х., Манафов А. А. 1995. Модифицированный метод импрегнации и его преимущества. Зоол. журн. 74 (2): 139—143.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1987. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука. 194 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука. 404 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. 1963. Новый метод обнаружения сенсилл личинок трематод и значение этих образований для систематики. ДАН СССР. 151 (2): 460—463
- Петрушевский Г. К., Петрушевская М. Г. 1960. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб. В кн.: Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. М.: Наука. 19: 333—343.
- Плохинский Н. А. 1978. Математические методы в биологии. М.: Изд-во МГУ. 264 с.
- Bayssade-Dufour Ch. 1979. L'appareil sensoriel des cercaries et la systematique des trematodes digenétiques. Mem. Mus. nat. hist. natur. Ser. A. Zool. 113: 81 p.
- Galaktionov K. V., Dobrovolskij A. A. 2003. The Biology and Evolution of Trematodes. Boston, Dordrecht, London: Kluwer Academic Publ. 594 p.
- Richard J. 1971. La chetotaxie des cercaires. Valeur systematique et phyletisque. Mem. Mus. nat. hist. natur. Ser. A. 67: 179 p.
- Ito I. 1964. A monograf of cercariae in Japan and adjacent territories. Progress of Medical Parasitology in Japan, Tokyo. 1: 395—550.

TREMATODE FAUNA OF THE FRESHWATER MOLLUSC MELANOPSIS
PRAEMORSA (L.) FROM WATER BODIES OF AZERBAIJAN. I.
CERCARIA RHIONICA II

A. A. Manafov

Key words: *Melanopsis praemorsa*, *Cercaria rhionica II*, Lecithodentroidea, morphology, chaetotaxy.

SUMMARY

Description a lecithodendroid cercaria, *Cercaria rhionica II* (Galaktionov, Dobrovolskij, 1987) (Plagiorchiida: Lecithodentroidea) from the freshwater mollusk *Melanopsis praemorsa* (L.) from the Kura River in Azerbaijan is given, including figures, morphological data, and differential diagnosis. Special attention is paid to the structure of excretory system, secretory apparatus, tegument armature, inclusions in parenchyma, topography of sensilla (chaetotaxy) and some peculiarities of cercarian biology. The paper also includes some data on the life cycle of the parasite, including figures and descriptions of experimentally obtained cysts and metacercariae.
