

О ПРОГЕНЕЗЕ ТРЕМАТОДЫ *PROSOTOCUS CONFUSUS*
(LOOSS, 1894)—ПАРАЗИТА АМФИБИЙ

М. Г. Баянов

Башкирский государственный университет имени 40-летия Октября

Приведены материалы по биологии *Prosotocus confusus* в водоеме, где в связи с выпадением из биотопа окончательного хозяина имеет место переход трематоды к прогенезу.

В 1969—1973 гг. мы наблюдали в оз. Карагайлы (Зауралье Башкирской АССР) массовое заражение стрекоз семейства *Aeschnidae* прогенетическими метацеркариями *P. confusus* при отсутствии там окончательных хозяев этой трематоды — бесхвостых амфибий. Нормально развитие *P. confusus* происходит с участием трех хозяев. В качестве окончательных хозяев зарегистрированы амфибии: *Rana dalmatica*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *R. temporaria*, *R. terrestris*, *R. tigrina*, *Bufo bufo*, *B. calamita*, *B. variabilis*, *B. viridis*, *Bombina bombina*, *B. variegata*, *Hyla arborea* (Хотеновский, 1970). Паразит обнаружен на территории почти всей Европы и в Западной Сибири. Промежуточным хозяином трематоды, согласно данным Шевченко и Вергун (1964), является моллюск *Bithynia leachi*; церкарии мелкие, относятся к группе стилетных, с одной парой желез проникновения позади брюшной присоски. Метацеркарии развиваются в водных членистоногих: в личинках стрекоз (*Sympetrum flaveolum*, *S. danae*, *Aeschna grandis*, *A. isosceles*, *A. viridis*, *Cordulia aenea*, *Coenagrion puella*), ручейников (*Phryganea grandis*, *Phryganea* sp., *Agrypnia* sp., *Limnophilus* sp., *Rhyacophila potamoides*), личинках и имаго жуков (*Hydrous pisceus*, *Cybis-ter laterimarginalis*, *Hydroporus* sp.), водяном ослике *Asellus aquaticus* (Wisniewski, 1958; Шевченко и Барабашова, 1960; Шевченко и Вергун, 1964; Краснолобова, 1970). Типичными дополнительными хозяевами *P. confusus* в условиях Харьковской области, по мнению Шевченко и Вергун, являются личинки стрекоз. Метацеркарии этой трематоды согласно литературным данным из половой системы содержат лишь зачатки гонад.

Оз. Карагайлы, в котором были обнаружены прогенетические метацеркарии, представляет собой водоем тектонического происхождения с площадью акватории 360 га, средней глубиной около двух метров, эвтрофно-заморного типа. Все дно озера к концу лета бывает покрыто погруженной растительностью (преимущественно рдесты, роголистник, уруть, телорез, хара), образующей густые подводные заросли, а зона побережья шириной до 30—50 м занята осоково-тростниковыми сплавинами, куртинками тростника, рогоза, камыша. На озере гнездится значительное число уток, чаек, поганок и других птиц, из рыб обитают карась и верховка.

Прогенетических метацеркарий *P. confusus* мы находили в течение всего периода исследований только у стрекоз семейства коромысел: *Aeschna grandis*, *A. juncea*, *A. cyanea*, *Anax imperator*. Экстенсивность инвазии достигала 63.5% при интенсивности 2—73 метацеркарии. Большинство стрекоз (58.3%) было заражено метацеркариями только этого вида трематоды. Метацеркарии заключены в тонкостенную оболочку, имеющую нередко

светло-коричневый цвет. Цисты округлой или овальной формы, размерами от 0.46—50 до 1.20—1.90 мм, локализуются в полости тела насекомого, прикрепляясь тонкими перемычками соединительной ткани хозяина к трахейным трубочкам, стенкам кишечника и другим органам.

Приводим описание одного из крупных экземпляров метацеркарий из личинки стрекозы *A. imperator* по неокрашенному препарату, заделанному в глицерин (рис. 1, а). Циста овальной формы, 1.9×1.3 мм. Длина метацеркарии 1.5 мм, ширина 0.88 мм. Тело густо покрыто мелкими шипиками, особенно в передней части. Ротовая присоска 0.19×0.21 мм, немного больше брюшной (0.15 мм); последняя расположена в начале задней трети длины тела. Фаринкс 0.08 мм в диаметре, у живой трематоды заметна такой же

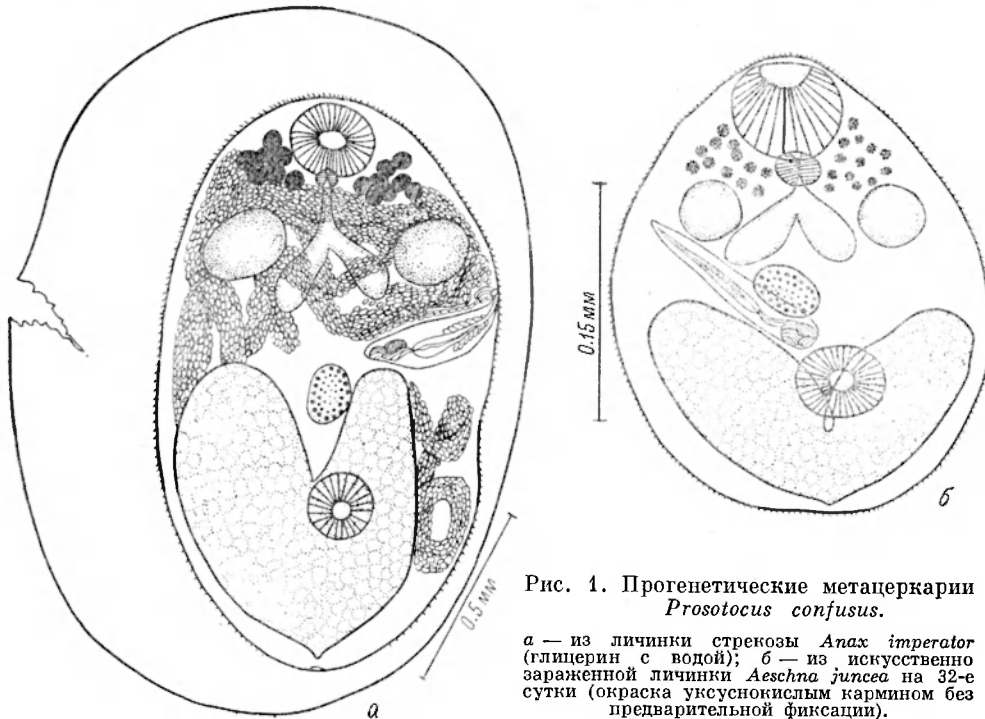


Рис. 1. Прогенетические метацеркарии *Prosotocus confusus*.

а — из личинки стрекозы *Anax imperator* (глицерин с водой); б — из искусственно зараженной личинки *Aeschna juncea* на 32-е сутки (окраска уксуснокислым кармином без предварительной фиксации).

длины предглотки. Имеется пищевод, ветви кишечника короткие, не достигают середины тела.

Семенники цельнокрайние, овальной формы, 0.28×0.17 мм, расположены в передней трети длины тела на одном горизонтальном уровне латерально от кишечника. Половое отверстие открывается на краю тела позади левого семенника. Бурса мощно развита, ее дно направлено косо назад и почти достигает уровня яйчника. Последний находится медианно впереди брюшной присоски, 0.21×0.13 мм. Желточники по бокам ротовой присоски и глотки, состоят из немногочисленных крупных фолликулов. Петли матки заполняют все свободное пространство между органами. Яйца овальной формы, светло-коричневого цвета, $0.026—0.030 \times 0.013—0.015$ мм, содержат мирацидия. Экскреторный пузырь «V»-образной формы, заполнен темными гранулами, широкие его ветви достигают середины длины тела.

Наружная оболочка цист, извлеченных из насекомого и помещенных в воду, вскоре набухает, метацеркарии начинают двигаться и выделяют в полость цисты огромное количество яиц, почти целиком освобождаясь от них. Позднее нередко происходит самопроизвольное эксцистирование метацеркарий, при котором одновременно из цисты удаляются отложенные яйца. С целью выяснения приживаемости изучаемых метацеркарий в организме амфибий мы провели опыт на четырех остромордых лягушках (*Rana terrestris*), отловленных вдали от озера и свободных от инвазии:

P. confusus. У трех лягушек, вскрытых через 4, 2, 1 сутки после заражения, в кишечнике гельминтов не нашли. У четвертой лягушки, инвазированной 23 экз. метацеркарий и вскрытой через 17 часов, в толстом отделе кишечника было обнаружено 6 особей *P. confusus*. Последние по своей морфологии отличались от метацеркарий только тем, что матка содержала относительно меньшее число яиц. Отсюда видно, что прогенетические метацеркарии не способны к длительному паразитированию в организме амфибий. Причину перехода метацеркарий *P. confusus* к прогенетическому размножению мы видим в исчезновении на озере окончательного хозяина — озерной лягушки. Кстати сказать, этот вид трематоды в Предуралье Башкирии нами найден только у озерной лягушки с интенсивностью инвазии

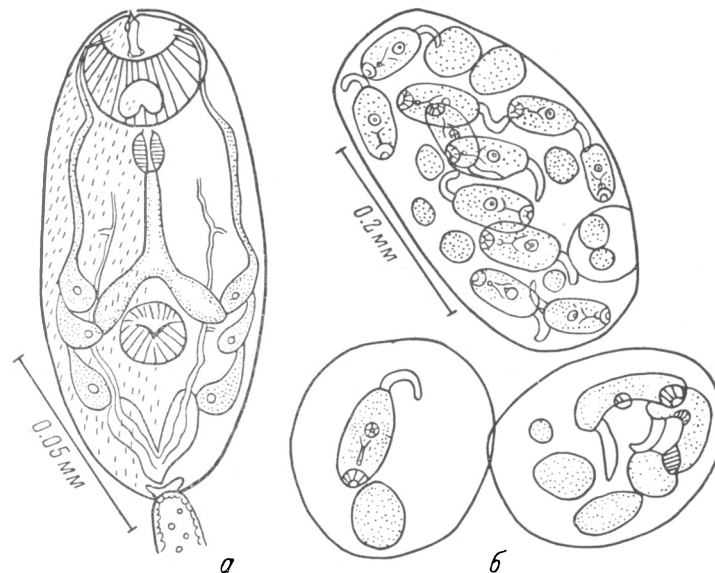


Рис. 2. *Prosotocus confusus*.

а — церкария; б — спороцисты из *Bithynia tentaculata*.

до 49.2%. Самые тщательные поиски этой лягушки на исследуемом озере и в его окрестностях не дали положительных результатов. Ее прежнее обитание там не вызывает сомнений, поскольку сохранился ее паразит *P. confusus*. Постепенное обмеление озера привело к бурному развитию как погруженной, так и надводной растительности. Это обусловило, с одной стороны, гнездование большого числа разнообразных водоплавающих птиц, выедающих икру, головастиков и сеголетков лягушки, с другой — возникновение зимних заморов, действующих губительно на зимующих в воде взрослых особей. Наконец, образование осоково-тростниковых сплавин вдоль почти всего побережья озера ликвидировало мелководья, пригодные для икрометания амфибий.

Спорадически возникающая способность к прогенезу у некоторой части церкарий *P. confusus* закрепилась, по-видимому, благодаря обилию в исследуемом водоеме моллюсков, а также стрекоз-коромысел, онтогенез которых продолжается около трех лет.

Промежуточным хозяином трематоды в этом озере оказался моллюск *Bithynia tentaculata* (*B. leachi* здесь отсутствует). Из 117 исследованных особей моллюсков 5.7% были инвазированы церкариями. Поскольку найденные нами церкарии *P. confusus* резко отличаются от известных в литературе форм, ниже приводим их описание (измерения даны по экземплярам, убитым подогреванием, а в скобках — окрашенным уксуснокислым кармином без предварительной фиксации и просветленным диметилфталатом). Церкарии очень мелкие; тело (рис. 2) покрыто кутикулярными шипиками, его длина 0.123—0.136 (0.066—0.075) мм, ширина 0.088 (0.048—0.050) мм. Ротовая присоска 0.035×0.039 (0.022×0.026) мм, крупнее брюшной — $0.020 \times$

$\times 0.022$ (0.017×0.017) мм и вооружена стилетом длиной 0.018 мм, содержит виргулу размером 0.022×0.018 —0.026 мм. Префаринкс очень короткий, становится заметным лишь при вытягивании тела. Фаринкс 0.009— 0.013×0.013 —0.018 (0.008—0.009) мм, пищевод относительно длинный, постепенно переходит в короткие ветви кишечника, которые не заходят за уровень середины брюшной присоски. Железы проникновения в количестве трех пар, первая из которых располагается впереди, вторая — на уровне брюшной присоски, последняя достигает боковых ветвей «V»-образного мочевого пузыря. Имеются небольшие каудальные карманы. Все тело заполнено многочисленными цистогенными железами. Хвост без плавательной мембраны, 0.066—0.070 (0.061—0.066) мм длины, при ползании церкарии по субстрату он значительно сокращается, принимая гофрированный вид.

Церкарии развиваются в мелких бесцветных округлых (0.18×0.22 мм) и овальных (0.18×0.34 —0.38 мм) неподвижных спороцистах; в них содержатся от 2 до 14 зрелых и формирующихся церкарий.

Видовая принадлежность описанной церкарии подтверждена экспериментально путем искусственного заражения личинки стрекозы *A. juncea*. Последняя выловлена в оз. Б. Учалы, где отсутствует спонтанная инвазия моллюсков и стрекоз видом *P. confusus*. Личинка стрекозы на второй день после очередной линьки была помещена на два дня в культуру церкарий, после чего отсажена в банку с водопроводной водой. Вскрытие произведено спустя 32 дня с начала опыта, при котором обнаружено: в органах головы — 24, груди — 104, брюшке — 165, в конечностях — 38 экз. (по 6—7 в каждой из них) метацеркарий *P. confusus* (рис. 1, б). Такая интенсивная инвазия с локализацией метацеркарий в различных органах объясняется тем, что искусственное заражение личинки стрекозы проводилось вскоре после линьки. Цисты округлых очертаний с размерами от 0.30×0.30 до 0.50×0.52 мм; мелкие экземпляры находились в конечностях (бедро, голень) и органах головы. Морфология метацеркарий во всех цистах была аналогичной, отличие состояло лишь в размерах; они содержали полный комплект половых органов, за исключением матки. Следовательно, для формирования матки и начала продуцирования яиц необходим срок более чем 32 дня.

К церкариям *P. confusus*, описанным выше, по размерам и морфологическим признакам очень близок вид *Cercaria rapiliogona* Hall, 1963, который отмечен, в частности, Смирновой и Ибрашевой (1967) у *B. leachi* из водоемов Западного Казахстана. В то же время церкария, описанная Шевченко и Вергун (1961) из того же вида моллюск как церкария *P. confusus*, отличается от нашей формы более крупными размерами (тело 0.209 — 0.245×0.109 — 0.159 мм), наличием только одной пары желез проникновения, присутствием зачатка бурсы цирруса, развитием в удлинённых спороцистах и другими признаками. Идентичность этой церкарии с метацеркариями *P. confusus* авторы не проверяли путем заражения дополнительных хозяев.

Наблюдение за яйцами, выделенными метацеркариями при помещении их в воду, мы проводили при комнатной температуре (20 — 22°) в течение трех недель; при этом вылупление мирацидия не имело места. Заражение моллюска происходит при проглатывании яиц паразита, о чем свидетельствуют результаты опыта. В нем участвовало 10 стерильных моллюсков *B. tentaculata*, которые в течение двух дней находились в чашке с яйцами, полученными из прогенетических метацеркарий. До конца опыта (продолжительность с 16 июля по 23 августа) выжили две особи, в печени одной из них было найдено большое количество дочерних спороцист с развивающимися церкариями *P. confusus*; наиболее крупные спороцисты достигали 0.15 — 0.18×0.088 — 0.097 мм.

Источником, рассеивающим яйца трематоды, являются птицы, питающиеся личинками и имаго инвазированных стрекоз. В период массового вылета последних в желудках птиц часто встречаются их остатки. Так, например, в зобу и желудке чеглока, добытого в мае, было найдено около

200 взрослых стрекоз *Libellula depressa*, *Coenagrion* sp., птенцов чайки обыкновенной, вскрытых в июле, — 22—64, взрослой поганки — 14 экз. личинок стрекозы *Enallagma cyathigerum*. Насекомые из семейства *Aeschnidae* в желудках птиц встречаются также довольно часто, хотя и единицами.

В экспериментах на 10 цыплятах и утятах было выяснено, что изучаемые метацеркарии в организме птиц перевариваются, а яйца выделяются наружу (через 16—20 часов с начала опыта) морфологически в неизменном виде. В подобных условиях, когда высока численность стрекоз и поедающих их птиц, рассеивание яиц *P. confusus* осуществляется по всему водоему и благодаря значительной плотности моллюсков (в зарослях телореза на один м² приходится до 36—40 экз.) достигается их контакт с последними.

Роль разносчика яиц трематоды до некоторой степени могут выполнять кроме птиц, по-видимому, и рыбы, поедающие личинок стрекоз. Освобождение яиц из тела метацеркарий возможно и при гибели хозяина — стрекозы и ее разложении. Остромордая лягушка, обитающая в небольшом количестве в увлажненных участках побережья, в распространении и сохранении инвазии не участвует. Это, во-первых, потому, что взрослые амфибии питаются преимущественно жуками и в легкое время с озером контакта не имеют; весной для икрометания используют изолированные от озера небольшие скопления воды, в которых личинки стрекоз, как правило, не обитают; во-вторых, все исследованные особи (71 экз.) остромордой лягушки оказались свободными от инвазии *P. confusus*.

Следует предположить, что описанное явление имеет место и в некоторых других водоемах. Лишь существование прогенетических форм метацеркарий в природе можно объяснить нахождение половозрелых трематод рода *Prosotocus* у таких нетипичных хозяев, как прыткая ящерица (*Lacerta agilis*) и летучая мышь (*Myotis myotis*).

Л и т е р а т у р а

- Краснолובה Т. А. 1970. Зараженность стрекоз Латвийской ССР метацеркариями трематод. Зоол. журн., 49 (9): 1290—1297.
- Смирнова В. А. и Ибрашева С. И. 1967. Личинки трематод из пресноводных моллюсков Западного Казахстана. Тр. инст. зоол. АН КазССР, 27: 53—87.
- Шевченко Н. Н. и Барабашова В. М. 1960. Водные членистоногие как промежуточные хозяева гельминтов. Доповіді АН УССР, 11: 1555—1559.
- Шевченко Н. Н. и Вергун Г. И. 1961. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prosotocus confusus* Looss, 1894 (Looss, 1899). Helminthologia, 3 (1—4): 294—297.
- Хотеновский И. А. 1970. Трематоды семейства Pleurogenidae Looss, 1899. В кн.: Скрыбин К. И. Трематоды животных и человека, 24, изд. «Наука», М.: 199—204.
- Wisniewski L. W. 1958. Characterisation of the parasitofauna of an eutrophic lake. Acta parasitol. polonica, 6 (1): 1—64.

ON THE PROGENESIS OF THE TREMATODE PROSOTOCUS CONFUSUS (LOOSS, 1894)

M. G. Bajanov

S U M M A R Y

Dragonflies of the family *Aeschnidae* (*Aeschna grandis*, *A. cyanea*, *A. juncea*, *Anax imperator*) were found to be infected (invasion extensity 63.5%) with progenetic metacercariae of *Prosotocus confusus*. Observations were carried out in the lake Karagaily (Bashkiria, South Ural, USSR) where the definitive hosts of this trematode, members of the *Anura* order, are absent. Under experimental conditions metacercariae remain in the intestine of *Rana terrestris* not more than 24 hours. When placed in water they excrete eggs containing miracidiums. The intermediate host is the mollusk *Bithynia tentaculata*. Eggs of the parasite are spread over the water body mainly by birds eating up the infected dragonflies.