

УДК 576.895.122.2 : 591.34

© 1991

**РАЗВИТИЕ МЕТАЦЕРКАРИЙ *MICROPHALLUS PIRUM*  
(SYN. *LEVINSENIELLA SOMATERIA*)  
(TREMATODA: MICROPHALLIDAE)**

**К. В. Галактионов**

Описан морфогенез личинок гермафродитного поколения *M. pirum*, обнаруженных в моллюсках *Hydrobia ulvae* Белого моря. Свободные церкарии у этого вида отсутствуют, инцистированные метацеркарии достигают инвазионного состояния внутри дочерних спороцист. Прослежено развитие железистого аппарата, пищеварительной, выделительной и половой систем органов, начиная с эмбрионов церкарий и до стадии зрелой метацеркарии. Дискутируется вопрос о наличии у представителей рода *Microphallus* сумки цирруса.

Вид *Microphallus pirum* впервые описан Кулачковой (1958) на Белом море. Инцистированные метацеркарии были обнаружены в литоральных моллюсках *Hydrobia ulvae*. Мариты выращены при экспериментальном заражении птенцов обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*) инвазионными личинками. Подробные морфологические характеристики отдельных стадий развития этого вида в литературе отсутствовали. Дискуссионным оставался и вопрос о наличии в жизненном цикле *M. pirum* свободной церкарии. Все это побудило нас выполнить исследование, результаты которого представлены ниже.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Моллюски *Hydrobia ulvae*, зараженные *M. pirum*, были собраны в 1984, 1987 и 1988 гг. в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря. Развитие личинок гермафродитного поколения *M. pirum* изучали *in vivo* на влажных препаратах под микроскопом с фазово-контрастным устройством КФ-4. Часть материала была зафиксирована жидкостью Буэна и использована для приготовления серийных срезов (5 мкм). Последние окрашивались паральдегид-фуксином (Gotoji, 1950, модификация Gabe, 1966) паральдегид-тионином (Paget, 1969), альциановым синим (Mowry, 1956) и бромфеноловым синим, сулемовым методом (Пирс, 1966). Для освобождения метацеркарий из цисты пуховому птенцу полярной крачки (*Sterna paradisae*) были скормлены моллюски со зрелыми личинками. Птенец был вскрыт через 1 ч, и из переднего отдела тонкого кишечника в массе были извлечены активные эксцистировавшиеся личинки. Часть из них использовали для изучения *in vivo*, а часть зафиксировали 70-градусным этиловым спиртом под покровными стеклами. В дальнейшем из них изготовили тотальные препараты, окрашенные борным кармином. На этом материале проводили измерения метацеркарий. Для всех показателей рассчитывалась средняя арифметическая и ее ошибка ( $P \pm m_p$ ). В тексте при обозначении размеров через знак умножения первой всегда указывается длина, а второй — ширина. Все размеры даны в микрометрах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ природного заражения моллюсков. Обычно в зараженных *M. pirum* моллюсках *H. ulvae* обнаруживается большое число инцистированных метацеркарий. Цисты двуслойные и заключенные в них личинки находятся на стадии, соответствующей полностью сформированной метацеркарии микрофаллидных трематод. В некоторых моллюсках с такими личинками удалось найти и единичные тонкостенные спороцисты, в которых локализовались 1—2 более мелкие незрелые метацеркарии, покрытые тонкой однослойной цистой, и 3—8 неинцистированных личинок, находящихся на еще более ранних этапах формирования. Изучение их морфологии позволило идентифицировать их как молодые стадии развития *M. pirum*. Таким образом, был прослежен весь ход морфогенеза личинок гермафродитного поколения этого сосальщика. Установлено, что фаза свободной церкарии в его жизненном цикле отсутствует, а все развитие личинок протекает внутри дочерних спороцист. По мере роста личинок стенки спороцисты истончаются и вокруг зрелых инцистированных метацеркарий она обнаруживается в виде тонкой «мембраны». Последняя легко разрушается при вскрытии моллюска, цисты высыпаются, что и создает впечатление, будто они лежат в висцеральном мешке по отдельности. Видимо, это обстоятельство способствовало формированию ошибочных взглядов на жизненный цикл *M. pirum*. Считалось, что церкарии рассматриваемого вида активно покидают дочерние спороцисты и могут либо инцистироваться в том же моллюске, где локализируются партениты, либо внедряться в других гидробий (Зеликман, 1951; Кулачкова, 1958; Deblock, 1980).

Морфогенез церкарии. Наиболее ранние из исследованных нами эмбрионов овальной формы (рис. 1, *a—в*). На переднем конце зачаток ротовой присоски, на заднем — хвостовая почка. Зачаток брюшной присоски располагается примерно на расстоянии 2/3 от переднего конца тела зародыша. Все зачатки представлены плотными клеточными скоплениями, отграниченными от остальной клеточной массы тонкими мембранами. Пищеварительная система состоит из зачатков префаринкса, пищевода и ветвей кишечника. Они имеют вид клеточных тяжей, одетых тонкой пограничной мембраной. Вокруг передней части

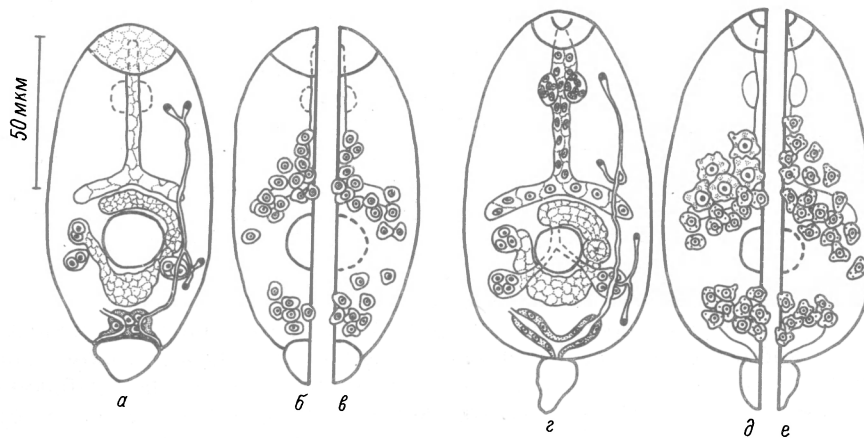


Рис. 1. Морфогенез церкарии *M. pirum*.

*a—в* — эмбрионы церкарий: *a* — общая схема строения; *б, в* — расположение зачатков цистогенных желез на вентральной (*б*) и дорсальной (*в*) сторонах; *г—е* — стадия морфогенеза, соответствующая зрелой церкарии микрофаллида с треххозяйным жизненным циклом: *г* — общая схема строения; *д, е* — расположение цистогенных желез I и II типов с вентральной (*д*) и дорсальной (*е*) сторон.

Fig. 1. The morphogenesis of *M. pirum* cercaria.

пищевода локализуется неправильное скопление мелких клеток — зачаток глотки.

Экскреторная формула  $2[(1+1) + (1+1)] = 8$ . Капилляры отсутствуют, а сами циртоциты попарно сближены, что указывает на только что завершившийся процесс их разделения. Главные собирательные каналы открываются наружу самостоятельными ekskреторными порами по бокам от зачатка хвоста. Вокруг дистальных отделов — главных собирательных каналов обнаруживаются крупные клетки с пузырьковидными ядрами — зачаток мочевого пузыря. Без привлечения данных электронной микроскопии невозможно определить природу этих клеток: они могут быть либо самостоятельными клеточными элементами, либо разросшимися цитонами клеток каналов выделительной системы (Галактионов, Добровольский, 1987; Малкова, Галактионов, 1989).

Вентрально и дорсально на уровне зачатков пищевода, ветвей кишечника и мочевого пузыря выявляются относительно крупные клетки с пузырьковидными ядрами — будущие железы (рис. 1, б, в). Половой зачаток представлен рыхлым скоплением мелких клеток в задней трети тела зародыша (рис. 1, а). Его передний участок в виде полукольца огибает с левой стороны зачаток брюшной присоски. Зачатки семенников и яичника обособлены и состоят из 1—2 крупных и нескольких мелких недифференцированных клеток.

У более развитых зародышей хвостовая почка несколько увеличивается в размерах и вытягивается в длину. Однако вскоре входящие в ее состав клетки морфобируются, и она отделяется от тела развивающейся личинки. Стадию морфогенеза, непосредственно предшествующую этому событию, мы приравниваем к зрелой свободноживущей церкарии микрофаллид с треххозяйным жизненным циклом. На этой стадии личинки *M. pirum* имеют четко обособленную ротовую присоску (рис. 1, г). Брюшная присоска недоразвита и представляет собой скопление хаотически расположенных клеток. Префаринкс утолщен, ветви кишечника образованы 4—6 крупными клетками. Зачаток глотки вполне обособлен и состоит из беспорядочно расположенных мелких клеток.

Железистые образования дифференцированы на два типа (рис. 1, д, е). Первый представлен 8—14 крупными клетками, локализующимися вентрально в районе ветвей кишечника и пищевода. Вокруг этих же отделов пищеварительной системы обнаруживаются более мелкие многочисленные железистые клетки второго типа. Последние образуют скопление и около ветвей мочевого пузыря. В железах обоих типов начинает накапливаться секрет. В клетках первого типа он тонковолокнистый, а второго — крупнозернистый.

Число циртоцитов в выделительной системе не изменяется, наблюдается лишь разрастание каналов и капилляров. Мочевой пузырь сформирован. Его общая полость образуется в результате резорбции стенок соприкасающихся участков сближенных дистальных отделов главных собирательных каналов, а неслившиеся участки последних становятся ветвями мочевого пузыря. Вначале мочевого пузыря открывается наружу двумя ekskреторными порами, которые затем сливаются и образуют общее ekskреторное отверстие.

Половой зачаток дифференцирован (рис. 1, г). Семявыносящие каналы и семяпровод наблюдаются как тяжи мелких клеток. В общем половом зачатке можно выделить несколько отделов: отдел, располагающийся перед брюшной присоской, представляет собой зачаток комплекса органов сумки цирруса, а слева от нее — зачаток полового атриума. От яичника берет начало плотное клеточное скопление — зачаток протоков женской половой системы, которое в виде дуги огибает сзади брюшную присоску.

Морфогенез мегацеркарии. Отбрасывание хвоста знаменует собой начало морфогенеза метацеркарии. Первые этапы этого процесса личинки проходят в неинцистированном состоянии. На стадии морфогенеза, непосредственно предшествующей инцистированию, они имеют практически полностью сформиро-

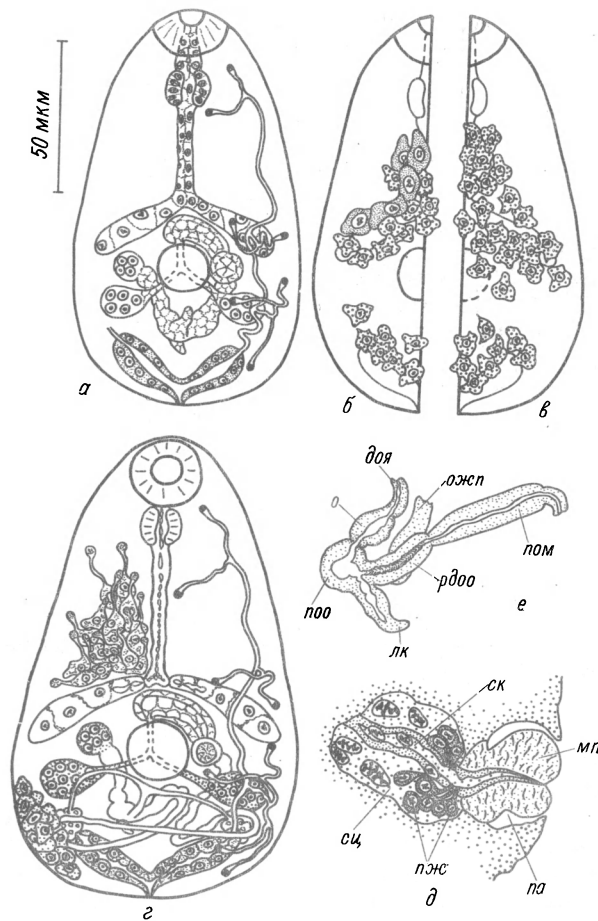


Рис. 2. Морфогенез метацеркарии *M. pirum*.

*a—в* — стадия, непосредственно предшествующая инцистированию: *a* — общая схема строения; *б, в* — расположение цистогенных желез I и II типов с вентральной (*б*) и дорсальной (*в*) сторон; *г* — метацеркария, извлеченная из цисты, на завершающих этапах морфогенеза; *д* — участок гистологического среза зрелой метацеркарии в районе полового атриума; *мл* — мужская папилла; *па* — половой атриум; *пж* — предстательные железы; *ск* — семяизвергательный канал; *сц* — сумка цирруса; *е* — схема строения оотипа и связанных с ним протоков женской половой системы у почти полностью сформированной метацеркарии; *доя* — дистальный отдел яйцевода, *лк* — лауреров канал, *о* — овиджектор, *ожп* — общий желточный проток, *пом* — проксимальный отдел матки, *поо* — проксимальный отдел оотипа, *рдоо* — ресничный дистальный отдел оотипа.

Fig. 2. The morphogenesis of *M. pirum* metacercaria.

ванные ротовую и брюшную присоски (рис. 2, *a*). Зачатки органов пищеварительной системы увеличены по сравнению с церкарией, но просветы в них еще не обнаруживаются. В зачатке глотки клеточные элементы располагаются упорядоченно. Железы обоих типов наполнены секретом (рис. 2, *б, в*), который окрашивается альциановым синим, паральдегид-фуксином, паральдегид-тионином и не дает специфической реакции с бромфеноловым синим. Интенсивность окрашивания секрета железистых образований I типа ниже, чем II. У только что инцистировавшихся метацеркарий оболочка цисты окрашивается так же, как и секрет описанных желез. Сами железистые клетки у таких личинок уже не выявляются. Это дает основание предположить, что накопленный ими секрет расходуется на образование первой оболочки цисты, а сами железы, таким образом, являются цистогенными.

В результате третьего деления циртоцитов их количество увеличивается до 16:  $2[(2+2) + (2+2)] = 16$ . Этот процесс начинается с передних циртоцитов и не всегда успевает завершиться до инцистирования метацеркарии. У таких личинок задние циртоциты зачастую остаются еще не разделившимися (рис. 2, а). Стенки мочевого пузыря утолщены и образованы крупными клетками с пузырьковидными ядрами. Они слабо окрашиваются паральдегидтионином, что позволяет допустить их секреторную активность.

Дальнейшие морфогенетические изменения затрагивают и органы половой системы. В зачатке сумки цирруса центральная масса клеток отделяется тонкой поперечной мембраной. Эта обособившаяся часть представляет собой зачаток семенного пузырька и семяизвергательного канала, а располагающиеся в несколько слоев по ее поверхности клетки — зачаток собственно сумки цирруса. Обособляется и центральная часть зачатка полового атриума, которая дифференцируется затем в мужскую папиллу. Значительно разрастается и дугообразный зачаток протоков женской половой системы. Его центральная часть представляет собой общий зачаток оотипа, общего желточного протока и лаурерова канала. Два последних обнаруживаются в виде выростов, причем зачаток лаурерова канала появляется первым. Участок дуги между зачатками оотипа и яичника — будущий яйцевод, а между зачатками оотипа и половым атриумом — матка.

Последующие этапы морфогенеза проходят у инцистированных метацеркарий. Личинки увеличиваются в размерах и изгибаются внутри цисты. Оболочка цисты утолщается и в ней образуется второй слой (у практически полностью сформированных метацеркарий). Нам не удалось выявить железистых образований, ответственных за нарастание стенки цисты. Возможно, в этом процессе участвует секрет, вырабатываемый клетками мочевого пузыря, как это имеет место у метацеркарий *Maritrema linguilla* (Benjamin, James, 1987).

В зачатках органов пищеварительной системы формируются просветы (рис. 2, в). Процесс этот начинается в префаринксе, зачастую у еще не инцистированных метацеркарий, захватывает затем пищевод и ветви кишечника. В последних первые просветы наблюдаются в районе бифуркации. Префаринкс постепенно перекрывается разрастающейся ротовой присоской. Вокруг задней части пищевода появляется группа мелких клеток — зачатки маритных желез I типа. Один из концов клеток вытягивается и формирует длинный узкий проток. В заднебоковых участках тела появляются и быстро увеличиваются в размерах клетки с большими пузырьковидными ядрами — зачатки маритных желез II типа. Выделительная формула в процессе дальнейшего развития метацеркарий не изменяется. Стенки мочевого пузыря утончаются только на завершающих этапах формирования личинок.

Увеличивается число клеток в зачатках гонад, начинаются процессы оо- и сперматогенеза. Значительно возрастает объем цитоплазмы клеток зачатка семенного пузырька. Постепенно они уплощаются и располагаются в один ряд вокруг образующейся в центральной части зачатка щелевидной полости. Несколько позже появляются просветы в семявыносящих канальцах, семяпроводе и семяизвергательном канале. Сумка цирруса практически не изменяется в ходе морфогенеза церкарии. Она представляет собой тонкостенный мешок, состоящий из уплощенных клеток вокруг семенного пузырька и семяизвергательного канала. В дистальном отделе сумки цирруса в виде скопления мелких клеток появляется зачаток простатических желез. Постепенно клетки приобретают характерную каплевидную форму, а их протоки открываются в семяизвергательный канал непосредственно перед его впадением в половой атриум (рис. 2, д). Клетки стенки последнего располагаются в один слой и также уплощаются. В зачатке мужской папиллы все клетки дифференцируются как миобласты.

Быстрыми темпами идет дифференциация протоков женской половой

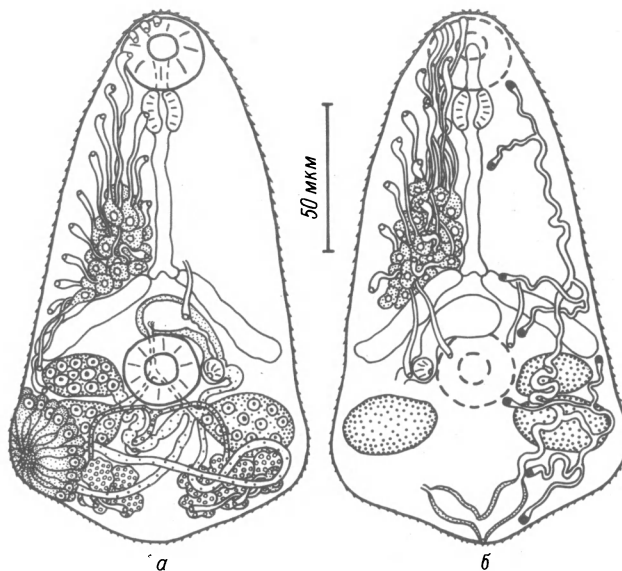


Рис. 3. Зрелая метацеркария *M. pirum*.  
 а, б — общая схема строения с вентральной (а) и дорсальной (б) сторон.

Fig. 3. Mature metacercaria of *M. pirum*.

системы, в которых постепенно возникают просветы (рис. 2, е). Дистальный отдел яйцевода перед впадением в оотип образует расширение — овиджектор (ovijector). Считается, что за счет сокращения стенок этого образования происходит проталкивание яйцеклетки в оотип (Cable, Hunninen, 1940). Оотип дифференцируется на два отдела. Проксимальный округлый, состоит из 3—5 крупных клеток. От него отходит лауреров канал. Дистальный отдел вытянут, на апикальной поверхности выстилающих его клеток появляются реснички. Начальный участок этого отдела оотипа принимает общий желточный проток, а концевой — переходит в матку. Последняя сначала идет вперед, затем резко поворачивает назад и образует в теле личинки две петли позади семенников (рис. 2, з). Проксимальный отдел матки расширен. Дистальный — метратерм — также расширяется перед впадением в половой атриум. Желточные фолликулы появляются на поздних этапах морфогенеза метацеркарий и располагаются позади зачатков семенников.

Зрелая метацеркария. Метацеркарии в цистах неподвижны, их передний конец подвернут на брюшную сторону, заднебоковые края тела частично загибаются в медианном направлении. В расправленном состоянии тело эксцистированной личинки имеет треугольную форму (рис. 3), его длина  $155 \pm 17.8$ ,  $126—185$ , ширина  $94 \pm 6.5$ ,  $89—104$ . Шипы покрывают все тело метацеркарии, но их размеры на заднем конце уменьшаются. Ротовая присоска (диаметр  $26 \pm 2.4$ ,  $23—27$ ) равна по размеру брюшной (диаметр  $26 \pm 1.5$ ,  $23—27$ ). Префаринкс не выражен, глотка овальная ( $13 \pm 1.3 \times 11 \pm 0.9$ ,  $11—14 \times 11—13$ ). Пищевод (длина  $32 \pm 11.5$ ,  $18—50$ ) на заднем конце раздвоен. От развилки пищевода берут начало ветви кишечника, которые расходятся под тупым углом и оканчиваются примерно на уровне середины брюшной присоски. Экскреторная формула  $2[(2+2) + (2+2)] = 16$ .

У метацеркарий обнаруживается два типа железистых образований. Железистые клетки 1 типа сосредоточены в паренхиме вокруг пищевода, а их

протоки пронизывают во всех направлениях локомоторный отдел тела личинки и открываются на его поверхности. На вентральной стороне поры желез образуют 4 ряда, расположенных симметрично относительно пищевода. Медианные насчитывают по 4—5 пар, латеральные по 10—12. Кроме того, 1—2 протока открываются около семенного пузырька и по 2—3 клетки располагаются в районе правой и левой групп желточных фолликул.

На дорсальной стороне тела можно дифференцировать 4 симметричных ряда, каждый из которых состоит из 5—7 пор. Помимо этого 1—2 протока открываются по бокам от брюшной присоски. 6—12 протоков дорсально огибают ротовую присоску и открываются по переднему краю ротового отверстия. Железистые образования II типа формируют парные железистые органы. Они занимают весь объем заднебоковых выростов тела личинки и открываются на их вершине. Базальные части желез, содержащие ядро, утолщены. Они глубоко вдаются в паренхиму и частично закрывают семенники и желточники.

Половая система полностью сформирована. Семенники неправильно-овальной формы и равны по величине ( $29 \pm 3.9 \times 18 \pm 2.8$ ,  $23 - 36 \times 14 - 23$ ). Их большая ось практически перпендикулярна оси тела. Семявыносящие каналцы и семяпровод короткие. На вентральной стенке семенного пузырька, около места впадения семяпровода, имеется пучок ресничек. Строение комплекса органов сумки цирруса описано выше. Мужская папилла маленькая (диаметр  $8 \pm 0.9$ , 7—9), ее диаметр относится к диаметру брюшной присоски как 1 к 3.

Яичник имеет неправильно-овальную форму, но меньше семенников ( $22 \pm 2.4 \times 16 \pm 2.6$ ,  $20 - 27 \times 13 - 20$ ). Он располагается сбоку от брюшной присоски впереди правого семенника. Оотип и связанные с ним протоки женской половой системы локализуются позади брюшной присоски. Их расположение и особенности морфологии описаны выше. Желточники лежат за семенниками двумя группами из 5—6 фолликул каждая. Протоки, отходящие от правой и левой групп, сливаются в общий желточный проток у заднего края брюшной присоски.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанный в настоящей работе морфогенез личинок *M. pirum* является как бы связующим звеном между аналогичными процессами у микрофаллид, имеющих в жизненном цикле фазу свободной церкарии, и у видов рода *Microphallus* группы «*pygmaeus*», метацеркарии которых созревают внутри дочерних спороцист, не инцистируясь. Сравнительный анализ этих морфогенезов будет дан нами в отдельном сообщении. Также специального рассмотрения требуют и многочисленные литературные материалы о жизненном цикле *M. pirum*, в связи с имеющимися в них противоречиями. Здесь лишь отметим, что особенности формирования систем органов, функционирующих на стадии мариты, сходны у микрофаллид с разными типами жизненных циклов. Отличия в основном касаются времени закладки и темпов развития, а также степени выраженности ряда личиночных ценогенезов: хвоста, стилета, железистых образований и т. п.

Необходимо остановиться на вопросе об организации мужской половой системы у представителей рода *Microphallus*. Считается, что сумка цирруса у них отсутствует (Белопольская, 1963; Deblock, 1971). Вышеприведенные материалы, а также ранее полученные нами данные по развитию метацеркарий *Microphallus* группы «*pygmaeus*» (Галактионов, 1980; Галактионов, Добровольский, 1987) показывают, что сумка цирруса у исследованных видов закладывается как отдел общего полового зачатка. Ее дальнейшее развитие сильно затормаживается, и у взрослых метацеркарий она представляет собой лишенный мускулатуры мешок, состоящий из 2—3 слоев уплощенных клеток. По-види-

тому, сумка цирруса имеется и у других видов *Microphallus*. Бигэ, Деблок и Капрон (Biget e. a, 1958) описали у *M. canchei* и *M. debuni* тонкую «мембрану», отделяющую простатические железы от паренхимы. В местах соприкосновения с «мембраной» железистые клетки уплощаются. На наш взгляд, описанные Бигэ и др. виды обладают такой же сумкой цирруса, как и изученные нами. Судя по приводимым в указанной работе рисункам, авторы ошибочно приняли стенки сумки цирруса за уплощенные простатические железы. Следует отметить, что сумка цирруса хорошо заметна при изучении живых метацеркарий и марит и на сериях гистологических срезов, тогда как на тотальных препаратах обнаружить ее очень трудно. Последнее обстоятельство, вероятно, и объясняет отсутствие в литературе описаний этого органа у представителей рода *Microphallus*.

#### Список литературы

- Белопольская М. М. Семейство Microphallidae Travassos, 1920 // Трёматоды животных и человека. Т. 21. М.: АН СССР, 1963. С. 259—502.
- Галактионов К. В. Партогенетические поколения трёматод семейства Microphallidae Travassos, 1920 (развитие, размножение, экология); Автореф. канд. дис. Л.: ЛГУ, 1980. 24 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Гермафродитное поколение трёматод. Л.: Наука, 1987. 193 с.
- Зеликман Э. А. К биологии личиночных стадий трёматод семейства Microphallidae // ДАН СССР. 1951. Т. 76, № 4. С. 613—616.
- Кулачкова В. Г. Эколого-фаунистический обзор паразитофауны обыкновенной гаги Кандалякского залива // Тр. Кандалякшк. гос. заповеди. Вологда: Вологод. книжн. изд-во, 1958. Вып. 1. С. 103—160.
- Малкова И. И., Галактионов К. В. Электронно-микроскопическое исследование выделительной системы микрофаллидных церкарий (Trematoda, Microphallidae) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 6. С. 511—517.
- Пирс Э. Гистохимия теоретическая и прикладная. М.: Мир, 1966. 962 с.
- Benjamin L. R., James B. L. The development of the metacercaria of *Maritrema linguilla* Jäg., 1908 (Digenea: Microphallidae) in the intermediate host, *Ligia oceanica* (L.) // Parasitology. 1987. Vol. 94, N 2. P. 221—231.
- Biguet J., Deblock S., Capron A. Contribution a la connaissance des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda). II. Description de deux especes nouvelles du genre *Microphallus* Ward, 1901 sens. nov. *M. debuni* et *M. canchei*, parasites intestinaux des Charadriiformes des cotes de France. Considerations sur quelques genres de la sous famille des Microphallidae Ward, 1901 et essai de clé diagnostique des especes du genre *Microphallus* Ward, 1901 // Ann. parasitol. hum. comp. 1958. T. 33, N 4. P. 397—444.
- Cable R. M., Hunninen A. V. Studies on the life history of *Spelotrema nicolli* (Trematoda: Microphallidae) with the description of a new Microphallid cercaria // Biol. Bull. 1940. Vol. 78. N 1. P. 136—157.
- Deblock S. Contribution à l'étude des Microphallidae Travassos, 1920. 24. Tentative de phylogenic et de taxonomie // Bull. Mus. Hist. nat. 1971. 3<sup>e</sup> ser., N 7. Zoologie 7. P. 353—468.
- Deblock S. Inventaire des trématodes larvaires parasites des mollusques Hydrobia (Prosobranches) des cotes de France // Parasitologia. 1980. Vol. 22, N 1—2. P. 1—105.
- Gabe M. Neurosecretion. N. Y.: Acad. Press, 1966. 783 p.
- Gomori G. Aldehyde fuchsin. A new stain for elastic tissue // Amer. J. Chem. Pathol. 1950. Vol. 11, N 1—2. P. 665—668.
- Mowry R. N. Alcian blue techniques for the histochemical study of acidic carbohydrates // J. Histochem. Cytochem. 1956. Vol. 4, P. 407—408.
- Page J. E. Aldehyde thionin: a stain having similar properties to aldehyde-fuchsin // Stain. Techn. 1959. Vol. 34, N 4. P. 223—226.



THE DEVELOPMENT OF MICROPHALLUS PIRUM (SYN. LEVINSENIELLA SOMATERIA)  
(TREMATODA: MICROPHALLIDAE)

K. V. Galaktionov

*Key words:* *Microphallus*, morphogenesis, cercaria, metacercaria, reproductive system

S U M M A R Y

The morphogenesis of *M. pirum* larvae of hermaphroditic generation, parasitic in the White Sea gastropods, *Hydrobia ulvae* has been described. The cercariae of this species have a rudimentary tail and are unable of active movement. The transition to metacercarial stage is marked by casting away the tail rudiment. At first young metacercariae swim easily within daughter sporocysts and then encyst. Bilayer cyst is formed both by the secret of cystogenic glands and probably of cells of excretory bladder walls. Two types of marita glands are installed in embryos of metacercariae after degeneration of cystogenic glands. The formation of excretory system is a result of the consecutive division of flame cells and of excretory canals. The excretory bladder lumen is formed by the junction of distal parts of main excretory canals. Its walls consist of large cells, which may be either the cytons of canal cells or be independent of the excretory system cells. The caecum primordium appears as cellular cords. Lumens within them are formed at later morphogenesis stages. The genital primordium is revealed as a friable accumulation of small cells in the hind third of cercaria embryo. Its fore part rounds as a semiring the ventral sucker primordium from the left side. Later the departments of genital primordium, situated before the ventral sucker, on the left of it and behind it are differentiated into a complex of organs of cirrus sac, genital atrium and ducts of female reproductive system, respectively. Testes and ovaries are installed independently of the genital primordium. The presence of cirrus sac in *Microphallus* metacercariae and maritae has been proved. It represents a thin-walled sac of flattened cells around the seminal vesicle and ejaculatory duct.

---