

УДК 576.895.121:595.143.7(282.256.8)

**К МОРФОЛОГИИ МЕТАЦЕСТОД РОДА *KOWALEWSKIUS* –
ПАРАЗИТОВ ПИЯВОК *ERPOBDELLA OCTOCULATA*
БАССЕЙНА КОЛЫМЫ**

© 2019 г. К. В. Регель*, Н. А. Поспехова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Портовая ул., 18, Магадан, 685000 Россия
* e-mail: kire@ibpn.ru

Поступила 11.07.2018 г.

После доработки 27.08.2018 г.

Принята к публикации 27.08.2018 г.

Обобщены оригинальные данные о встречаемости трёх видов метацестод у пиявок *Erpobdella octoculata* L. в озёрах Верхней Колымы. Приведено морфологическое описание двух видов метацестод рода *Kowalewskius* Yamaguti, 1959, локализованных в соединительной ткани хозяев.

Ранее высказанное предположение о сходстве метацестод *Kowalewskius* spp. с модификацией циклоцерк (или циклоцистицеркоид) не нашло подтверждения при исследовании их тонкой морфологии. Тем не менее, выявлен защитный барьер, который состоит из длинных микроворсинок хвостового придатка и окружает полностью сформированную метацестоду.

Ключевые слова: метацестода, *Kowalewskius*, морфология, ультраструктура, промежуточный хозяин, пиявка, *Erpobdella*, встречаемость, Верхняя Колыма, Магаданская область.

DOI: 10.1134/S0031184719020017

Метацестоды *Kowalewskius parvulus* (Kowalewski, 1904) Yamaguti, 1959 (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) – известные паразиты глоточных пиявок *Erpobdella octoculata* L. (Hirudinea: Erpobdellidae) в Европе, от ее западных до восточных границ (Joyeux, 1922; Soliman, 1955; Pike, 1968; Zajíček, Valenta, 1969; Баянов, Куссая, 1972; Гуров, Шапкин, 1972), а также *E. punctata* (Leidy) в Северной Америке (de Giusti, Kingston, 1962). Видовую принадлежность метацестод неоднократно подтверждали экспериментально – при скармливании зараженных пиявок опытным птенцам были получены зрелые цестоды *K. parvulus* (Joyeux, 1922; de Giusti, Kingston, 1962; Pike, 1968; Zajíček, Valenta, 1969; Баянов, Куссая, 1972). Более того, в опубликованных тезисах доклада американских авторов (de Giusti, Kingston, 1962) приведены краткие сведения о сроках развития метацестод в экспериментально зараженных пиявках, авторам удалось восстановить весь жизненный цикл *K. parvulus*.

Пайк (Pike, 1968) обнаружил у *E. octoculata* (из озера Линхейлин, Средний Уэльс, Англия), кроме *K. parvulus*, еще один вид метацестод – *Haploparaksis* (= *Wardium*) *cirrosa* (Krabbe, 1869). Обсуждая форму хоботковых крючков метацестод, изображенных Пай-

ком (Pike, 1968, fig. 2), Бондаренко и Контримавичус (2006) высказали сомнение в их таксономической принадлежности. Одновременно авторы отметили, что описанные Пайком метацестоды явно принадлежат одному из представителей сем. *Aploparaksidae*.

Исследование фауны метацестод хищных глоточных пиявок нами начаты в 2006 г. после находки в желудке налима *Lota lota* (L.), пойманного в старице р. Кулу (правый образующий приток Верхней Колымы), пищевого комка из полупереваренных пиявок *E. octoculata*. Компрессорное исследование этих естественно релаксированных пиявок позволило, ещё до вскрытия, обнаружить в них многочисленных метацестод *K. parvulus*. Одновременно в старице были пойманы единичные живые пиявки *E. octoculata*, одна из которых также была заражена метацестодами *K. parvulus*. Сборы пиявок продолжили в других водоемах бассейна Колымы, в результате в озерах Сеймчано-Буюндинской впадины были впервые обнаружены метацестоды близкого вида *K. formosus* (Dubinina, 1953) (Регель, 2010). Систематическому положению последнего вида и восстановлению самостоятельности рода *Kowalewskius* Yamaguti, 1959 посвящена отдельная публикация (Галкин, Регель, 2012).

Помимо метацестод *Kowalewskius* spp. в последнем районе у четырёх *E. octoculata* обнаружены аплопараксидные метацестоды, по-видимому, близкие «цистицеркоидам *H. cirrosa*», описанным Пайком (Pike, 1968) от пиявок Англии. Краткая характеристика метацестод, а также обсуждение их систематического положения представлены в недавнем сообщении (Регель, 2016). Предварительно, до получения дополнительных подтверждений, метацестод отнесли к виду *Aploparaksis shigini* Bondarenko, Kontrimavichus, 2006, специфичному паразиту речных чайковых птиц.

В настоящей статье обобщены сведения о встречаемости перечисленных выше видов у пиявок бассейна Верхней Колымы, а также приведено морфологическое описание метацестод рода *Kowalewskius*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовано более 370 пиявок *E. octoculata* из 13 водоемов бассейна Колымы (сборы 2006–2017 гг.) – в семи из них (в бассейне Верхней Колымы) обнаружены метацестоды трёх видов (табл. 1). В таблицу не включены отрицательные результаты вскрытий пиявок *E. octoculata* (от 1 до 21 экз.) из четырех озер бассейна Верхней Колымы и двух озер бассейна Нижней Колымы из окрестностей пос. Черского. Кроме того, небольшие выборки пиявок *Erpobdella* spp. собраны в конце мая 2014 г. и начале июня 2017 г. в окрестностях Санкт-Петербурга, в том числе в пруду парка г. Гатчина, где также обнаружены метацестоды *K. parvulus*.

Вскрытие пиявок и изучение извлеченных метацестод проводили в 0.6 % растворе NaCl. При полном вскрытии, удалив головной отдел, производили два латеральных надреза кожно-мышечной стенки задней части тела пиявок, отделяли брюшную половину от спинной и с помощью оптики выскивали на дне чашки Петри выпавших паразитов. Затем проводили осмотр поверхности средней кишки и толщи тела пиявок. В заключение делали соскоб мягких тканей (соединительной ткани) со стенок кожно-мышечного мешка. При обнаружении осевших на дно чашки Петри метацестод, все фрагменты пиявки просматривали компрессорно.

Частичное вскрытие пиявок (небольшой латеральный надрез в задней четверти на расстоянии 1 см от задней присоски) проводили для последующего скармливания зараженных пиявок птенцам чаек. Летом 2010–2012 и 2015–2017 гг. сделано несколько безуспешных попыток экспериментально подтвердить таксономическую принадлежность метацестод, предварительно определенных как *Aploparaksis shigini*. Однако трижды эти метацестоды были найдены в июне, до вылупления птенцов сизой чайки (*Larus canus* L.) – потенциального дефинитивного хозяина (или других чаек), а однажды – в сентябре. Напротив, в июле, при наличии птенцов для эксперимента, мы не обнаруживали в пиявках аплопараксидных метацестод. В результате в 2010 и 2012 гг. птенцам сизой чайки, в 2011 г. птенцу моевки (*Rissa tridactyla* L.), а в 2017 г. птенцу тихоокеанской чайки (*L. schistisagus* Steineger) скормили пиявок, зараженных метацестодами *K. formosus*. Но заражение чаек этим неспецифичным паразитом дало отрицательный результат.

Измерение и фотографии живых объектов и препаратов сделаны с использованием микроскопов Axio Imager. D1, Amplival, бинокюляра МБС-10 и фотоаппаратов Canon PowerShot A95, A1100 IS. После прижизненного изучения, часть извлеченных метацестод помещали в поливиниловый спирт или в среду Фора–Берлезе, часть фиксировали в 70° этаноле, а фрагменты тел зараженных пиявок – в Буэне. Из последних фиксаций изготовлены парафиновые срезы, окрашенные гематоксилин–эозином. Фрагменты соединительной ткани, содержащие живых метацестод *K. formosus*, а также отдельные метацестоды были зафиксированы в 2 % растворе глутарового альдегида на 0.1M фосфатном буфере, дофиксированы в 1 % растворе OsO₄ на 0.2M фосфатном буфере, окрашены в насыщенном растворе уранилацетата и залиты в смесь ЭПОН–Аралдит. Ультратонкие срезы (около 90 нм) контрастировали цитратом свинца, затем изучали в трансмиссионных электронных микроскопах JEM-1011 и JEM-1400Plus (JEOL, Япония).

Измерения в статье приведены в мм, если не указано иначе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Глоточные или малые ложноконские пиявки (Egrobdelellidae) в исследованных озерах Северного Приохотья, по-видимому, чрезвычайно редки. Лишь в одной пробе из озера низовья р. Гижига обнаружены единичные *E. octoculata*. Не многочисленны они и в большинстве исследованных нами водоемов бассейна Колымы, многие из которых ещё и труднодоступны. Относительно объемные выборки *E. octoculata* получены лишь из шести близлежащих озер в окрестности пос. Сеймчан (Среднеканский район Магаданской области, 500 км от Магадана). Результаты вскрытий представлены в табл. 1.

Обнаруженные нами места обитания пиявок *E. octoculata* сосредоточены в поймах рек. В настоящее время очаг заражения пиявок метацестодами *K. parvulus* (рис. 1) достоверно установлен только в старице среднего течения р. Кулу (Тенькинский район Магаданской области, 430 км от Магадана). Метацестоды *K. formosus* (рис. 2а–2ж; 3) встречены в трех озерах Сеймчано-Буюндинской впадины. В двух водоемах близ пос. Сеймчан («Лягушачье» и «Карьер») обнаружены метацестоды *Kowalewski* sp. на ранних стадиях сколекогенеза (до начала формирования хоботковых крючьев) (рис. 2а–2г), что не позволило определить их вид. Здесь следует отметить, что половозрелые цестоды обоих видов рода *Kowalewski* обнаружены в начале сентября

Таблица 1. Встречаемость метацистод *Kowalewskius* spp. и *Aploparaksis shigini* у пиявок *Erypbodella octoculata* в водоемах бассейна Верхней Колымы

Озера, координаты	Даты сборов	Вскрыто, экз.	Заражено метацистодами, экз. ($w \pm \%$) [ИИ]		
			<i>K. parvulus</i>	<i>K. formosus</i>	<i>A. shigini</i>
«Старица-Кулу» 61°52' N, 147°26' E	27.08.2006, 24.06.2014	23*	6** (26.1 ± 9.2) [40 – 136]	–	–
«Формоза», 62°33' N, 153°37' E	09.06.2010– 13.06.2012	9	–	2 [50; 78]	–
«Тайвань» 62°33' N, 153°36' E	10.06.2011	3	–	–	1 [41]
«Утиное» 62°49' N, 152°24' E	19.06.2009– 26.06.2017	140	–	4 (2.1 ± 1.2) [61 – 100]	2 (1.4 ± 1.0) [18; 20]
«Длинное» 62°48' N, 152°25' E	17.09.2011, 01.07.2015	22	–	–	1 (4.5 ± 4.4) [18]
«Лягушачье» 62°50' N, 152°24' E	13.06.2010, 15.06.2011, 26.06.2017	83	–	5 (6.0 ± 2.6) [23 – 100]	–
«Карьер» 62°54' N, 152°24' E	08.06.2016	29	1*** (1.5 ± 1.5) [с. 50]	1*** (3.4 ± 3.4) [более 14]	–

Примечание: * В том числе 15 полупереваренных пиявок из желудка налима и 3 живые пиявки от 27.08.2006 и 5 живых пиявок от 24.06.2014.

** Заражены 4 пиявки из желудка налима, и по одной живой из сборов 27.08.2006 и 24.06.2014.

*** Заражены метацистодами *Kowalewskius* sp. на стадии раннего сколекогенеза.

2009 г. у хлопунца хохлатой чернети (*Aythya fuligula* L.), добытого на одном из «сеймчанских» озер (оз. «Копыто», 62°51' N, 152°24' E – с отрицательным результатом вскрытий пиявок). Тогда же, на берегу озера Утиное был найден погибший птенец хохлатой чернети, из кишечника которого извлечены зрелые цестоды и многочисленные пакеты яиц *K. formosus* (рис. 2д), размер которых составил в среднем $0.396 \pm 0.047 \times 0.454 \pm 0.059$, т.е. был несколько меньше значения 0.601×0.470 , приведённого для *K. parvulus* (Pike, 1968). Находки зрелых цестод у нелетных хлопунцов позволяют считать группу «сеймчанских» озер потенциальным очагом заражения обоими видами рода *Kowalewskius*.

Метацистыды *Kowalewskius* spp. локализуются в задней трети тела пиявок вокруг кишки в толще соединительной (ботриоидной) ткани (рис. 1б, 1в, 1д; 3а–3в). Полностью сформированные (живые) метацистыды выглядят опалесцирующими овальными тельцами молочно-бирюзового цвета (рис. 3а). Они прочно «спаяны» с окружающими их элементами соединительной ткани пиявки. Прижизненное компрессорное исследование метацистод позволило предположить, что они снабжены дополнительной защитой оболочкой – тонкостенной наружной цистой (рис. 3г, стрелки). На гистологическом срезе (рис. 1д) видны две свободные от соединительной ткани хозяина «полости» – ниши, занятые цистами и оплетающими их хвостовыми придатками, причём эти полости имеют чётко выраженные границы. Очевидно, морфогенез метацистод

Таблица 2. Размеры метацистод *Kowalewskius parvulus* и *K. formosus*

Показатель	<i>K. parvulus</i>				<i>K. formosus</i>
	Joyeux, 1922	Pike, 1968 ¹	Баянов, Кусая, 1972	Наши данные	Наши данные
Длина цисты	0.220*	0.278–0.313 (0.292)	0.260–0.340	0.256–0.300 (0.274 ± 0.01)	0.281–0.371 (0.323 ± 0.011)
Ширина цисты	0.198*	0.244–0.278 (0.264)	0.200–0.300	0.192–0.255 (0.232 ± 0.017)	0.211–0.299 (0.263 ± 0.013)
Длина / диаметр хвостового придатка	– / 0.020–0.070*	0.348–1.175 / 0.010–0.124* (0.638 / –)	1.120 / –	До 1.250 / 0.020–0.170	До 1.903 / 0.020–0.150
Толщина стенки цисты	0.012– –0.015*	0.017–0.031 (0.025)	0.020	0.010–0.031 (0.017)	0.020–0.044
Длина крючьев хоботка	0.038– –0.039	0.038–0.039	0.039–0.044	0.036–0.040	0.037–0.042
Длина лезвия	–	–	0.008–0.009	0.008–0.009	0.007–0.008

Примечание: *Помечены размеры, внесенные нами, согласно масштабу на рисунках авторов (Joyeux, 1922, fig. 1; Pike, 1968, fig. 4).

¹ В таблицу включены лимиты размеров живых метацистод и (в скобках) среднее значение, хотя автор (Pike, 1968) в своей работе привёл также параметры фиксированного материала.

сопровождается формированием некоего защитного барьера – аналога неклеточной наружной цисты. Препарирование и извлечение метацистод из тканей пиявки приводит к разрушению не только этой наружной оболочки (барьера), но часто и хвостового придатка, оплетающего цисту. Исключительно редко хвостовой придаток сохранял целостность (рис. 3д).

Метацистоды *K. parvulus*, извлечённые из первой полупереваренной пиявки (из желудка налима), были полностью лишены хвостовых придатков (рис. 1а). У большинства особей произошло частичное или полное отслоение наружного слоя стенки цисты (вероятно, гликокаликса или «гиалинового» слоя, в терминах световой микроскопии). Остальные слои стенки цисты (тегумент, наружный фиброзный, клеточный, внутренний фиброзный) плотно облегли перспективное тело.

Помимо завершивших морфогенез метацистод *K. parvulus* в одной пиявке из желудка налима (после просветления её тела в поливиниле) выявлены три особи на стадии позднего сколексогенеза с развивающимися хоботковыми крючьями (рис. 1е). Полностью сформированные метацистоды *K. parvulus* из живых пиявок (рис. 1б–1г) имели характерные для вида крючья хоботка с широким корневым отростком 0.0045–0.005 × 0.004–0.005 и уплощенным концом рукоятки (рис. 1ж). Размеры метацистод *Kowalewskius* spp. по литературным и нашим данным сведены в табл. 2.

Метацистоды *Kowalewskius* sp. на стадии раннего сколексогенеза встречены дважды, здесь приведем их описание по первой находке (из пиявки, пойманной в оз. «Лягушачье» 13.06.2010 и вскрытой 20.06.2010). Общая длина метацистод, очевидно, одного возраста (без учета хвостового придатка) варьирует от 0.266 до 0.843 (рис. 2а–2г).

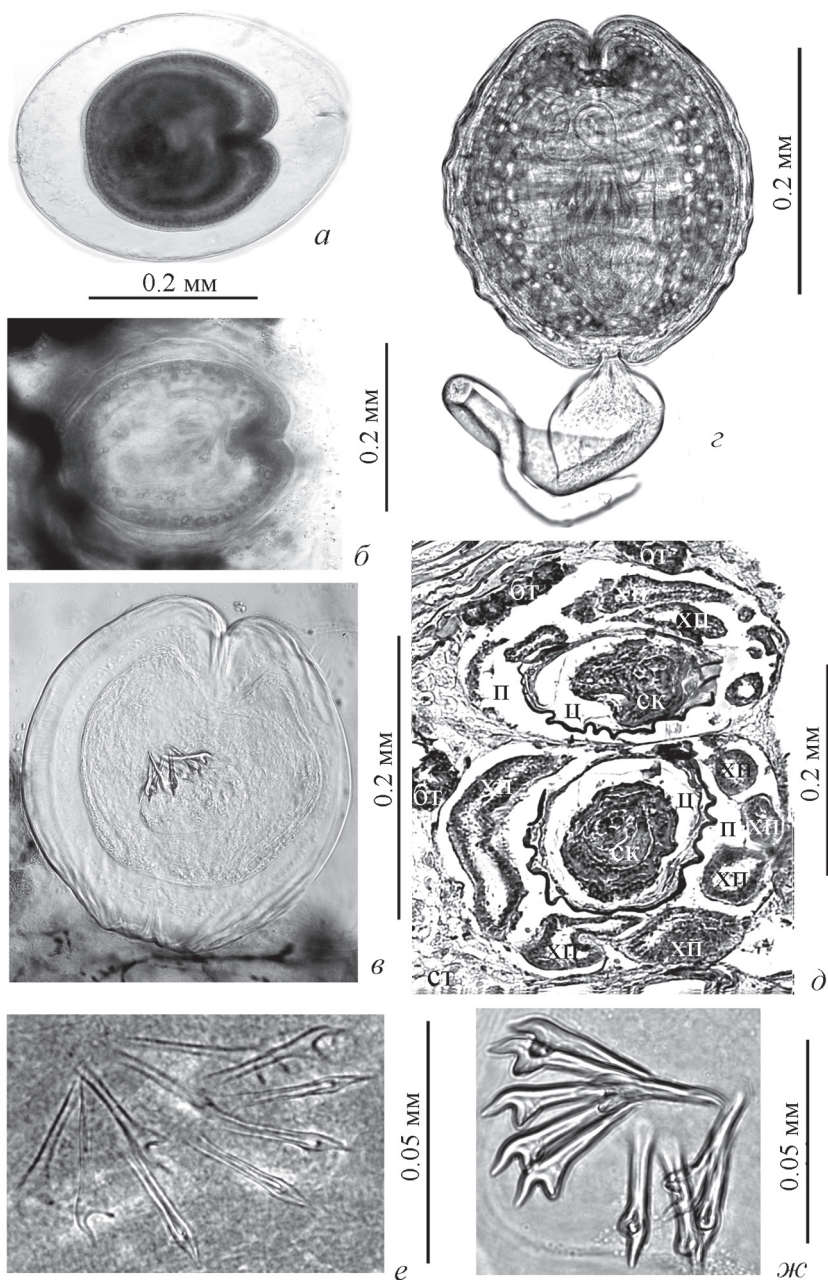


Рис. 1. Метацисты *Kowalewskius parvulus*.

а – из полупереваренной пиявки, *б* – в ткани пиявки, *в* – в поливиниле, *г* – извлечённая из тканей пиявки, *д* – гистологический срез тела пиявки с двумя метацистами, *е* – не завершившие развитие крючья на стадии позднего сколекогенеза, *ж* – сформированные хоботковые крючья.

Обозначения: бт – ботрионидная ткань, п – полость с метацистами, ск – сколекс, ст – соединительная ткань, хп – хвостовой придаток, ц – циста.

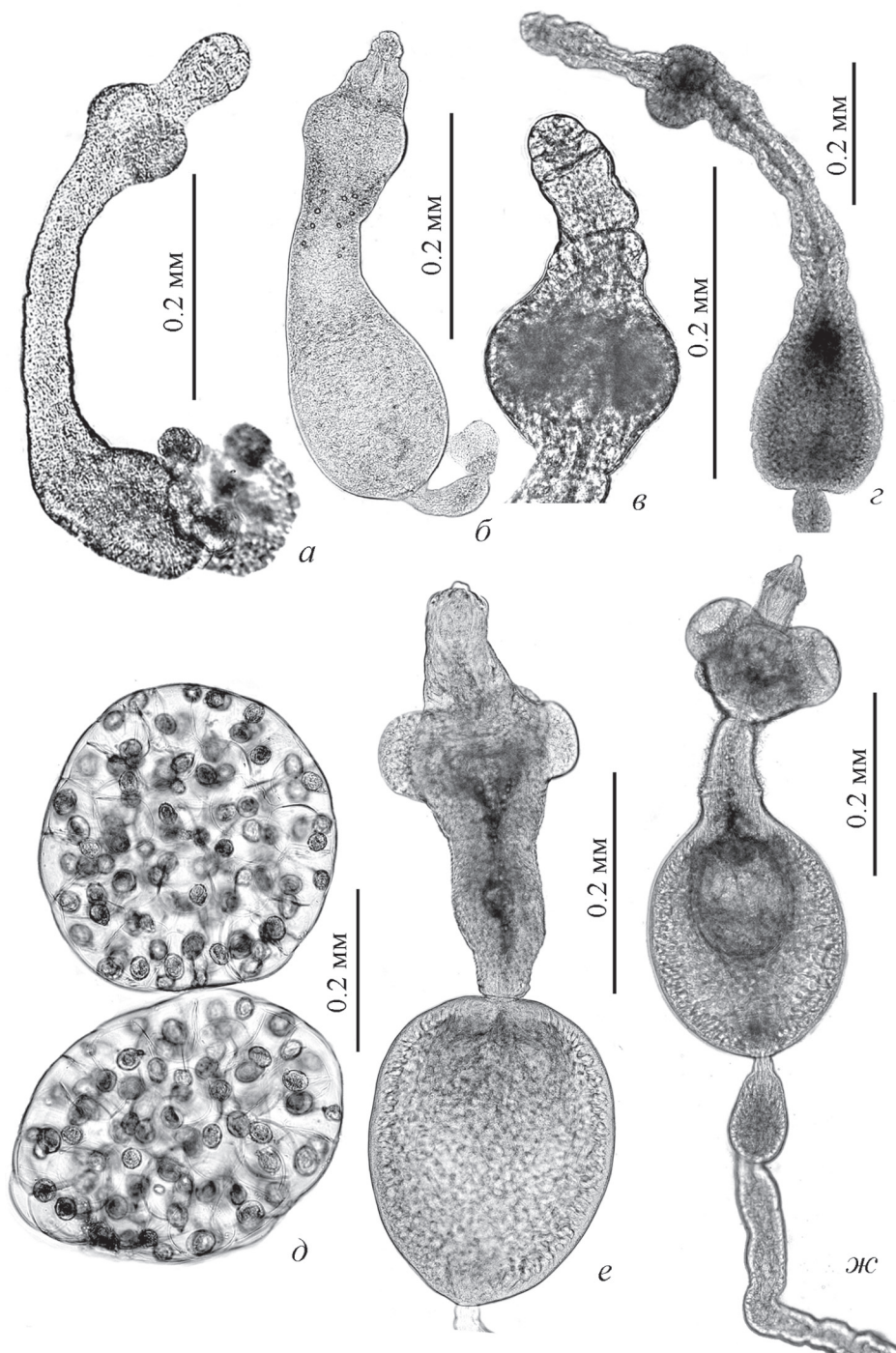


Рис. 2. Метацисты *Kowalewskius* sp. на стадии раннего сколексогенеза (а – г); пакеты яиц (д) и метацисты *K. formosus* на стадии позднего сколексогенеза и перед инцистированием (е–ж).

Размер будущей цисты у самой мелкой особи 0.130×0.082 , крупной – 0.280×0.205 . Длина проспективного отдела также варьирует в больших пределах (0.140 – 0.564). Диаметр шейки 0.043 – 0.060 , в ней заметны первые известковые тельца. Ширина сколекса 0.092 – 0.127 , диаметр присосок 0.046 – 0.075 . Хоботок нередко превышает длину сколекса, его диаметр в средней части 0.040 – 0.055 , в апикальной части уже намечена борозда, зона формирования зачатков хоботковых крючьев (рис. 2в).

Единичные метацестоды *K. formosus* на стадии позднего сколексогенеза и инвагинации (рис. 2е, 2ж) были обнаружены (в пиявке, пойманной в оз. «Формоза» 9.06.2010, вскрытой 15.06.2010) среди многочисленных особей, недавно завершивших инцистирование (рис. 3е, 3ж). Параметры метацестод на стадии позднего сколексогенеза (рис. 2е) и в процессе инвагинации (рис. 2ж), соответственно: длина (без учета хвостового придатка) 0.556 и 0.551 , размер цисты 0.279×0.213 и 0.286×0.218 , длина проспективной части 0.377 и 0.265 , диаметр шейки 0.047 – 0.084 , сколекса – 0.170 и 0.176 , присосок – 0.070 – 0.075 и 0.078 – 0.081 , хоботка – 0.056 – 0.075 и 0.039 – 0.047 . Длина поврежденного хвостового придатка превышает 0.5 , в проксимальной части его ширина 0.064 – 0.065 , в самой узкой – 0.028 . Метацестоды из этой же пиявки, по-видимому, недавно завершившие инцистирование (рис. 3е, 3ж) отличались прозрачностью и гладкими стенками цисты. По мере «дозревания» и сокращения мышечных волокон стенки цисты, ее поверхность становится ребристой (рис. 3в, 3з). Стенка цисты образована пятью хорошо выраженными слоями общей толщиной от 0.020 до 0.044 . Толщина пристеночной части шейки 0.008 – 0.022 , ширина сколекса 0.138 – 0.185 , хоботка 0.030 – 0.072 , хоботкового влагалища 0.070 – 0.085 , диаметр присосок 0.070 – 0.080 . Длина хоботковых крючьев (см. табл. 2) варьирует в больших пределах, чем отмечено у взрослых цестод. По форме крючья *K. formosus* (рис. 3з–3и) более стройные (изящные), чем у *K. parvulus* (рис. 1е). При сходной длине крючка и лезвия они отличаются меньшим размером корневого отростка (0.003×0.0025 – 0.003).

Электронно-микроскопическое изучение метацестод *K. formosus* в ткани хозяина и свободных метацестод позволило более подробно ознакомиться с их морфологией и паразито-хозяйинными отношениями на клеточном уровне. Ультраструктура стенки цисты *K. formosus* (рис. 4а–4в) демонстрирует следующие особенности: поверхностная цитоплазма тегумента цисты толщиной 1 – 1.5 мкм заполнена отложениями плотного материала. В области заднего полюса наблюдается постепенная замена плотной поверхностной цитоплазмы на более рыхлую, несущую микроворсинки, цитоплазму, которая покрывает отходящий от заднего полюса хвостовой придаток.

Под базальной пластинкой тегумента цисты располагаются фиброзные слои (наружный – кольцевой и внутренний – продольный), в которых заключены мышечные волокна той же ориентации. Характерные выступы (рёбра) наружной поверхности цисты сформированной метацестоды (рис. 4а, 4б) образованы именно этими фиброзно-мышечными слоями, тогда как подлежащие слои имеют примерно равную толщину, сужаясь только возле полюсов цисты. В клеточном слое наиболее заметны мышечные клетки, у которых основная часть цитоплазмы заполнена расширенными профилями гранулярного эндоплазматического ретикулюма (ГЭР), а также цитоны тегумента. Глубже располагаются экскреторные каналы и известковые тельца, более многочисленные в области полюсов. Экскреторные каналы у заднего полюса впадают в экскреторный атриум. Хорошо развитый т.н. псевдомиелиновый слой, образованный отростками

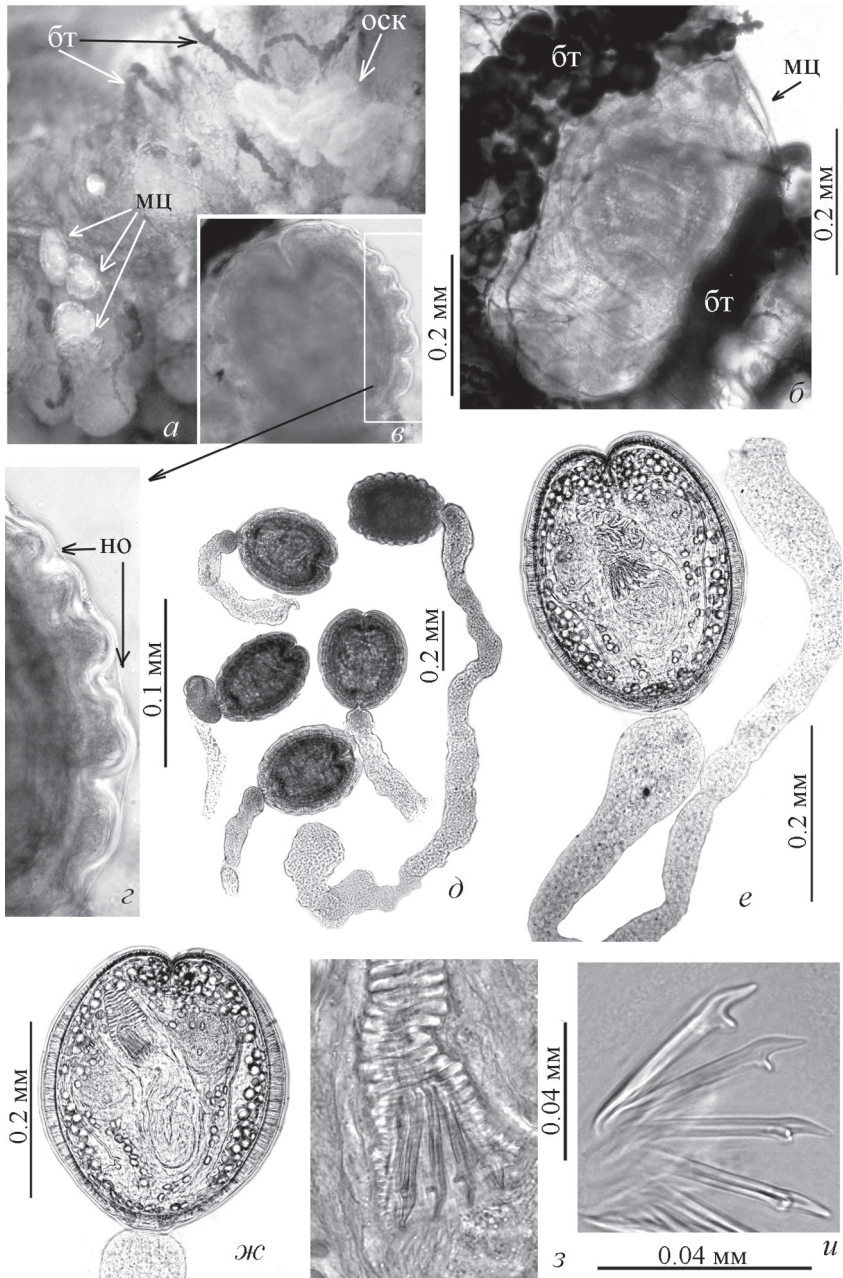


Рис. 3. Полностью сформированные метацестоды *Kowalewskius formosus*.

а – на брюшной стенке тела пиявки; *б* – в ткани пиявки; *в, г* – ребристая стенка цисты; *д* – извлеченные из ткани пиявки; *е, ж* – очевидно, недавно инцистированные; *з* – хоботковые крючья живой метацестоды; *и* – они же в поливиниле.

Обозначения: бт – ботриодная ткань (стрелки), мц – метацестоды (стрелки), но – наружная оболочка (стрелки), оск – остаток стенки кишки (стрелка).

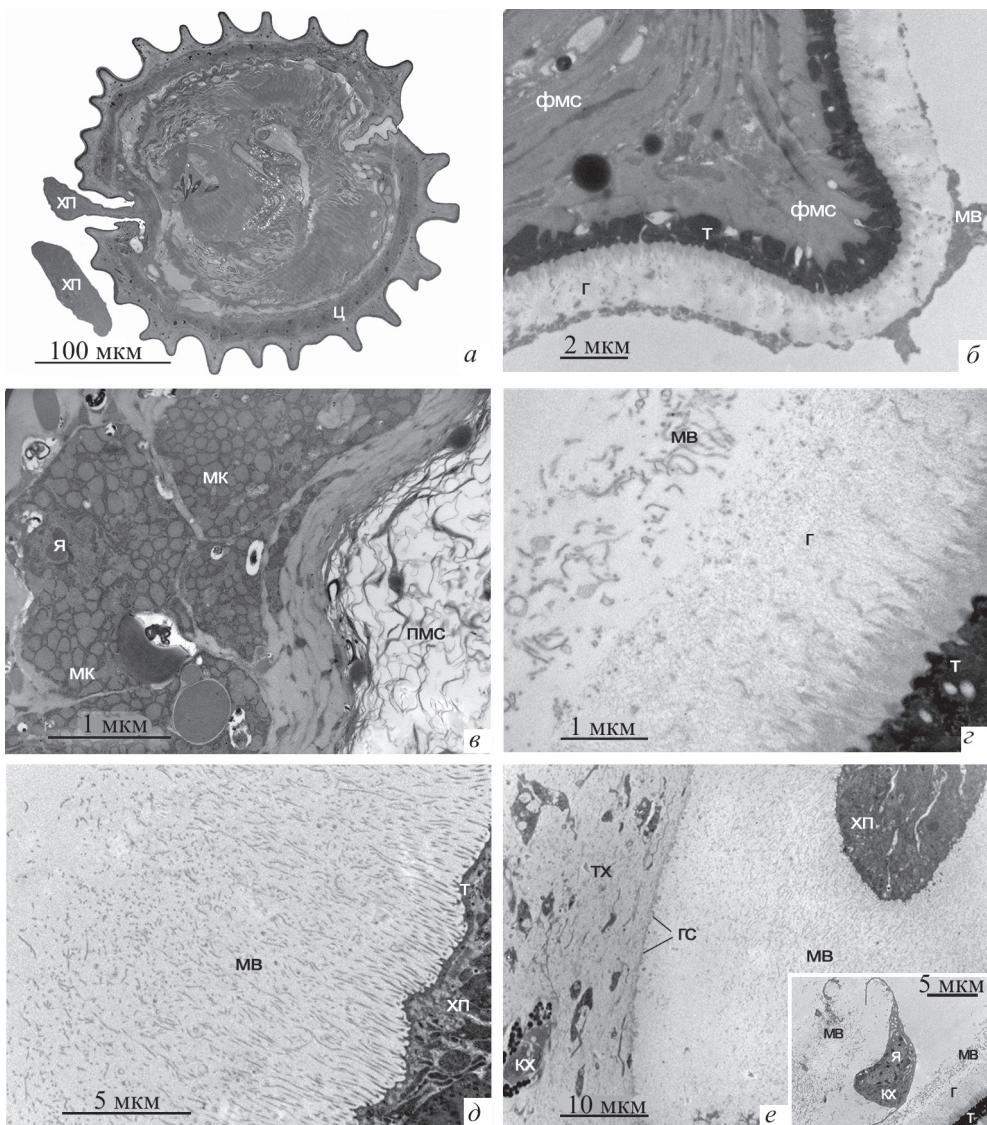


Рис. 4. Тонкая морфология метацисты *K. formosus*.

а – продольный срез цисты и фрагмента хвостового придатка, *б* – выступ наружной поверхности цисты, *в* – клеточный и псевдомиелиновый слои стенки цисты; *г* – гликокаликс цисты, *д* – микроворсинки хвостового придатка, *е* – фрагмент полости с метацистой в тканях хозяина, на врезке – клетка хозяина возле цисты.

Обозначения: г – гликокаликс, гс – гранулярный слой, кх – клетка хозяина, мв – микроворсинки хвостового придатка, МК – мышечная клетка, пмс – псевдомиелиновый слой цисты, т – тегумент цисты и хвостового придатка, тх – ткань хозяина, фмс – фиброзно-мышечный слой цисты, хп – хвостовой придаток, я – ядро.

клеток, ограничивает внутреннюю поверхность стенки цисты (рис. 4в) и отделяет её от пристеночной части инвагинированной шейки, выстилающей внутреннюю полость, занятую сколексом с присосками и втянутым хоботком. Шейка и сколекс покрыты тегументом с микротрихиями; тегумент присосок несёт конусовидные микротрихии, более крупные по сравнению с таковыми остальной части тегумента сколекса.

Гликокаликс тегумента цисты имеет толщину около 3 мкм и характерную сетчатую структуру, т.е. состоит из переплетённых фибрилл, более плотных у поверхности тегумента (рис. 4з). Наружный слой гликокаликса менее плотен; по его наружной границе нередки везикулы и фрагменты микроворсинок хвостового придатка. Последний образован цитонами тегумента и мышечными клетками; их сократительная часть располагается под дистальной цитоплазмой в виде коротких тяжёлых небольшого сечения. У заднего полюса метацестоды микроворсинки хвостового придатка имеют небольшую длину, на некотором удалении она превышает 10 мкм (рис. 4д).

При анализе срезов ботриодной ткани хозяина, содержащей цистицеркоиды *K. formosus*, обращает на себя внимание следующее обстоятельство: в полостях с метацестодами почти не отмечено участков, свободных от микроворсинок. Создаётся впечатление, что именно микроворсинки определяют размеры зоны, в которой лежит циста с хвостовым придатком. Граница этой зоны и тканей хозяина на срезах имеет вид тонкого (0.2–0.3 мкм) слоя гранулярного материала и везикул (рис. 4е), оконтуривающего рыхлую соединительную ткань хозяина, в которой располагаются иммунокомпетентные и ботриодные клетки пиявки. В редких случаях, при повреждении этого барьера, регистрируется проникновение клеток хозяина в полость, занятую метацестодой, но они всегда задерживаются у наружной поверхности гликокаликса цисты (рис. 4е, врезка). При этом наблюдаются адгезия микроворсинок на поверхности клеток хозяина, а также фрагменты микроворсинок в фагоцитарных вакуолях клеток хозяина.

ОБСУЖДЕНИЕ

Большинство исследователей паразитов пиявок признавали их промежуточными хозяевами метацестод *K. parvulus* (Joyeux, 1922; Soliman, 1955; de Giusti, Kingston, 1962; Pike, 1968; Баянов, Кусая, 1972; Гуров, Шапкин, 1972). В отличие от перечисленных авторов, чешские гельминтологи (Zajíček, Valenta, 1969) отводят пиявкам в жизненном цикле *K. parvulus* иную роль. Авторы нашли в желудках двадцати восьми (из 542) пиявок *E. octoculata* по 3–6 метацестод, лишенных хвостового придатка и лежащих свободно в «мембранных цистах, либо без них». Не получив положительного результата при экспериментальном заражении пиявок пакетами яиц *K. parvulus*, они пришли к выводу о «резервуарном» статусе этого хозяина. Баянов и Кусая (1972) критикуют чешских авторов, отмечая обнаружение метацестод не в кишке, а в «паренхиме» пиявок по всему телу. Мы уже высказывали предположение, что находка метацестод в кишечнике пиявки возможна при каннибализме (Регель, 2010) (однако трудно представить, что все 28 пиявок заразились таким путем). Здесь следует отметить внешнее сходство метацестод *K. parvulus* на рисунке чешских авторов (Zajíček, Valenta, 1969, fig. 2) и на нашей фотографии (рис. 1 а), где представлена ларвоциста (из полупереваренных в желудке налима пиявок) с отделившимся наружным слоем стенки цисты. Возможно, чешские авторы вскрывали пиявок после длительной анестезии (или уже мертвых). У таких

червей целостность тканей нарушается, так что при любом нажатии на тело пиявки часть паразитов может переместиться в просвет кишки (желудка).

Расположение хвостового придатка, плотно окружающего цисту (эндоцисту), создает впечатление, что развитие личинки проходит под защитой тонкой неклеточной «экзоцисты», то есть метацестоды напоминают по форме морфологический тип цистицеркоида – циклоцерк (Котельников, 1971). Постэмбриональное развитие последних метацестод проходит под защитой неклеточной наружной оболочки в полости тела ракообразных. Данная модификация цистицеркоида характерна для представителей рода *Fimbriaria* и типичного подрода *Microsomacanthus*. Линейный рост цистицеркоида на стадии метамеры и сколексогенеза, скованный сферической наружной цистой, сопряжен с цикличной укладкой проспективного отдела (сколекса и шейки), эндоцисты и хвостового придатка. После инвагинации шейки и втягивания сколекса внутренняя циста остается оплетенной хвостовым придатком (размер которого зависит от интенсивности инвазии промежуточного хозяина – максимальной длины хвостовой придаток достигает при низкой интенсивности инвазии) (Регель, 1986). При аккуратном вскрытии рачков в физиологическом растворе циклоцерки (или циклоцистицеркоиды) сохраняют целостность неклеточной наружной оболочки (экзоцисты).

Однако изучение тонкой морфологии метацестод *K. formosus* не выявило существования у них такой «экзоцисты», хотя и позволило установить существование тонкого гранулярного слоя, ограничивающего соединительную ткань хозяина (Поспехова, Регель, 2013). Происхождение гранулярного слоя при изучении спонтанно заражённых пиявок остаётся неясным. Предположим, метацестоды рода *Kowalewskius* близки морфологической модификации циклоцерк, что вполне вероятно, учитывая характерное расположение хвостового придатка, обвивающего эндоцисту. Тогда уже в процессе проникновения через стенку кишечника хозяина они должны сформировать тонкую неклеточную оболочку, под защитой которой будет происходить морфогенез метацестоды хотя бы на ранних стадиях – до формирования эндоцисты и хвостового придатка (Краснощеков, Томиловская, 1978; Краснощеков, 1980). В дальнейшем, когда защитные функции берут на себя длинные микроворсинки хвостового придатка, наружная неклеточная оболочка либо исчезает, либо становится плохо различимой, прилегая к тканям хозяина. С целью подтверждения либо опровержения принадлежности метацестод *Kowalewskius* к модификации циклоцерк необходимо либо экспериментальное заражение, либо новая находка пиявок с метацестодами на ранних стадиях лярвогенеза для последующего электронно-микроскопического изучения.

Клеточные реакции организма на чужеродные объекты среди Annelida были изучены, в основном, на примере олигохет, тогда как пиявки стали объектами наблюдения относительно недавно (De Eguileor et al., 2000), причём в качестве объекта использовались медицинские пиявки, имеющие другой тип питания. Из наблюдений этих авторов следует, что паразиты в организме медицинской пиявки инкапсулируются путём отложения на их поверхности меланина. В случае *E. octoculata* отложения тёмного материала (возможно, меланина) изредка отмечали на поверхности метацеркарий, тогда как поверхность метацестод была от них свободна.

Итак, география встречаемости метацестод у глоточных пиявок рода *Erpobdella* расширена и ныне включает бассейн верхнего течения реки Колыма на северо-востоке Азии. Очевидно, при наличии интереса к подобным исследованиям, очаги инвазии

(и, возможно, иные виды метацестод) будут обнаружены у хищных пиявок и в других регионах Евразии (например, в Западной Сибири, типовом месте нахождения взрослых цестод *K. formosus*). Одновременно надеемся, будет решён и вопрос, какой барьер защищает ранние стадии развития метацестод *Kowalewskius* spp. (до дифференциации хвостового придатка) от реакций тканей хозяина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотруднице института Кусенко К.В. за помощь в изготовлении гистологических препаратов, а также рецензентам статьи за конструктивный и доброжелательный отзыв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баянов М.Г., Кусая Н.А. 1972. Пиявки в Башкирии как промежуточные хозяева гельминтов птиц. Труды Башкирского сельскохозяйственного института. Уфа, т. 17, с. 33–45.
- Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л. 2006. Аплопаракиды диких и домашних птиц. Основы цестодологии, т. 14. М., Наука, 443 с.
- Галкин А.К., Регель К.В. 2012. О систематическом положении *Hymenolepis formosa* Dubinina, 1953 и о валидности рода *Kowalewskius* Yamaguti, 1959. В кн.: Проблемы цестодологии, вып. 4, СПб, «ЭЛМОП», с. 35–47.
- Гуров В.Н., Шапкин В.А. 1972. О спонтанном заражении пиявок личинками гельминтов в Башкирии. Материалы научных исследований членов Всесоюзного общества гельминтологов, 1970–1971 гг., М., т. 24, с. 45–46.
- Котельников Г.А. 1971. Типология личиночных форм у цестод семейства гименолепидид. Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов, М., т. 22, с. 116–126.
- Краснощеков Г. П. 1980. Церкомер – личиночный орган цестод. Журнал общей биологии 41 (4): 615–627.
- Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. 1978. Морфология и развитие цистцеркоидов *Paricterotaenia porosa* (Cestoda: Dilepididae). Паразитология 12 (2): 108–115.
- Поспехова Н.А., Регель К.В. 2013. Ультраструктура метацестоды *Kowalewskius formosus* (Dubinina, 1953) Regel, 2010 (Hymenolepididae) в промежуточном хозяине. Чтения памяти академика К.В. Симакова: Материалы докладов Всероссийской научной конференции. Магадан, СВНЦ ДВО РАН, с. 160–162.
- Регель К.В. 1986. Развитие лярвоцист типа циклоцерк. Паразитология 20 (3): 188–194.
- Регель К.В. 2010. Пиявки *Erpobdella octoculata* L. – промежуточные хозяева метацестод *Kowalewskius parvula* (Kowalewski, 1904) и *Kowalewskius formosa* (Dubinina, 1953) comb. nov. в бассейне Колымы. В кн.: Паразиты Голарктики. Материалы Международного симпозиума. Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН, т. 2, с. 70–73.
- Регель К.В. 2016. О таксономическом положении аплопараксидных метацестод, обнаруженных у пиявок *Erpobdella octoculata* в бассейне Верхней Колымы. Труды Центра паразитологии. Т. XLIX: материалы Международной научной конференции «Фауна и экология паразитов», М., с. 121–123.
- De Eguileor M., Grimaldi A., Tettamanti G., Valvassori R., Lanzavecchia G. 2000. Different types of response to foreign antigens by leech leukocytes. Tissue & Cell 32: 40–48. <https://doi.org/10.1054/tice.1999.0085>
- De Giusti D. L., Kingston N. 1962. A preliminary account of the life cycle of *Kowalewskius parvula* (Kowalewski, 1904; Yamaguti, 1959). Cestoda: Hymenolepididae. American Zoologist 2 (4): 517. (Abstr.)
- Joyeux C. 1922. Recherches sur les ténias des Anseriformes. Développement larvaire d'*Hymenolepis parvulus* Kow. chez *Erpobdella octoculata* (L.) (Hirudinée). Bulletin de la Société de pathologie exotique 15 (1): 46–51.
- Soliman K.N. 1955. Observations on some Helminth Parasites from Ducks in Southern England. Journal of Helminthology 29 (1/2): 17–26.
- Pike A.W. 1968. Notes on some Cysticercoids from Pulmonate Molluscs and Leeches in British Freshwaters. Journal of Helminthology 42 (1/2): 131–138.
- Zajíček D., Valenta Z. 1969. *Erpobdella octoculata* L. (Hirudinea), the reservoir host of *Microsomacanthus parvulus* (Kowalewski, 1904) in Czechoslovakia. Věstník Československé společnosti zoologické (and Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovaciae) 33 (3): 272–277.

ON THE MORPHOLOGY OF METACESTODES OF THE GENUS
KOWALEWSKIUS – PARASITES OF THE LEECHES *ERPOBDELLA OCTOCULATA*
FROM THE KOLYMA RIVER BASIN

K. V. Regel, N. A. Pospekhova

Key words: metacestode, Kowalewskius, morphology, ultrastructure, intermediate host, leech, Erpobdella, occurrence, Upper Kolyma, Magadan region.

S U M M A R Y

The original data on the occurrence of three metacestode species in the leeches *Erpobdella octoculata* L. from the lakes of the Upper Kolyma River are summarized. Morphological description of two metacestodes of the genus *Kowalewskius* Yamaguti, 1959, localized in the connective tissue of the host, is given.

The previously suggested assumption on the similarity of the metacestodes of *Kowalewskius* spp. and the modification of the cyclocercus (or cyclocysticercoid) was not confirmed by the study of their fine morphology. Nevertheless, a protective barrier was discovered, consisting of long microvilli of the tail appendage surrounding the fully formed metacestode.