

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологических проблем Севера
Дальневосточного отделения
Российской академии наук

На правах рукописи

Давыденко Татьяна Владимировна

**ТКАНЕВАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ ЗАЩИТНЫХ СТРУКТУР СКРЕБНЯ
ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS (PALAEACANTHOCEPHALA, ECHINORHYNCHIDAE)**

1.5.17. Паразитология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Никишин В.П.

Магадан – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1 МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ СКРЕБНЕЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ).....	10
1.1 Тегумент и субтегументальная мускулатура	12
1.2 Нервная система.....	19
1.3 Женская половая система.....	22
1.4 Мужская половая система.....	23
1.5 Жизненный цикл.....	25
1.6 Заключительные замечания к обзору литературы.....	30
ГЛАВА 2 ХАРАКТЕРИСТИКА СКРЕБНЯ <i>ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS</i>	32
ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	34
ГЛАВА 4 РЕЗУЛЬТАТЫ	41
4.1 Строение тегумента и субтегументальной мускулатуры взрослых <i>Acanthocephalus tenuirostris</i>	41
4.2 Органы пресомы взрослых <i>Acanthocephalus tenuirostris</i>	44
4.3 Женская половая система взрослых <i>Acanthocephalus</i> <i>tenuirostris</i>	45
4.4 Мужская половая система взрослых <i>Acanthocephalus</i> <i>tenuirostris</i>	50
4.5 Тканевая организация ранней акантеллы.....	54
4.6 Тканевая организация средней акантеллы.....	56
4.7 Тканевая организация поздней акантеллы.....	58
4.8 Тканевая организация цистаканта.....	60
ГЛАВА 5 ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ.....	63
5.1 Тегумент	63
5.2 Женская половая система	66
5.3 Мужская половая система	71
5.4 Личиночные стадии.....	74
5.5 Структура и формирование цисты.....	78

5.6 Явление сбрасывания гликокаликса	81
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	85
ВЫВОДЫ.....	87
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	88
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	109

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Скребень *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti, 1963 является массовым паразитом пресноводных рыб Амурского бассейна, северного Приохотья и Верхней Колымы, включая все крупные лососевые реки Охотморского бассейна. Не вызывает сомнения важное практическое значение этого скребня в случаях высокой зараженности нагуливающейся молоди лососей, а также хариусов, ленков и других видов ценных промысловых пресноводных рыб (Поспехов и др., 2014). Например, в хариусах интенсивность инвазии этим скребнем может достигать почти 3500 экземпляров в одной рыбе (Рисунок 1) (Поспехов и др., 2020). Несмотря на распространение и значение этого скребня для рыборазведения и промысла, сведения о его строении и морфологии на протяжении жизненного цикла отсутствуют полностью.

Анализ литературы свидетельствует, что в целом наши знания о тонкой и, в особенности, ультратонкой организации скребней и их личиночных стадий, а также их взаимоотношениях с хозяевами скудны и, по большей части, фрагментарны (Петроченко, 1956, 1958; Богоявленский, Иванова, 1978; Никишин, 2004; Herlin, 2000; Taraschewski, 2000; и др.). В частности, много пробелов остается в представлениях о тканевой организации половой системы, в еще меньшей степени изучена морфология личиночных стадий. Количество электронно-микроскопических сведений также невелико, более того, некоторые органы, например, сумка Сэффтигена у самцов, показаны только на рисунках, не подтвержденных фотографиями. Развитие акантелл и становление тегумента скребней в промежуточном хозяине на ультратонком уровне описаны только на примере *Polymorphus minutus* и *Filicollis anatis* (Butterworth, 1969; Nikishin, 1992), во взрослом состоянии паразитирующих у птиц, и не исключено, что у скребней, паразитирующих в рыбах, эти процессы, а также структура тегумента могут отличаться. Остается неясным ряд других вопросов, касающихся морфологии

личиночных стадий, в частности, процесс фрагментации ядер тегумента, а также полный механизм формирования цисты, окружающей скребней в промежуточном хозяине, и гликокаликса – обе структуры выполняют важные функции по защите паразитов от ответной клеточной реакции хозяина.

Широкое распространение, практическое значение и методически доступный для воспроизведения в экспериментальных условиях жизненный цикл скребня *A. tenuirostris* позволили рассматривать его в качестве объекта настоящего исследования.

Цель исследования:

изучить тонкое и ультратонкое строение скребня *Acanthocephalus tenuirostris* в течение жизненного цикла и формирование его защитных структур в промежуточном хозяине.

Задачи исследования:

1. методами световой и электронной микроскопии изучить строение взрослого скребня *A. tenuirostris*, включая половую систему;
2. экспериментально проследить и описать морфологию разных стадий развития скребня *A. tenuirostris* в его промежуточном хозяине – водяном ослике *Asellus hilgendorfi*;
3. определить структуру и механизм формирования цисты, окружающей скребня в промежуточном хозяине.

Научная новизна

Впервые изучены микро- и ультраструктура половых систем скребня *A. tenuirostris*. Обнаружено, что большая часть органов этих систем состоит из модифицированной мышечной ткани.

Впервые на тонком и ультраструктурном уровне в эксперименте частично описано развитие скребня *A. tenuirostris* на стадиях ранней, средней, поздней акантеллы и цистаканта. Показано, что фрагментация ядер тегумента происходит на стадиях средней и поздней акантеллы; при этом фрагментация не является полной.

Впервые обнаружено явление сбрасывания гликокаликса у цистаканта *A. tenuirostris* в промежуточном хозяине.

Впервые экспериментально обнаружен и реконструирован механизм образования цисты вокруг акантелл скребня *A. tenuirostris*, который, в отличие от известного, не предполагает участия микроворсинок.

Теоретическая и практическая значимость работы

Результаты исследования вносят существенный вклад в современные представления о строении и развитии скребней, об их паразито-хозяинных отношениях с промежуточными хозяевами, а также могут быть использованы в учебных курсах по гельминтологии, паразитологии, цитологии и гистологии. Обнаруженное явление сбрасывания гликокаликса на поверхности тегумента цистакантов может быть использовано для разработки антигельминтных препаратов.

Методология и методы исследования

Взрослые скребни были получены из хариусов и ленков, отловленных в р. Буюнда. Для экспериментальных исследований в качестве промежуточных хозяев использовали дальневосточных водяных осликов *Asellus hilgendorfi*, отловленных в р. Амутты и в озере «Ослиное» близ Ольской лагуны. Инвазионным материалом послужили зрелые яйца самок скребней, извлеченных из хариусов, пойманных в р. Эльген, ленков, пойманных в р. Буюнда и колюшек, пойманных в оз. Глухое. Основные методы исследования: световая микроскопия для изучения общей морфологии и трансмиссионная электронная микроскопия для изучения ультраструктуры.

Положения, выносимые на защиту:

1. На протяжении всего жизненного цикла на поверхности тегумента скребня *Acanthocephalus tenuirostris* отсутствуют микроворсинки. Циста образуется в результате выделения через инвагинаты наружной плазматической

мембраны содержимого особых вакуолей, формирующихся в толще тегумента и мигрирующих к его поверхности.

2. Фрагментация ядер тегумента происходит на стадиях средней и поздней акантеллы и не является полной.

3. Оплодотворение яйцеклеток, образование вокруг них оболочки оплодотворения, начало ее дальнейшей трансформации в наружные эмбриональные оболочки и начальные этапы дробления эмбрионов происходят в период нахождения их в составе яйцевых шаров.

4. Половые органы скребней образованы модифицированной мышечной тканью. Не подтверждено предположение о симпластической организации этих органов.

Степень достоверности результатов

Достоверность результатов обусловлена минимально необходимой выборкой фактического материала, применением классических методов световой и электронной микроскопии и подробным анализом научной литературы по морфологии скребней. Результаты исследований оформлены качественно и корректно, подкреплены иллюстрациями и обобщающими схемами, а также опубликованы в ведущих российских и зарубежных рецензируемых изданиях, в том числе входящих в перечень ВАК.

Апробация работы

Материалы по теме диссертации были доложены и обсуждены на научных конференциях «Систематика и экология паразитов» (Москва, 2014), «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке» (Новосибирск, 2015), «Чтения памяти академика К.В. Симакова» (Магадан, 2015, 2017), «Биологические проблемы Севера» (Магадан, 2018, 2024), «Биоразнообразие паразитов» (Москва, 2018), «Современная паразитология: основные тренды и вызовы (VI Съезд Паразитологического общества)» (Санкт-Петербург, 2018), «Научная молодежь – Северо-Востоку России» (Магадан, 2022).

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 7 статей в рецензируемых журналах, индексируемых Web of Science и Scopus, а также 2 статьи в сборниках и 8 тезисов и материалов конференций.

Структура и объем диссертации

Рукопись изложена на 169 страницах и состоит из введения, пяти глав, заключения и выводов, содержит 6 таблиц, список литературы из 178 работ, в том числе 122 – на иностранных языках, и приложение на 59 страницах, включающее 123 свето- и электронно-микроскопические фотографии, а также 6 обобщающих схем.

Личный вклад

Автор принимал личное участие в экспедициях, добывании материала для исследования. Лично проведены все эксперименты по заражению промежуточных хозяев. Постановка цели и задач, обобщение литературных данных, подготовка и изучение свето- и электронно-микроскопических препаратов, фотографирование, обработка и анализ полученных результатов также выполнены автором лично. Основные результаты были доложены автором на международных и всероссийских научных конференциях. В публикациях по теме диссертации основной вклад принадлежит автору.

Благодарности

Автор выражает глубокую и искреннюю благодарность научному руководителю д.б.н. Владимиру Павловичу Никишину за руководство, терпение и поддержку в ходе работы; к.б.н. Геннадию Ивановичу Атрашкевичу за ценные советы и конструктивные замечания; к.б.н. Скоробреховой Екатерине Михайловне и Кусенко Ксении Вадимовне за помощь в проведении электронно-микроскопических исследований; к.б.н. Михайловой Екатерине Ивановне за помощь в сборе материала и советы по постановке экспериментов; Поспехову Виталию Виллимовичу и Слепцову Юрию Александровичу за помощь в сборе

материала; а также всему коллективу лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН за замечания при обсуждении результатов работы.

Часть работы выполнена в рамках грантов РФФИ (проект № 15-04-01418), ДВО РАН (проект № 15-I-6-016 о) и Губернатора Магаданской области (2020).

Часть работы была выполнена в рамках тем государственных заданий № ААА-А17-117012710031-6 и 1021060307693-0 в лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН.

ГЛАВА 1. МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ СКРЕБНЕЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Тип Acanthocephales (Rudolphi, 1808) Skrjabin et Schulz, 1931, или скребни – относительно небольшая, но хорошо очерченная группа паразитических организмов. По разным данным насчитывается от 1100 (Вестхайде, Ригер, 2008) до 1300 (Лисицына, 2019), а в некоторых источниках, до 1500 видов скребней (Кауфман, 2000). Тип включает в себя три общепринятых класса (по: Amin, 2013) Palaeacanthocephala (Meyer, 1931), Eoacanthocephala (Van Cleave, 1936), Archiacanthocephala (Meyer, 1931), а также относительно недавно выделенный класс Polyacanthocephala (Amin, 1987), включающий четыре вида (Amin, 1987, 2013).

Во взрослом состоянии акантоцефалы являются паразитами пищеварительного тракта позвоночных животных. В качестве промежуточных хозяев выступают различные членистоногие. Для многих скребней характерно включение в жизненный цикл паратенического хозяина (Schmidt, 1985; Loker, Hofkin, 2015; и др.).

Тело скребней четко подразделяется на пресому и метасому. Пресома включает хоботок, хоботковое влагалище, шейку и лемнiski. Все остальное тело представляет собой метасому. Сегментация тела у скребней отсутствует, но иногда наблюдается ложная сегментация или псевдосегментация. Ротовое и анальное отверстия, пищеварительная, кровеносная и дыхательная системы у скребней также отсутствуют. Только представители класса Archiacanthocephala характеризуются наличием выделительной системы, представленной протонефридиями (Петроченко, 1956; Хохлова, 1986; Miller, Dunagan, 1985; и др.). При этом, по мнению некоторых исследователей (Schmidt, 1972), протонефридии имеются не у всех видов класса, а только у представителей отряда Oligacanthorhynchida, однако предполагается (von Haffner, 1942) наличие рудиментарного экскреторного органа у некоторых представителей отряда Giganthorhynchida.

Несмотря на глубокие изменения организации, связанные с паразитизмом, акантоцефалы, как и некоторые другие первично-полостные черви, сохранили раздельнополость, и хорошо выраженный половой диморфизм – самки всегда крупнее самцов. Строение половой системы весьма специфично и не имеет аналогов среди представителей других групп. Половые органы, помещены в лигаментные мешки, количество которых у представителей разных таксономических групп варьирует от одного до двух (Петроченко, 1956; Лисицына, 2019; и др.). Ранее считалось, что стенка лигамента образована соединительной тканью, однако недавно было показано, что у представителя класса *Eoacanthocephala* она включает мышечные элементы (Кусенко, Никишин, 2017).

Передний конец тела представлен хоботком, который обеспечивает прикрепление паразита к стенке кишечника окончательного хозяина. Хоботок вооружен крючьями, их количество и порядок расположения имеет определяющее значение в систематике. В зависимости от степени проникновения хоботка в толщу стенки кишечника хозяина скребней разделяют на три группы: (А) виды с короткой шейкой, пронизывающие только эпителий кишечника и не достигающие его мышечных слоев (не перфорирующие скребни); (Б) виды с длинной шейкой, пронизывающие эпителий и мышечные слои стенки кишечника хозяина (перфорирующие скребни); и (В) перфорирующие виды с длинной шейкой и бульбусом, пронизывающие всю стенку кишечника хозяина и образующие соединительнотканый нарост (бульбус) на наружной поверхности стенки кишечника (Taraschewski, 2000).

Хоботок обладает подвижностью: за счет сокращения специальных мышц-ретракторов он способен втягиваться в специальный «футляр» – хоботковое влагалище. Хоботковое влагалище представляет собой двуслойный мускулистый мешок, который прикрепляется к стенке хоботка, таким образом, «полости» хоботка и хоботкового влагалища объединяются. В «полости» хоботкового влагалища, в его основании, находится головной ганглий.

Шейка располагается между последним рядом хоботковых крючьев и метасомой скребня, от которой отделена небольшой перетяжкой. Тегумент шейки отделен от тегумента метасомы особой перегородкой, связанной с наружной и внутренней мембранами тегумента, к которой прикрепляются волокна войлочного-волокнуистого слоя (Никишин, 2004б; Кусенко и др., 2012).

1.1 Тегумент и субтегументальная мускулатура

Тонкая и ультратонкая морфология покровов скребней изучена на примере относительно небольшого количества видов – представителей всех трех признанных классов (Богоявленский, Иванова, 1978; Taraschewski, 2000; Никишин, 2004б). В частности, показано, что покров скребней организован в виде симпласта, то есть, в сущности, представляют собой единую многоядерную клетку, выполняющую множество функций, вследствие чего по аналогии с погруженным эпителием плоских паразитических червей (Шульц, Гвоздев, 1970), организованным в виде синцития, получил название «тегумент» (Lumsden, 1975). Толщина и организация слоев тегумента могут несколько варьировать в зависимости от видовой принадлежности скребней (Богоявленский, Иванова, 1978).

Как правило, в составе тегумента метасомы выделяют покровный комплекс и 5 слоев: поперечно-полосатый или исчерченный (в англоязычной литературе *striped layer*), везикулярный (*vesicular layer*), войочно-волокнуистый или войлочный (*felt layer*), радиально-волокнуистый или радиальный (*radial layer*) и трубчочковый (Богоявленский, Иванова, 1978; Никишин, 2004б).

Снаружи и изнутри тегумент ограничен цитоплазматическими мембранами, имеющими типичную трехслойную структуру. Под наружной цитоплазматической мембраной на небольшом расстоянии от нее располагается плотная пластинка, а еще глубже – узкий плотный дистальный слой интрасимпластного уплотнения (термин по: Вельш, Шторх, 1976). Наружная цитоплазматическая мембрана, плотная пластинка и дистальная часть

интрасимпластного уплотнения в совокупности образуют покровный комплекс (Никишин, 2004б).

Покровный комплекс является дистальной частью поперечно-полосатого слоя тегумента. Этот слой получил свое название из-за многочисленных инвагинатов наружной плазматической мембраны, которые напоминают «каналы». В световом микроскопе они выглядят как полосы, пересекающие поперечно-полосатый слой в направлении, перпендикулярном поверхности тегумента. «Каналы» открываются на поверхности тегумента узкими устьями или порами, размеры которых у разных видов и по данным разных авторов колеблются от 0.02 до 0.15 мкм (Byram, Fisher, 1973; Graeber, Storch, 1978; Neckmann et al, 2013; и др.). Эти «каналы» предположительно выполняют ряд важных функций, в частности через них осуществляется: питание паразита, то есть, всасывание необходимых материалов; выделение на поверхность метасомы субстанций, участвующих в образовании цисты вокруг цистаканта и, возможно, гликокаликса на поверхности наружной цитоплазматической мембраны паразита; выделение на поверхность пресомы липидоподобной оболочки; возможное освобождение от продуктов жизнедеятельности гельминта. В связи с этими возможными функциями предполагается, что диаметр устьев «каналов» зависит не только от видовой принадлежности, но и (не исключено, что в не меньшей или даже в большей степени) от физиологического состояния и стадии жизненного цикла скребня (Никишин, 2004б). Цитоплазма поперечно-полосатого слоя гомогенная, повышенной электронной плотности, вследствие чего получила название «интрасимпластное уплотнение» (Вельш, Шторх, 1976). По этой же причине в работах ранних авторов этот слой ошибочно именовался кутикулой.

Везикулярный слой образован расширенными терминальными окончаниями инвагинатов наружной плазматической мембраны тегумента. Ранее его включали в состав поперечно-полосатого слоя, но позже его стали рассматривать как самостоятельный слой, так как морфологически и функционально он отличается от других слоев (Byram, Fisher, 1973; Hammond, 1967). Цитоплазма этого слоя, как и остальных отделов тегумента не имеет существенных особенностей.

Морфология везикулярного слоя может меняться в зависимости от стадии развития скребня.

Войлочно-волокнистый слой включает в себя многочисленные продольные и циркулярные волокна. Их количество, ориентация и размеры могут варьировать в зависимости от видовой принадлежности паразита (Богоявленский, Иванова, 1978). Кроме того, в этом слое обнаруживается большое количество органелл и включений, которые также могут различаться у разных видов.

Радиально-волокнистый слой по сравнению с остальными слоями тегумента отличается наибольшей толщиной, составляющей более половины общей толщины тегумента, разнообразием и обилием субклеточных структур (органелл и включений), а также наличием сети многочисленных разветвленных лакун. Волокна, давшие название этому слою, пересекают тегумент скребня в радиальном направлении. В этом же слое обнаруживаются фрагментированные (у представителей классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala*) ядра тегумента, которые могут располагаться как в составе лакун, так и вне них. Морфология ядер у разных видов варьирует. Ввиду обилия органелл и наличия ядер радиально-волокнистый слой рассматривается как центр метаболизма скребней (Crompton, 1963; Богоявленский, Иванова, 1978).

Трубочковым слоем называют часть тегумента, пронизанную инвагинатами внутренней цитоплазматической мембраны. Чаще всего они имеют форму трубочек, что и определило его название. Предположительно, трубчатые элементы этого слоя участвуют в транспорте липидов или липидоподобных капель между тегументом и «полостью» тела скребня (Никишин, 2004б).

Тегумент пресомы изучен в значительно меньшей степени, чем тегумент метасомы. Недостаточная изученность этой части тела скребней связана с трудностями препарирования ввиду высокой плотности его тегумента и наличия хоботковых крючьев. Тем не менее, известно, что тегумент пресомы существенно тоньше тегумента метасомы и по сравнению с последним имеет менее сложную организацию (Богоявленский, Иванова, 1978; и др.). Количество и особенности строения слоев в тегументе пресомы, по разным сведениям, варьируют (их

детальный анализ выполнен в специальной монографии (Никишин, 2004б), что может быть обусловлено видовой принадлежностью окончательного хозяина и особенностями механизма фиксации скребней в его кишечнике (Taraschewski, 2000).

На поверхности тегумента пресомы откладывается слой электронно-плотного материала, состоящий преимущественно из липидов (Hammond, 1967; Taraschewski, 1989; и др.) с включением полисахаридов и некоторых ферментов (Taraschewski, 1988, 1989). Предполагается, что этот слой может или обеспечивать защиту хоботка, внедрившегося в стенку кишечника окончательного хозяина, от ответной клеточной реакции последнего (Hammond, 1967; Wanstall et al., 1990) или играть роль смазки, способствующей движению хоботка и крючьев в тканях хозяина (Никишин, 2004б).

Тегумент хоботковых крючьев изучен в еще меньшей степени, чем тегумент пресомы. Это связано не только с методическими трудностями, но и с его своеобразной морфологией, существенно варьирующей у разных видов скребней. Однако общими особенностями являются его меньшая толщина по сравнению с тегументом других участков пресомы, повышенная электронная плотность и большее количество фиброзных элементов в его составе (Никишин, 2004б; Brazova et al., 2014). Сердцевина крючьев образована материалом, синтезированным субповерхностной мускулатурой (Никишин, 2004б) и, в частности, содержит коллаген (Кусенко, и др., 2012). Таким образом, хоботковые крючья являются производными двух тканей: мышечной и эпителиальной (тегумента).

К числу производных тегумента относятся шипики, микроворсинки и лемниски.

Шипики, в отличие от хоботковых крючьев, являются выростами тегумента. Их основания погружены в войлочно-волокнистый слой тегумента, а снаружи они покрыты тонким слоем модифицированного поперечно-полосатого слоя тегумента. Изначально их функцией считалось участие в прикреплении червя к стенке кишечника дефинитивного хозяина в качестве дополнительного органа

фиксации, но позже была предложена другая, взаимоисключающая функция – препятствование прилеганию метасомы к стенке кишечника хозяина и, как следствие, формирование физиологически активного хозяинно-паразитарного пространства (в англоязычной литературе *host-parasite interface*) (Никишин, 2004б). Впервые подобная функция в числе прочих была предположена для микротрихий, располагающихся на поверхности тегумента цестод (MacVicar, 1972; Pappas, Read, 1975).

Микроворсинки были обнаружены у скребней *Moniliformis moniliformis* через 8 дней после заражения промежуточного хозяина (Rotheram, Crompton, 1972). Микроворсинки представляют собой многочисленные выросты наружной мембраны тегумента, заполненные цитоплазмой. Как правило, микроворсинки обнаруживаются на поверхности тегумента на стадии акантеллы. Ранее считалось, что они ответственны за формирование большей части капсулы, окружающей личинку во время ее развития и жизни в промежуточном хозяине (Rotheram, Crompton, 1972; Dezfuli et al., 1992). Позднее, после детальных исследований, выяснилось, что микроворсинки участвуют в формировании цисты, которую ранее ошибочно называли «капсулой» (Никишин, 2004б; 2009).

Лемниски представляют собой жгутовидные или лентовидные парные выросты тегумента пресомы, свисающие в «полость» тела (метасомы) по обе стороны от хоботкового влагалища. По своей тонкой организации они сходны с радиально-волокнистым слоем тегумента и содержат систему лакун и фрагментированные ядра (Miller, Dunagan, 1985; и др.). Функция лемнисков до конца не ясна. Возможно, она состоит в регуляции давления полостной жидкости, способствующей эвагинации и инвагинации хоботка (Hamann, 1891). Однако большинство авторов полагают, что лемниски играют важную роль в метаболизме липидов, например, в активном транспорте продуктов обмена (Crompton, Lee, 1965; Hammond, 1967, 1968; Taraschewski, Mackenstedt, 1991) или в синтезе липидоподобного секрета, покрывающего поверхность пресомы (Никишин, 2004б), или же в запасании липидов, сорбированных поверхностью тела (Taraschewski, 2000). Выделение этого материала предположительно

осуществляется через каналы поперечно-полосатого слоя тегумента пресомы у скребней, паразитирующих в окончательных хозяевах (Никишин, 2003).

Хотя тегумент взрослых скребней в общих чертах изучен относительно полно, его морфология на разных стадиях развития остается почти не изученной. В частности, развитие тегумента в промежуточном хозяине прослежено только на примере скребней *Polymorphus minutus* и *Filicollis anatis* (соответственно, Butterworth, 1969; Nikishin, 1992). Еще у одного вида проведено сравнение морфометрических показателей тегумента у цистаканта, ювенильной особи из паратенического хозяина и взрослого скребня *Centrorhynchus milvus* (Marchand, Grita-Timoulali, 1992). При этом особенности организации тегумента цистакантов не анализировались в сравнении с таковыми тегумента взрослых скребней. Между тем, возможная трансформация тегумента при переходе скребня от промежуточного хозяина к окончательному представляет особый интерес, поскольку в этот период могут реализовываться адаптации, способствующие более успешной инвазии окончательного хозяина.

Многочисленные ядра тегумента взрослых скребней классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala*, в сущности, являются ядерными фрагментами, производными предшествующих гигантских (по разным терминологиям «кортикальных», «подкожных», «гиподермальных») ядер (Петроченко, 1956; Хохлова, 1986; и др.). По данным разных авторов фрагментация гигантских ядер тегумента происходит на стадиях средней и/или поздней акантелл. Например, Nicholas (1967) указывает, что на стадии поздней акантеллы «кортекс» трансформируется в тегумент, сходный с тегументом взрослой особи. Van Cleave (1928) отмечает, что у представителей обоих классов на этой стадии кортикальные ядра увеличиваются в размере и числе, а также становятся древовидными или делятся амитозом. Schmidt (1985), суммируя известные к тому времени данные, заключает, что на стадии акантеллы ядра приобретают амeboидную форму с длинными отростками, которые потом отделяются и перемещаются в свои надлежащие места. У *Echinorhynchus lageniformis* ядра становятся древообразными к 22 дню развития в

промежуточном хозяине, а распадаются к 25 дню, в то время как полностью сформированный цистакант наблюдается к тридцатому дню (Olson, Pratt, 1971). К сходному выводу пришла Butterworth (1969) при изучении *Polymorphus minutus* с более протяженным жизненным циклом: на стадии средней акантеллы (84–100 дней развития) у гигантских кортикальных ядер появляются древовидные отростки, а на стадии поздней акантеллы (100–150 дней развития) ядра фрагментируются, и их отростки образуют множество мелких ядер. При этом автор отмечает, что между ядрами сохраняются тонкие связи. Впервые сведения о наличии подобных связей между фрагментами ядер в тегументе других видов скребней появились в литературе еще в начале XX века (Graybill, 1902; Van Cleave, 1928). При изучении *Acantocephalus parksidei* (= *A. dirus*) из изопод, инвазированных естественным образом, Amin (1982) пришел к выводу, что фрагментация ядер может начаться еще до дифференцировки хоботкового аппарата и репродуктивной системы.

Мышцы кожно-мускульного мешка скребней организованы по «классической» схеме в два слоя: наружный, состоящий из кольцевых мышц, и внутренний – из продольных. В целом, кожная мускулатура представляет собой синцитиальное образование (Петроченко, 1956). Однако электронно-микроскопически синцитиальный характер доказан только для кольцевой кожной мускулатуры на стадии развивающейся акантеллы (Никишин, 2004а, б). Сократительные элементы концентрируются в наружной и периферических частях миоцитов и, в большей степени, в их отростках (Никишин, 2004а, б).

Кольцевые мышцы прилегают к базальной пластинке, подстилающей тегумент. Продольные сократительные фибриллы располагаются не сплошным слоем. У видов с ложной сегментацией тела в местах перетяжек продольные мышечные волокна плотно прилегают к кожным покровам, а между перетяжками организованы более рыхло. В целом, продольная мускулатура довольно слаба и способна лишь на небольшие искривления тела (Кауфман, 2000).

Помимо кожной (субтегументальной) мускулатуры, у скребней есть специализированная мускулатура хоботка и хоботкового влагалища (Петроченко, 1956).

В полости тела также имеется 2 лигаментных мешка (дорзальный и вентральный), в которых закладываются семенники и яичники. Лигаментный тяж предположительно является рудиментом исчезнувшего кишечника у предков скребней (Петроченко, 1956).

1.2 Нервная система

В составе нервной системы скребней выделяют нервные ганглии, состоящие из нейронов и скоплений их отростков (нейропиля), нервных стволов и нервных окончаний. Предполагается, что существуют три различных морфологических типа организации нервов в пресоме скребней, по одному для каждого класса (Gee, 1987).

У самок скребней имеется всего лишь один церебральный или головной ганглий, а у самцов, кроме того, есть еще парные генитальные ганглии, расположенные ближе к заднему концу тела (Петроченко, 1956; Богоявленский, Иванова, 1978; Miller, Dunagan, 1985; и др.).

Ультратонкое строение ганглиев, и головного, и генитальных, сходно: нейроны располагаются по их периферии, а центральные части занимает нейропиль (Богоявленский, Иванова, 1978; Miller, Dunagan, 1985). Ганглии окружены тонкой оболочкой из внеклеточного материала (Голубев и др., 2007, 2017).

По положению в головном ганглии скребня *Echinorynchus gadi* выделены три типа нервных клеток: обкладочные, центральные и промежуточные; последние сконцентрированы между клетками первых двух типов (Голубев, 1982). Соответственно, можно говорить и о трех зонах или слоях в строении ганглия. Обкладочные клетки формируют наружный, или соматический, слой ганглия. Промежуточные нейроны, которые формируют одноименный слой, легко узнаются, и по всем признакам они кажутся активнее клеток соматического слоя.

В центральной зоне головного ганглия, в свою очередь, выделяют еще три типа клеток, которые кажутся функционально активными: нейроны с мембраноограниченными секреторными гранулами, нейроны с мелкими вакуолями и одна секреторная клетка с крупными гранулами. От полости хоботкового влагалища ганглий отделен тонким слоем относительно электронно-плотного материала, выполняющего барьерную функцию (Голубев, 1982).

Есть другие, более дробные классификации, как например, у Budziakowski с коллегами (1984), которые на основе ультраструктурных характеристик в составе головного ганглия скребня *Moniliformis moniliformis* выделяют пять типов клеток: нейроны типа А, типа В, типа С, типа D и типа Е. Нейроны типа А имеют наибольший диаметр и встречаются в церебральном ганглии наиболее часто. Отличительными особенностями нейронов типа В являются многочисленные инвагинаты нейролеммы и, в отличие от нейронов типа А, равномерное распределение органелл в цитоплазме. В нейронах типа С более ярко выражены нейрофибриллы. В клетках типов D и Е инвагинатов нейролеммы не наблюдалось. Клеточные тела церебрального ганглия скребня *M. moniliformis* располагаются по периферии, тогда как его центральную часть занимает нейропиль (Budziakowski et al., 1984, 1985). Структурная целостность ганглиев скребней обеспечивается многочисленными уникальными «целевыми инвагинациями» нейронов друг с другом; выявлены шесть форм таких инвагинаций (Голубев и др., 2007, 2017; Salnikova et al., 2017).

Неоднозначны мнения о количестве и расположении нервных стволов, идущих от головного ганглия. Так у модельного вида *Macracanthorhynchus hirudinaceus* Данеген и Миллер первоначально описали шесть основных нервов, идущих от головного ганглия, однако указали, что два из них, направленных вперед, могут представлять единый нерв (Dunagan, Miller, 1984). Ранее эти же авторы у этого же вида описали два нерва, иннервирующих ретракторы хоботка (Dunagan, Miller, 1970), однако позднее указали, что один из них является отростком другой клетки, не связанной с головным ганглием (Miller, Dunagan, 1983).

У самцов большинства скребней генитальный ганглий парный и состоит из двух скоплений нейронов, располагающихся по сторонам копулятивного аппарата и связанных между собой двумя комиссурами (Иванова, Маханбетов, 1975; Богоявленский, Иванова, 1978; Miller, Dunagan, 1985). Лишь у самцов скребня *Polymorphus phippsi* описан непарный половой ганглий в виде полукольца (Иванова, Маханбетов, 1975); нельзя исключать неточности в интерпретации этого результата, поэтому для более обоснованного его анализа требуется исследование других видов рода *Polymorphus*. От парного генитального ганглия скребня *Macracanthorhynchus hirudinaceus* отходят не менее восьми нервов, иннервирующих разные органы половой системы (Dunagan, Miller, 1979).

Нервные окончания или сенсорные органы скребней изучены слабо. Вероятно, это обусловлено тем, что эти окончания не имеют выраженных образований на поверхности тела скребней и по этой причине некоторые авторы подчеркивают их отсутствие (Jilek, Crites, 1979). Однако, по другим данным, латеральные сенсорные органы могут быть представлены небольшими депрессиями в тегументе хоботка позади крючьев, как например у скребня *Moniliformis moniliformis* (Dunagan, Miller, 1986), предположительно связанными с соответствующими нервами, идущими от церебрального ганглия (Маханбетов, 1972), и сопровождаемыми отростками особой двудерной поддерживающей клетки (Miller, Dunagan, 1983).

Рецепторы, связанные с репродуктивной системой, описаны у самцов *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Dunagan, Miller, 1979). Они локализируются под тегументом на поверхности мускулов бурсы и иннервируются нервами, идущими от парного генитального ганглия.

Одним из уникальных образований скребней является апикальный орган, расположенный под тегументом на вершине хоботка. Этот орган описан у скребней *Macracanthorhynchus hirudinaceus* и *Moniliformis moniliformis* (Archiacanthocephala) (Dunagan, Miller, 1983, 1986), а также у скребня *Paulisentis fractus* (Eoacanthocephala) (Gee, 1987). В его составе обнаружены мышечные элементы, отростки нейронов, упомянутая выше двудерная поддерживающая

клетка с неясной функцией. Сведения о наличии или отсутствии апикального органа у других видов требуют документального подтверждения.

1.3 Женская половая система

Половая система самок скребней состоит из яичников и яйцевыводящих путей), заключенных в один или два (в зависимости от видовой принадлежности скребней) лигаментных мешка (Петроченко, 1956; Parshad, Crompton, 1981; и др.).

Согласно сложившимся к настоящему времени представлениям яичник (или, в англоязычной литературе, «ovarian rudiment») скребней в процессе онтогенеза разделяется на отдельные фрагменты, яйцевые шары, которые свободно располагаются в лигаментном мешке или в “полости” тела (псевдоцеломе) (Nicholas, 1967; Parshad, Crompton, 1981; и др.). У многих видов, например, у *Moniliformis moniliformis*, эта фрагментация происходит еще в период развития скребня в промежуточном хозяине, и уже на стадии цистаканта яйцевые шары определяются отчетливо (Asaolu et al., 1981; и др.). По другим данным, рудимент яичника (терминология авторов), содержащий зачаточные яйцевые шары, наблюдался у этого вида вплоть до седьмого дня развития в окончательном хозяине (Atkinson, Byram, 1976); у близкого вида *M. clarki* они также отмечались только у особей из окончательного хозяина (Crook, Grundmann, 1964). В связи с фрагментацией яичника возникает вопрос об оплодотворении: по мнению одних авторов, оно может происходить после отделения яйцеклеток от яйцевого шара (Van Cleave, 1953; Guraya, 1969; Marchand, Mattei, 1976; и др.), по данным других – когда яйцеклетки находятся в составе яйцевого шара (Meyer, 1933; Crompton, 1985; и др.). В последнем случае образовавшиеся зиготы одеваются оболочкой и претерпевают два деления дробления, одновременно отделяясь от яйцевого шара (Иванова-Казас, 1975). Дальнейшее эмбриональное развитие продолжается в свободном состоянии и завершается образованием яйца, состоящего из эмбриональной личинки (акантора) и эмбриональных оболочек (Crompton, 1985).

Яйцевыводящий аппарат скребней состоит из маточного колокола, яйцеводов, матки и влагалища (Петроченко, 1956; Шульц, Гвоздев, 1970).

Маточный колокол – полый орган с мышечными стенками, выполняющий функцию сортировки яиц. Зрелые яйца веретеновидной формы после сортировки отправляются по яйцеводам в матку, а незрелые через специальное отверстие в стенке колокола выбрасываются в «полость» тела (или в лигаментный мешок) для созревания (Петроченко, 1956; Шульц, Гвоздев, 1970; Miller, Dunagan, 1985).

Яйцеводы представляют собой две короткие «трубки» с узким просветом и нежными стенками.

Матка имеет форму удлиненной колбы (Петроченко, 1956). Стенка матки состоит из двух слоев: наружного мускульного и внутреннего цитоплазматического (Asaolu, 1980). Из матки яйца попадают во влагалище, которое по мнению В.И. Петроченко (1956), включает два сфинктера и клетки внутренней выстилки. Влагалище открывается наружу половым отверстием.

Характерным признаком элементов женской половой системы скребней является их синцитиальная (по мнению разных авторов) организация, причем в виде синцитиев устроены как яйцевые шары (Parshad, Guraya, 1977; Marchand, Mattei, 1980; Crompton, 1985), так и яйцевыводящие пути (Петроченко, 1956; Whitfield, 1968; Asaolu, 1980; Herlyn, Röhrig, 2003). Однако описания ультраструктуры элементов женской половой системы не всегда полные и не представляют неопровержимых доказательств их синцитиальной организации. Например, по общему мнению, стенка матки образована мышечной синцитиальной тканью, при этом отмечается не только ее мышечный характер (Meyer, 1931; и др.), но и ее многослойность (Asaolu, 1980).

1.4 Мужская половая система

Согласно существующим представлениям, мужская половая система скребней состоит из парных (в редких случаях одного) семенников, выводных протоков, цементных желез, сумки Сэффтигена, пирамидных желез, копулятивной бурсы и пениса (Parshad, Crompton, 1981; Miller, Dunagan, 1985).

Семенники имеют сферическую или овальную форму, располагаются в передней, средней или задней частях «полости» тела и заключены в лигаментный

мешок (Петроченко, 1956; Miller, Dunagan, 1985). Односеменниковые самцы описаны у некоторых видов – представителей всех трех основных классов скребней (см. Miller, Dunagan, 1985).

От каждого семенника отходит отдельный семяпровод (*vas efferens*), предположительно сформированный из выростов вентральной стенки лигаментного мешка (Asaolu, 1981). Перед проникновением в генитальную оболочку парные семяпроводы сливаются и образуют единый семяпровод *vas deferens* (семявыносящий проток). В некоторых исследованных случаях *vas efferens* и/или *vas deferens* могут расширяться, образуя семенной пузырек (Miller, Dunagan, 1985), однако не ясно, постоянными ли являются подобные расширения.

Цементные железы примыкают к семенникам; по мнению В.И. Петроченко (1956) число и форма цементных желез имеют систематическое значение. Ван Клив (Van Cleave, 1949) установил, что у скребней имеется три основных типа цементных желез:

1. Синцитиальные цементные железы с одним ядром, отдельным цементным резервуаром и двумя нисходящими выводными протоками характерны для скребней класса *Eoacanthocephala*.

2. Множественные цементные железы с одним ядром в каждой железе и самостоятельным протоком для каждой отдельной железы характерны для класса *Archiacanthocephala*.

3. Множественные цементные железы, каждая из которых имеет железистую капсулу с заключенными в ней ядерными фрагментами, а также корковую капсулу, окружающую мозговое вещество; последняя выделяет клейкий секрет. Каждая железа имеет самостоятельный проток, впадающий в копулятивную бурсу, хотя это и не является правилом. Таким типом желез обладают представители класса *Palaeacanthocephala*.

Секреты цементных желез предположительно способствуют образованию копулятивных шапочек, которые препятствуют вытеканию семенной жидкости и повторному оплодотворению и часто наблюдаются вокруг полового отверстия самок (Parshad, Crompton, 1981) и, иногда, самцов (Abele, Gilchrist, 1977).

Большая часть органов мужской половой системы, за исключением семенников и проксимальной части выводных протоков, окружены генитальной оболочкой (мускулистым мешком по: Петроченко, 1956) (Miller, Dunagan, 1985). Эта схема, однако, носит общий характер, и для разных таксонов скребней описаны особенности как в количестве тех или иных органов, так и в характере их организации, например, цементных желез (Van Cleave, 1949; Parshad, Crompton, 1981). Неоднозначны и сведения о строении стенок органов, включая выводные протоки. Так, генитальная оболочка, а также стенка сумки Сэффтигена рассматриваются как «сложный комплекс кольцевых мускулов» (Miller, Dunagan, 1985), тогда как согласно данным других исследователей, семенники окружены соединительной тканью, которая связывает их с лигаментом (Parshad, Crompton, 1981). Поскольку соединительная ткань у скребней не обнаружена, а ее опорную функцию принимает на себя мускулатура (Никишин, 2004а), эти данные требуют уточнения.

1.5 Жизненный цикл

Скребни развиваются с участием окончательного, промежуточного, а некоторые виды и паратенического (резервуарного) хозяев (Петроченко, 1956; Шульц, Гвоздев, 1970; Лисицына, 2019; и др.). У скребня *Macracanthorhynchus hirudinaceus* Van Cleave (1937) выделяет только стадии акантора и акантеллы. Другие исследователи описывают три стадии развития: акантор, преакантелла и акантелла (Moore, 1946; DeGiusti, 1949; Петроченко, 1956; Шульц, Гвоздев, 1970). На завершающей стадии развития в промежуточном хозяине скребни классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala* формируют на своей поверхности толстый слой гликокаликса и окружаются неклеточной цистой; для этой стадии подавляющее большинство зарубежных авторов (Crompton, 1964; Crook, Grundman, 1964; Harms, 1965; и др.), включая современных исследователей (Dezfuli et al., 1994; Никишин, 1999; и др.), используют термин «цистакант». У скребней класса *Eoacanthocephala* такую стадию чаще называют ювенильной (Hopp, 1954; Cable, Dill, 1967; Uglem, Larson, 1969) поскольку циста у

представителей этого класса не обнаружена, и термин «цистакант» к ним не применим (Kusenko, Nikishin, 2024).

Ниже мы дадим краткую характеристику стадий жизненного цикла развивающихся скребней, выделяемых большинством авторов: яйца, содержащего акантора (свободноживущая стадия), мигрирующего акантора (термин по: Атрашкевич, 1981), акантеллы и цистаканта.

Яйцо характеризуется вытянуто овальной, иногда почти веретенообразной формой. По количеству оболочек можно определить степень зрелости яйца. У представителей классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala* полностью зрелые яйца имеют четыре оболочки, однако их структура у представителей разных классов различна (Никишин, 2001). У некоторых представителей класса *Eoacanthocephala* между внешней (первой) и второй образуется дополнительная, пятая, оболочка (Taraschewski, 2000; Nikishin, 2007). Все эти оболочки в совокупности составляют «скорлупу» яйца. Зрелое яйцо содержит эмбриональную личинку – акантора.

У большинства видов класса *Palaeacanthocephala* яйцевые оболочки зрелого яйца организованы следующим образом (по: Marchand, 1984; Никишин, 1988, 2001):

- оболочка E1 имеет толщину 20 – 35 нм и внешне напоминает толстую мембрану;
- оболочка E2 состоит из двух компонентов: E2b (пластинка, имеющая правильную или волнистую форму и толщину 500 – 1300 нм), и E2a (отростки элемента E2b, толщиной 70 – 750 нм); все элементы второй оболочки образованы слоистым материалом;
- оболочка E3 состоит как минимум из двух компонентов. E3a представляет собой волнистую тонкую пластинку, напоминающую трехслойную мембрану, толщиной 7 – 30 нм, а E3b – более толстый слой мелкогранулярного материала (0.1 – 1.6 мкм). У некоторых видов обнаружен третий компонент, мембраноподобная E3c;

•оболочка E4 также содержит несколько слоев: E4a толщиной 8 – 40 нм (электронноплотный материал), E4b толщиной 5 – 20 нм (электронносветлый слой), самый толстый слой E4c (100 – 500 нм), состоящий из плотно расположенных филаментов и E4d – узкий слой плотного материала.

Оболочки расположены не вплотную друг к другу, между ними имеются пространства, именуемые соответственно (G1 – G4) (Marchand, 1984). Между третьей и четвертой оболочками (пространство G3) и между четвертой оболочкой и акантором (пространство G4) описаны включения трех типов (Никишин, 1988). Наиболее крупное полярное включение первого типа, располагающееся в пространстве G3, аналогично включениям, отмеченным другими авторами (Петроченко, 1958; West, 1964; Whitfield, 1973). Предполагается, что эти включения могут представлять собой остатки оболочки оплодотворения, или же являются скоплением секрета, необходимого для освобождения акантора от эмбриональных оболочек (Никишин, 1988).

Акантор – личиночная стадия развития скребней, на начальном этапе находящаяся в яйце в окружении эмбриональных оболочек. Форма аканторов варьирует в зависимости от принадлежности их к тому или иному классу: от овальной у представителей класса *Eoacanthocephala* до веретеновидной у представителей класса *Palaeacanthocephala* (Петроченко, 1956; Albrecht et al., 1997). Передний отдел акантора вооружен эмбриональными крючьями, а остальная часть тела покрыта эмбриональными шипиками. Аканторы характеризуются синцитиальной организацией (Schmidt, 1987), однако по данным разных авторов количество синцитиев у разных видов варьирует от одного (Никишин, Краснощеков, 1990; Никишин, 2004б) – двух (Иванова-Казас, 1975; Skorobrekova, Nikishin, 2023) до трех (Albrecht et al., 1997). В переднем отделе тела (во фронтальном синцитии) содержатся несколько ядер и скопление округлых гранул, заполненных электронно-плотным материалом (Никишин, Краснощеков, 1986; Albrecht et al., 1997), по аналогии с подобными образованиями других гельминтов названное «железой проникновения» (Никишин, Краснощеков, 1990). Фронтальный синцитий пересекают два мощных

диагональных ретрактора, предположительно обеспечивающих подвижность личинки при освобождении от эмбриональных оболочек и способствующих ее миграции сквозь стенку кишечника промежуточного хозяина. Подчеркивая его особую организацию, передний участок акантора, включая эмбриональные крючья, парный ретрактор и «железу проникновения», был назван аклидным органом (Schmidt, Olsen, 1964).

В центре акантора находится «центральная ядерная масса», включающая несколько интактных ядер и скопление своеобразных фибриллярных телец (Никишин, Краснощеков, 1986; Skorobrekova, Nikishin, 2023), называемых другими авторами конденсированными ядрами (Schmidt, 1987; Albrecht et al., 1997; и др.). Эти тельца образуются в результате инволюции большинства ядер центрального участка акантора (Никишин, Краснощеков, 1986). По некоторым данным этот участок акантора также является отдельным центральным синцитием (Albrecht et al., 1997). Остальная часть тела акантора представлена эпидермальным синцитием, окружающим фронтальный синцитий и «центральную ядерную массу» и, помимо нескольких соматических ядер, включающим в себя десять пучков кольцевой мускулатуры (Albrecht et al., 1997; Skorobrekova, Nikishin, 2023).

Постэмбриональное развитие скребня начинается при попадании личинки в промежуточного хозяина, которым, в зависимости от вида паразита, является ракообразное или насекомое (Schmidt, 1985). Акантор выходит из яйцевых оболочек и мигрирует сквозь стенку кишечника промежуточного хозяина на его наружную поверхность. Период времени освобождения от эмбриональных оболочек и миграции акантора скребня *Echinorhynchus gadi* сквозь стенку кишечника амфиподы *Eogammarus tiuschovi* длится от одного часа до нескольких суток (Skorobrekova, Nikishin, 2023). Подчеркивая значение этого процесса для успешного дальнейшего развития скребня, такую стадию принято называть мигрирующим акантором (Атрашкевич, 1981; Никишин, Скоробрекова, 2015). После этого акантор принимает округлую форму и приступает к метаморфозу, который начинается с утраты личиночных органов (Петроченко, 1956)

(эмбриональных крючьев, шипиков, «железы проникновения» и двух ретракторов, обеспечивающих подвижность аклидного органа). Одновременно происходит трансформация «центральной ядерной массы» и распад фибриллярных телец.

Следующая стадия развития скребней – акантелла (Van Cleave, 1937). На этой стадии происходит интенсивный рост паразита, сопровождаемый формированием тканей и органов, характерных для взрослых скребней. Зачастую акантеллу рассматривают более подробно, выделяя дополнительные стадии. Например, Butterworth (1969) в своем исследовании развития скребня *Polymorphus minutus* выделяет стадии ранней акантеллы, средней акантеллы-I, средней акантеллы-II и поздней акантеллы. Другие исследователи выделяют до шести стадий акантеллы (King, Robinson, 1967). В.И. Петроченко (1956) называет эту стадию преакантеллой, а акантеллой обозначает завершающую стадию жизни скребня в промежуточном хозяине, которую в последнее время принято называть цистакантом. Вероятно, такое разнообразие мнений обусловлено интенсивным органогенезом, который претерпевает скребень, и строение акантеллы может существенно различаться на разных этапах ее развития. При этом продолжительность метаморфоза существенно зависит от температурных условий (Михайлова, 2024) и других абиотических факторов места обитания инвазированного промежуточного хозяина. Так или иначе, большинство исследователей сходятся во мнении, что стадия акантеллы заканчивается, когда личинка завершает метаморфоз и становится похожей на взрослого скребня: хоботок сформирован, ядра тегумента фрагментированы, субповерхностная мускулатура четко дифференцирована, зачатки половых органов сформированы, но полностью могут быть не развитыми.

Цистакантом называется заключительная стадия развития скребня в промежуточном хозяине, инвазионная для окончательного хозяина. Она характеризуется втянутыми передним и задним концом скребня, формированием на поверхности метасомы толстого слоя гликокаликса и наличием у представителей классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala* неклеточной

цисты, окружающей гельминта (отсюда и название). В составе цисты во всех случаях определяются два слоя: внутренний, узкий, образованный рыхлым электронно-плотным материалом, и наружный, более толстый, состоящий из фрагментов мембран и рыхлых скоплений материала низкой электронной плотности (Crompton, 1964; 1975; Mercer, Nicholas, 1967; Lackie, Lackie, 1979; Dezfuli et al., 2008; и др.). В некоторых случаях в поверхностной части цисты отмечен третий слой, образованный нежными светлыми волокнами (Никишин, 1999, 2004б). В остальном по своему строению цистакант почти не отличается от взрослого скребня, за исключением размеров и степени полового созревания (Schmidt, 1985).

1.6 Заключительные замечания к обзору литературы

Таким образом, проведенный обзор позволяет заключить, что тонкая и ультратонкая организация многих тканей и органов скребней изучены слабо и во многих случаях фрагментарно. Если о морфологии покровов взрослых паразитов, включая ультраструктуру, наши представления в целом сформированы относительно полно, хотя и нередко без необходимой детализации, то сведения о морфологии этих элементов у скребней, развивающихся в промежуточных хозяевах, немногочисленны, зачастую отрывочны и чаще приурочены к весьма узкой группе «лабораторных» видов. Между тем именно структура развивающихся стадий, а именно аканторов (в особенности мигрирующих), акантелл и цистакантов, вызывает особый интерес. На этих стадиях необходимо познать процесс и механизмы органогенеза скребня, а также становления и развития систем, защищающих от ответной реакции хозяина. Особое внимание должно быть уделено изучению динамики поверхностной части тегумента, в первую очередь гликокаликса, формирования и структуры цисты как ответа на «гемоцитную атаку» организма промежуточного хозяина, секреторной активности тегумента. Такое исследование может быть проведено только в условиях эксперимента; примерной схемой изучения процесса развития тегумента может служить изучение и описание развития и становления тегумента скребня

Polymorphus minutus в рачке *Gammarus pulex* (Butterworth, 1969), разумеется, с добавлением результатов, полученных к настоящему времени. Примером изучения процесса формирования цисты может служить расшифровка механизма образования цисты у скребня *Filicollis anatis* в водяном ослике *Asellus tschaunensis* с участием микроворсинок (Nikishin, 1992).

Остаются неясными некоторые аспекты морфологии скребней. В первую очередь это касается формирования цистакантов и/или ювенильных особей. Недостаточно для однозначных заключений изучены упомянутые выше структура и механизм формирования защитных элементов цистакантов (толстого слоя гликокаликса и цисты). Необходимо более точное описание организации пресомы, ее тегумента, в особенности его поверхностного участка, апикального органа, церебрального ганглия и сенсорных окончаний. Требуется изучения процесс фрагментации ядер тегумента. Наконец, сведения о структуре и формировании половых систем скребней неоднозначны, нередко противоречивы и также требуют уточнения и дополнения. Неясны структура и источник формирования «соединительной ткани», упоминаемой многими авторами при описании строения внутренних органов.

Для получения ответов на перечисленные и смежные вопросы, а также для подтверждения уже имеющихся литературных данных мы провели сравнительно-морфологическое исследование с использованием световой и просвечивающей электронной микроскопии скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti, 1963 как взрослых особей из естественных инвазий, так и на разных стадиях жизненного цикла, воспроизведенного в условиях эксперимента.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА СКРЕБНЯ *ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS*

Скребень *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchidae) – один из фоновых и наиболее массовых паразитов рыб Амурского бассейна (Атрашкевич и др., 2005; Атрашкевич, 2009). Самки достигают пятнадцати миллиметров в длину, тогда как самцы – не более восьми. Скребни этого вида имеют длинное цилиндрическое тело, длинный подшейный участок, шесть грушевидных цементных желез и короткое двуслойное хоботковое влагалище, на дне которого располагается головной ганглий (Определитель паразитов пресноводных рыб СССР, 1962; Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР, 1987). Впервые этот вид был описан А.Х. Ахмеровым и О.С. Домбровской-Ахмеровой (1941) в обоснованном ими роде *Paracanthocephalus*. Позднее Ямагути (Yamaguti, 1963) перевел его в род *Acanthocephalus*. Положение скребня *Acanthocephalus tenuirostris* было закреплено в системе Амина (Amin, 1985, 2013), признанной большинством специалистов.

До недавнего времени скребень *A. tenuirostris* был известен лишь у некоторых рыб в бассейнах рек Пенжина, Охота и Амур (Пугачев, 1984). Позднее обнаружен в бассейне верхней Колымы (Никишин, Леонов, 2000). В настоящее время может быть отнесен к числу фоновых или даже, в ряде водоемов, массовых видов гельминтов пресноводных рыб Дальнего Востока России от Амура до Пенжины (Атрашкевич, 1998, 2001). Во всех крупных водоемах одним из основных облигатных дефинитивных хозяев является хариус. Помимо этого, встречается в кундже, молоди кижуча, мальме, гольце Леванидова, девятииглой колюшке, пестроногом подкаменщике и др. В небольших приморских озерах, где колюшки и подкаменщики составляют ядро ихтиоценозов, именно они поддерживают популяционное благополучие скребня (Атрашкевич и др., 2005).

В Тауйском бассейне впервые расшифрован жизненный цикл паразита, его единственным специфичным промежуточным хозяином является пресноводная изопода дальневосточный водяной ослик *Asellus hilgendorfi* Bovallius, 1886 (Атрашкевич, 2001; Атрашкевич и др., 2016).

Скребни этого вида в силу относительно крупного размера и хорошо развитого фиксаторного аппарата, представленного крупными хоботковыми крючьями, обладают выраженным патогенным воздействием и при высокой интенсивности инвазии могут вызывать глубокие и обширные изъязвления не только слизистой, но и более глубоких слоев стенки кишечника рыб.

Благодаря широкому распространению и методически доступному воспроизведению жизненного цикла в экспериментальных условиях (Михайлова, 2024), скребень *Acanthocephalus tenuirostris* является удобным модельным видом для изучения на его примере особенностей развития и взаимоотношений с хозяевами представителей как класса Palaeacanthocephala, так и в целом типа Acanthocephales.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Взрослые скребни были получены в результате неполного гельминтологического вскрытия восточносибирских хариусов *Thymallus arcticus pallasii* Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1848 (название вида дано по: Черешнев и др., 2005) и ленков *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), отловленных в среднем течении р. Буюнда – правого притока р. Колыма в период с 2013 по 2022 г.

В период с 2018 по 2021 годы было проведено 8 экспериментов по заражению скребнями *Acanthocephalus tenuirostris* дальневосточных водяных осликов *Asellus hilgendorfi*. Инвазионный материал (яйца скребня) был извлечен из полости тела оплодотворенных самок. Схема мест вылова дальневосточных водяных осликов и зараженных рыб представлена ниже.

В 2018 году для экспериментов водяные ослики были отловлены в озере «Ослиное» близ Ольской лагуны (точка 1) (см. схему 1), в 2019 – 2022 годах в медленно текущей реке Амутты (точка 2) (см. схему 1). Для каждого эксперимента были взяты по 40 дальневосточных водяных осликов и по одной зрелой самке скребня.

В 2018 году зрелые самки были извлечены из девятииглых колюшек *Pungitius pungitius*, пойманных в оз. Глухое (точка 3) (см. схему 1). В 2019 году инвазионный материал извлекался из ленков, пойманных в р. Буюнда (точка 6) (см. схему 1), и хариусов из р. Эльген (приток р. Буюнда) (точка 4) (см. схему 1), в последующие годы – из хариусов, пойманных в р. Эльген (приток р. Колыма) (точка 5) (см. схему 1).

Во всех экспериментах водяные ослики содержали в водопроводной воде, которую регулярно меняли (1 раз в неделю) и предварительно отстаивали, с добавлением мха рода *Calliergon*, взятого из естественных мест обитания. В качестве корма для водяных осликов использовали сухие листья листопадных деревьев.

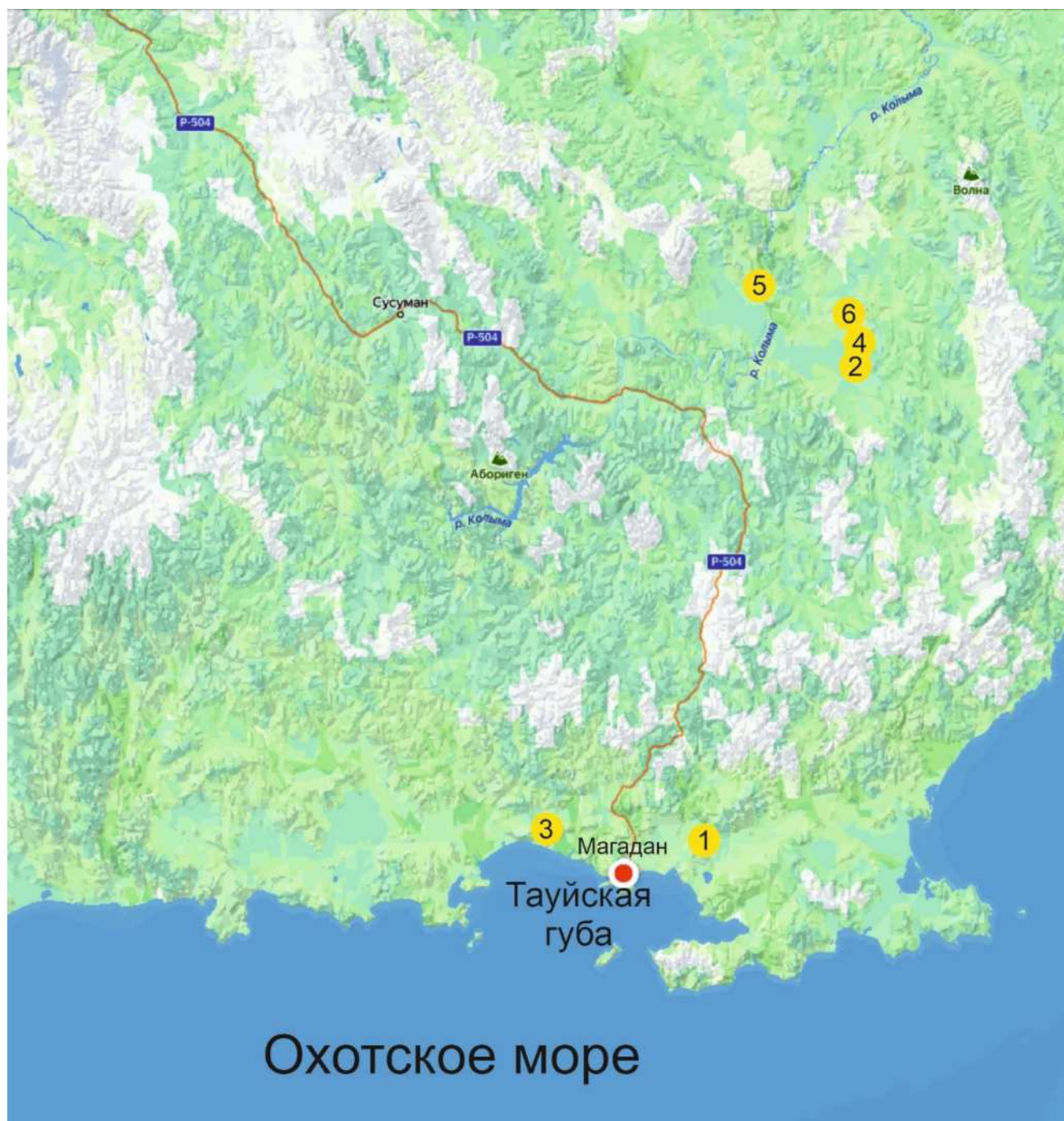


Схема 1. Общий план района исследований. 1 - озеро «Ослиное» близ Ольской лагуны (59.603179, 151.345637), 2 - река Амутты (62.452286, 153.570492), 3 - озеро Глухое (59.735880, 149.898090), 4 - река Эльген (приток р. Буюнда) (62.861149, 152.395038), 5 - река Эльген (приток р. Колыма) (62.512130, 153.576345), 6 - река Буюнда (62.517135, 153.575526).

Эксперимент 2018 года был проведен с 25.06 по 29.08 (Таблица 1). Дальневосточные водяные ослики после суточного голодания были помещены на сутки в ёмкость со зрелыми яйцами от самки скребня *A. tenuirostris*. Таким образом, поедание яиц водяными осликами было бесконтрольным, в

неограниченном количестве. После этого изоподы были отсажены в другую ёмкость и содержались в термокамере при температуре 14 – 15 °С. Водяных осликов регулярно кормили и визуально наблюдали за их состоянием. Вскрытие проводилось, начиная с 19-х суток. В первую очередь были вскрыты изоподы, которые отличались меньшей двигательной активностью.

При вскрытии дальневосточных водяных осликов были найдены 28 акантелл и 6 цистакантов. Наблюдалась множественная инвазия дальневосточных водяных осликов.

Таблица 1. Результаты экспериментального заражения водяных осликов *Asellus hilgendorfi* скребнем *A. tenuirostris*. (2018 год).

Срок со дня заражения (сут.)	19	30	36	40	50	60	65
Вскрыто изопод	7	9	9	5	5	3	2
Найдено скребней	10	0	6	5	0	1 акантелла / 3 цистаканта	6 акантелл / 3 цистаканта

В 2019 году было проведено 3 эксперимента по заражению дальневосточных водяных осликов скребнем *A. tenuirostris*. Первый эксперимент (Таблица 2) проводился в период с 19.08 по 18.10 при температуре 20 – 22 °С. Первое вскрытие было проведено на 21-е сутки после заражения. Изоподы были инвазированы в общей сложности 36 акантеллой и 2 цистакантами.

Второй эксперимент (Таблица 3) проводился при температуре 14 – 15 °С с 19.08 по 23.10. Ракообразные вскрывались через 21, 30, 35, 39 и 60 суток с начала эксперимента. При их вскрытии были найдены 49 акантелл и 4 цистаканта.

Третий эксперимент (Таблица 4) проводился при температуре 14 – 15 °С в сроки от 9.09 до 13.11. При вскрытии обнаружено 31 акантелла и 9 цистакантов. Вскрытие проводилось, начиная с 15-х суток.

В 2020 году было проведено также три эксперимента. В каждом из них водяные ослики находились при температуре 14 – 15 °С. Первый эксперимент (сроки: 31.08 – 26.09) был неудачным: признаков заражения дальневосточных водяных осликов паразитами не обнаружено. Возможно, яйца скребней были недостаточно зрелыми для обеспечения успешной инвазии.

Таблица 2. Результаты экспериментального заражения водяных осликов *Asellus hilgendorfi* скребнем *A. tenuirostris* (2019 год, первый эксперимент).

Срок со дня заражения (сут.)	21	30	35	39	60
Вскрыто изопод	13	10	9	5	3
Найдено скребней	5	1	7	5	18 акантелл / 2 цистаканта

Таблица 3. Результаты экспериментального заражения водяных осликов *Asellus hilgendorfi* скребнем *A. tenuirostris* (2019 год, второй эксперимент).

Срок со дня заражения (сут.)	21	25	30	39	60	65
Вскрыто изопод	11	9	6	5	6	3
Найдено скребней	18	4	2	1	15 акантелл / 3 цистаканта	9 акантелл / 1 цистакант

Таблица 4. Результаты экспериментального заражения водяных осликов *Asellus hilgendorfi* скребнем *A. tenuirostris* (2019 год, третий эксперимент).

Срок со дня заражения (сут.)	15	25	30	39	50	60	65
Вскрыто изопод	10	6	7	5	5	5	2
Найдено скребней	18	3	6	0	4	7 цистакантов	2 цистаканта

Второй эксперимент (Таблица 5) проводился в период с 14.09 по 13.11. Вскрытие изопод проводилось, начиная с 18-х суток. Вскрытые ракообразные содержали в общей сложности 17 акантелл и 2 цистаканта.

Третий эксперимент (Таблица 6) проходил в период с 21.09 по 20.11. Оставшиеся изоподы вскрывались, начиная с 21-х суток со дня начала эксперимента. Было обнаружено 27 акантелл на разных стадиях развития и 1 цистакант.

Таблица 5. Результаты экспериментального заражения водяных осликов *Asellus hilgendorfi* скребнем *A. tenuirostris* (2020 год, второй эксперимент).

Срок со дня заражения (сут.)	18	25	30	35	40	50	60
Вскрыто изопод	7	7	8	5	5	5	3
Найдено скребней	3	3	5	0	2	4	2 цистаканта

Таблица 6. Результаты экспериментального заражения водяных осликов *Asellus hilgendorfi* скребнем *A. tenuirostris* (2020 год, третий эксперимент).

Срок со дня заражения (сут.)	21	25	30	35	50	60
Вскрыто изопод	13	8	5	5	5	4
Найдено скребней	10	7	3	2	3	2 акантеллы / 1 цистакант

Эксперимент 2021 года проходил в период с 30.08 по 18.09. Так же, как и первый эксперимент 2020 года, он не принес ожидаемых результатов. Предположительно, яйца, извлеченные из самки скребня, были недостаточно зрелыми. Еще одной возможной причиной неудачи был иной, нежели в описанных выше экспериментах, способ скормливания яиц водяным осликам. В этом эксперименте каждый водяной ослик помещался в чашку Петри с яйцами и остатками самки скребня на 10 минут, после чего отсаживался в другую емкость с растительным кормом.

Таким образом, единственный эксперимент, в котором поедание яиц скребней контролировалось (во избежание множественной инвазии), не принес результатов.

Для изучения гистологической (свето-микроскопической) организации скребней применялась заливка в парафин по следующей схеме:

1. Фиксация объектов в 70% спирте или в растворе Буэна.
2. Обезвоживание в спиртах возрастающей концентрации (50, 60, 70, 80, 90 и 96%). В каждом из спиртов образцы находились по 30 – 40 минут (в зависимости от величины образца), затем в 100% спирте обезвоживались в течение ночи, а на следующий день в свежей порции такого же спирта – три часа.
3. Осветление образцов в смеси 100% спирта и орто-ксилола в соотношении 1:1 в течение ночи, затем в чистом орто-ксилоле – один час. Последняя операция повторяется еще один раз.
4. Пропитка в расплавленной смеси орто-ксилола и парафина в течение ночи, на следующий день в течение 45 минут – в чистом расплавленном парафине. Эта операция проводилась дважды.

5. Заливка в формы с расплавленным парафином. После оседания образцов в термостате на дно формы, эти формы помещались в холодное место. Затем полностью застывшие парафиновые блоки извлекались и крепились при помощи расплавленного парафина на деревянные бруски.

Резка парафиновых блоков происходила на санном микротоме МС-2, полученные срезы монтировались на предметные стекла, заранее покрытые яичным белком. Для гистологических срезов применялась окраска гематоксилин-эозином.

Для электронно-микроскопических исследований препараты готовились следующим образом (по: Гайер, 1974; Уикли, 1975; Бисерова, 2013, с изменениями):

1. Фиксация объектов в 2% растворе глутарового альдегида на 0.1М фосфатном буфере.
2. Промывка в 0.2М фосфатном буфере в течение ночи, затем в свежей порции такого же буфера в течение получаса.
3. Постфиксация в 1 – 2% растворе тетраоксида осмия на 0.2М фосфатном буфере в течение четырех часов.
4. Промывка в 0.2М фосфатном буфере в течение ночи, затем в свежей порции такого же буфера в течение часа.
5. Обезвоживание в спиртах возрастающей концентрации (50%, 60% и 70%) в течение получаса в каждом.
6. Контрастирование в 1% растворе уранилацетата на 70% спирте в течение ночи.
7. Обезвоживание в спиртах 80%, 90%, 96%, 100% (дважды) по 30 минут в каждом, затем дважды в абсолютном ацетоне по полчаса.
8. Пропитка объектов в смеси смол и ацетона в разных соотношениях. В классических методиках время пропитки составляет от 1 до 3 часов в каждой смеси. Поскольку скребни плохо пропитываются, время воздействия растворов на объект было решено увеличить. Таким образом, в смесях смолы и ацетона в

соотношениях 1:2 и 1:1 образцы пропитывались в течение 3 суток, а в соотношении 2:1 – в течение 4 суток.

9. Заливка препаратов в пластиковые формы в смесь эпоксидных смол в соотношениях: Embed-812 (5 мл), DDSA (11 мл), Araldite 502 (3 мл) и DMP-30 (14 капель). В течение суток образцы находились при комнатной температуре, после чего помещались в термостат (60°C) на двое суток.

Полутонкие срезы, полученные с помощью микротомы LKB IV (Швеция), окрашивали смесью красителей: метиленового синего и кристаллического фиолетового в соотношении 1:1 на 2.5% растворе бикарбоната натрия с добавлением глицерина (методика по: Morgenstern, 1969, с изменениями).

Ультратонкие срезы, полученные с помощью микротомы РТ-РС (США) помещали на бленды с подложкой из пиолоформа, затем контрастировали либо 1% раствором уранилацетата на 70% спирте в течение 1.5 – 2 часов, либо цитратом свинца (30 – 60 сек) по Рейнольдсу (Reynolds, 1963).

Исследования проводили с помощью светового микроскопа Olympus CX41 с использованием фотокамеры Olympus E-420 и трансмиссионных электронных микроскопов JEM1011 и JEM1400PLUS с использованием фотокамер SIS Veleta. Полученные фотографии обрабатывали при помощи комплекта программ CorelDRAW 20.

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1 Строение тегумента и субтегументальной мускулатуры взрослых *Acanthocephalus tenuirostris*

Взрослые скребни *A. tenuirostris*, полученные от хариусов и ленков, имели характерную удлинённую червеобразную форму. Их длина варьировала от 7 до 15 мм. Половой диморфизм выражен: исследованные самцы были заметно мельче самок. Тело скребней отчетливо подразделяется на две зоны: пресому, включающую хоботок и шейку, и метасому. У самцов иногда наблюдалась вывернутая наружу половая бурса (Рисунок 2). На тотальных препаратах самцов распознаются лемниски, семенники и цементные железы (Рисунок 2).

Тегумент (покров) взрослых скребней *A. tenuirostris* состоит из покровного комплекса и четырех морфологически различающихся слоев: поперечно-полосатого, войлочного-волокнутого, радиально-волокнутого и трубчатого.

Толщина покровного комплекса составляет 0.08 мкм. Толщина поперечно-полосатого слоя тегумента (Рисунок 3А) колеблется от 3 до 8 мкм, а пронизывающие его инвагинаты наружной мембраны тегумента сужены и не имеют заметных терминальных расширений. Большой частью инвагинаты окружены электронно-плотным интрасимпластным уплотнением.

Везикулярный слой тегумента у взрослого скребня *A. tenuirostris* не выражен.

Войлочный-волокнустый слой (Рисунок 4), толщиной 16–50 мкм, не имеет морфологически оформленных границ и характеризуется многочисленными волокнами, ориентированными, в основном, параллельно поверхности тела червей. Каждое волокно на поперечном срезе напоминает трубку диаметром 0.04–0.07 мкм, со стенкой из электронно-плотного материала и относительно светлой сердцевиной. Этот слой организован в виде нескольких подслоев, в которых волокна поочередно ориентированы в разном направлении, но всегда параллельно поверхности скребня. Кроме волокон, войлочный-волокнустый слой содержит органеллы (митохондрии, лизосомы, элементы гладкой эндоплазматической сети, комплекс Гольджи) и включения (липидные капли).

Радиально-волокнистый слой, или радиальный, как его называют в англоязычной литературе, по сравнению с другими слоями тегумента отличается наибольшей толщиной (60–110 мкм). Слой пронизан волокнами, ориентированными в радиальном направлении, и включает многочисленные фрагменты ядер, липидные капли и лакуны – участки цитоплазмы, не содержащие органелл и/или включений (Рисунок 5).

Фрагментированные ядра концентрируются в дистальной и центральной части радиального слоя, частично находятся в лакунах или граничат с ними (Рисунок 5), имеют неправильную удлинённую форму и достигают 25 мкм в длину (Рисунок 6). Кариоплазма гомогенная, умеренной электронной плотности и включает одно крупное, нечётко очерченное ядрышко диаметром около 8 мкм, и одно – два мелких. Кроме того, в кариоплазме выявляются редкие и небольшие скопления предполагаемого гетерохроматина. На внешней поверхности ядерной оболочки наблюдается слой электронно-плотного материала неясной природы, толщиной 0.1–0.7 мкм. Некоторые фрагменты ядер связаны друг с другом тонкими перемычками (Рисунок 7).

В отдельных участках ядер на их поверхности наблюдаются выпуклости или эвагинаты, а на небольшом расстоянии от ядер (0.1–0.8 мкм) обнаруживаются везикулы диаметром до 0.55 мкм (Рисунок 6). Структура оболочек этих везикул и электронная плотность их содержимого визуальнo совпадают с таковыми оболочки и кариоплазмы рядом располагающегося ядра. Можно предполагать, что наблюдаемые везикулы образуются путем отшнуровки от ядер фрагментов, которые первоначально имели внешность эвагинатов. Это явление отмечено у девяти ядер из тридцати одного изученного.

Лакуны определяются в виде участков гомогенной цитоплазмы, не содержащих органоидов. В то же время в лакунах наблюдается незначительное количество липидных капель. На препаратах (свето-микроскопических и электронно-микроскопических) в большинстве случаев лакуны, полностью или отдельными участками, ограничены волокнистыми структурами. Толщина

волокон варьирует от 0.2 до 0.3 мкм, а окрашиваются они интенсивнее, чем содержимое лакун или окружающая цитоплазма.

Толщина трубчатого слоя варьирует в пределах 0.8–1.5 мкм (Рисунок 3Б). Инвагинаты внутренней цитоплазматической мембраны, образующие трубчатый слой тегумента, настолько узки, что при небольших увеличениях электронного микроскопа определяются с трудом. Некоторые из инвагинатов заканчиваются расширениями до 0.4–0.6 мкм, которые включают мелкие плотные гранулы размером до 0.2 мкм (Рисунок 3Б). Подобные гранулы наблюдаются и в межклеточном матриксе за пределами тегумента в «полости» тела.

Тегумент подстилается базальной пластинкой, толщиной 0.5–1.0 мкм, которая образована рыхло организованными переплетающимися фибриллами. Базальная пластинка своей дистальной поверхностью связана с тегументом посредством типичных гемидесмосом, а проксимальной – переходит в слой ещё более рыхлого межклеточного матрикса, окружающего элементы субповерхностной мускулатуры. И базальная пластинка, и межклеточный матрикс образованы короткими тонкими филаментами.

На препаратах отчетливо видна перегородка, толщиной 0.8 мкм, отделяющая тегумент пресомы от тегумента метасомы (Рисунок 8). На полутонких срезах тегумент пресомы исследованных скребней, в частности, его радиально-волокнистый слой отличается от такового метасомы значительно меньшей толщиной и более интенсивной окраской.

Субтегументальная мускулатура представлена двумя типами мышц: кольцевыми мышцами, располагающимися непосредственно под тегументом, и продольными, лежащими глубже. Кольцевая мускулатура (Рисунок 9, 10) организована в виде слоя мышечных клеток, в которых отчетливо выделяются две зоны примерно одинаковой толщины (по 5 – 6 мкм): дистальная сократимая, образованная скоплением миофиламентов, и проксимальная цитоплазматическая, содержащая ядра и органоиды.

В элементах продольной мускулатуры, располагающихся непосредственно под кольцевой, подобного разделения не наблюдалось. Чаще всего они

представляют собой длинные, узкие, иногда расширяющиеся мышечные тяжи. В таких расширениях часто обнаруживаются ядра неправильной формы. Одно из таких ядер представлено на рисунке 10А. Длина среза ядра по большей оси составляет 12.5 мкм, диаметр ядрышка – 2.6 мкм. На поверхности ядерной оболочки наблюдается прерывистый слой мелких скоплений плотного материала. В цитоплазме на некотором расстоянии от ядра располагается концентрический слой похожего материала (Рисунок 10А).

Все мышечные элементы окружены межклеточным филаментным матриксом, сходным с материалом, образующим базальную пластинку, но организованным более рыхло. Эти филаменты связаны с клеточной мембраной, окружающей тела и отростки мышечных клеток. Сгущения такого же материала наблюдаются между мышечными клетками и гемидесмосомами на внутренней мембране тегумента.

4.2 Органы пресомы взрослых *Acanthocephalus tenuirostris*

Хоботковые крючья, являясь, как уже отмечалось выше, производными мускулатуры, покрыты редуцированным тегументом (Рисунок 11). Структуру центральной части хоботковых крючьев исследованных скребней определить не удалось.

Хоботковое влагалище отчетливо двуслойное (Рисунок 8, 12, 13). Оба слоя представлены модифицированной мышечной тканью. Каждый слой имеет два подслоя: внешний, сократимый, окрашивающийся на свето-микроскопических препаратах более интенсивно, и внутренний цитоплазматический, менее темный. Внешний слой хоботкового влагалища имеет толщину 9 мкм, его сократимая часть 5.5 мкм, а цитоплазматическая – 3.5 мкм. Внутренний слой более толстый, 17.7 мкм, и его сократимая часть более выражена (13.5 мкм, тогда как цитоплазматическая часть составляет 4.2 мкм).

Головной ганглий находится в «полости» хоботкового влагалища, в его основании. На свето-микроскопических фотографиях (Рисунок 12) хорошо различимы два слоя обкладочных клеток. Наружный слой образован более

крупными клетками, а внутренний – относительно мелкими. Частично клетки внутреннего слоя располагаются между клетками наружного слоя. Остальные клетки дифференцировать не удалось.

Лемниски (парные выросты внутренней поверхности тегумента пресомы) по своей морфологии сходны с радиально-волокнистым слоем тегумента (Рисунок 8). В их составе удалось дифференцировать ядерные фрагменты неправильной формы, размерами до 16.6 мкм со слегка угловатыми ядрышками, диаметром 3.1 – 3.3 мкм. Помимо ядер, в составе лемнисков можно обнаружить липидные капли и волокна неопределенной ориентации. Кроме того, на свето-микроскопических препаратах заметны светлые полости правильной округлой формы, диаметром до 6.2 мкм; похожие полости, но меньшего размера обнаружены в радиально-волокнистом слое тегумента метасомы (Рисунок 8Б). Лемниски окружены слоем продольных мышц, интенсивно окрашивающихся на свето-микроскопических препаратах.

4.3 Женская половая система взрослых *Acanthocephalus tenuirostris*

Половая или репродуктивная система самок скребня *A. tenuirostris* включает в себя яичники (яйцевые шары), свободно плавающие в «полости» тела, и систему выводных путей (Рисунок 14, 15). Размер яйцевых шаров исследованных самок скребней варьирует от 76 x 38 мкм до 215 x 112 мкм (Рисунок 14, 15). Яйцевые шары состоят из соматического и оогонияльного (или герминативного) компонентов и развивающихся ооцитов. Оба компонента организованы в виде синцития и/или симпласта. Соматический синцитий располагается по периферии яйцевого шара и имеет сетчатую внешность со многими просветами (Рисунок 14 – 17). Для него характерна относительно рыхлая цитоплазма небольшой электронной плотности, включающая скопления или, реже, одиночные митохондрии округлой формы. Поверхность соматического синцития (= поверхность яйцевого шара в целом) несет короткие выросты неправильной формы, однако типичные микроворсинки не обнаружены. В исследованных яйцевых шарах в соматическом синцитии наблюдалось только одно ядро,

размерами 8.3 х 6.2, с неровными очертаниями и относительно светлой кариоплазмой, включающей одно ядрышко диаметром 3.8 мкм; скопления гетерохроматина не выявлены. Однако на большинстве срезов яйцевых шаров ядра в соматическом синцитии не наблюдались. Тем не менее, учитывая его ячеистую внешность и отсутствие доказательств иного взгляда, мы поддерживаем мнение других авторов о синцитиальном характере соматического компонента (Parshad, Guraya, 1977; Parshad et al., 1980; Peura et al., 1986; и др.)

Герминативный компонент в его периферических участках представлен типичным синцитием, а в центральной части организован в виде симпласта (Рисунок 14, 15). Герминативный синцитий располагается в центре яйцевого шара (т.е. окружен соматическим синцитием) и включает в себя более двадцати ядер, располагающихся, в основном, по периферии. Цитоплазма герминативного компонента по сравнению с таковой соматического синцития имеет более высокую электронную плотность и содержит многочисленные округлые кортикальные гранулы, диаметром 0.2–0.3 мкм. Гранулы концентрируются преимущественно в центральной части симпластического участка герминативного компонента. Ядра характеризуются почти правильной округлой формой, размерами 4.3–4.9 х 5.7–6 мкм, и относительно крупными, диаметром до 2.5 мкм ядрышками (Рисунок 14). В некоторых участках герминативного компонента наблюдаются пары ядер, располагающиеся рядом друг с другом, что может свидетельствовать о кариокинезе, произошедшем некоторое время назад. По периферии герминативного синцития иногда наблюдаются обособляющиеся фрагменты цитоплазмы с одним ядром и некоторым количеством кортикальных гранул (Рисунок 15, 16А). По завершении отделения от герминативного синцития эти фрагменты представляют собой ооциты, которые остаются окруженными соматическим синцитием и, таким образом, какое-то время развиваются в составе яйцевого шара. Количество кортикальных гранул в таких ооцитах варьирует от десяти-пятнадцати до сотни и более на одном срезе.

В одних яйцевых шарах формирующиеся и сформированные ооциты немногочисленны и обнаруживаются в его периферийных участках. В других

шарах, где герминативный синцитий практически не наблюдается, ооциты занимают наибольшую площадь среза, а по периферии шара часто наблюдаются формирующиеся яйца.

Во многих яйцевых шарах наблюдаются оплодотворенные ооциты. Они характеризуются наличием оболочки оплодотворения, которая представляет собой пластинку электронно-плотного материала. Эта оболочка формируется из материала кортикальных гранул, выделяющихся на поверхность после оплодотворения ооцита. Первоначально этот материал откладывается в виде массивных фрагментов, толщиной до 1 мкм, однако в дальнейшем эти фрагменты сливаются, и толщина сформированной оболочки оплодотворения составляет 0.3–0.4 мкм (Рисунок 15, 16Б). В разных зиготах мы наблюдали некоторое различие в структуре этой оболочки. В одних случаях, до начала формирования эмбриональных оболочек, она однослойная и образована гомогенным материалом такой же высокой электронной плотности, как и материал кортикальных гранул. В других случаях, когда уже началось формирование эмбриональных оболочек, оболочка оплодотворения определяется как двухслойная (Рисунок 17). Ее наружный слой (на Рисунок 18 обозначен как E1), относительно более плотный, имеет толщину не более 0.06 мкм. Внутренний слой, более толстый, образован менее плотным материалом и достигает 0.4 мкм. Слои могут вплотную прилегать друг к другу или же разделяться пространством разной ширины. Такие же пространства наблюдаются между оболочкой оплодотворения и формирующимся яйцом.

В соматическом синцитии яйцевого шара между ооцитами отмечались фрагменты жгутиков сперматозоидов. В некоторых яйцевых шарах по периферии иногда наблюдаются развивающиеся яйца удлинённой формы; эмбрионы в них содержат предположительно более четырех ядер; структура эмбриональных оболочек этих яиц не определяется.

Выводные пути исследованных самок скребней состоят из характерных для представителей типа *Acanthocephales* отделов: маточного колокола, яйцеводов, матки и влагалища (Рисунок 18). Маточный колокол на срезе имеет форму

неправильного овала с двуслойной стенкой, толщиной в среднем 12–13 мкм. Наружный слой стенки представляет собой пласт миофиламентов, ориентированных в кольцевом направлении. Внутренний слой определяется как цитоплазматический; в нем на парафиновом препарате вблизи яйцеводов мы наблюдали два ядра.

Морфология проксимальной и дистальной частей маточного колокола несколько различается. Стенка проксимальной части колокола характеризуется поперечными складками, которые на свето-микроскопических препаратах окрашиваются интенсивнее остальной, более однородной цитоплазмы (Рисунок 18А). Дистальная часть стенки маточного колокола с одной стороны утолщается до 50 мкм и охватывает яйцеводы, с другой стороны утолщение стенки не столь значительно и не превышает 24 мкм, но именно на этом участке располагается отверстие яйцевыводящего аппарата, через которое незрелые яйца, попавшие в колокол, возвращаются в полость тела для созревания. От маточного колокола начинаются два коротких яйцевода, длиной около 113 мкм, дистальными участками глубоко вдающиеся в матку. Стенки яйцеводов, как и стенка маточного колокола, состоят из двух слоев: наружного, сократимого, и внутреннего, цитоплазматического. В цитоплазматическом слое стенки каждого яйцевода мы наблюдали по одному ядру (Рисунок 18А, Б).

Матка – полый мышечный орган, длиной около 414 мкм (Рисунок 18А, Б, В, Г). Ее стенка, толщиной до 11 мкм, как и стенки других отделов яйцевыводящих путей, образована двумя морфологически различающимися слоями, внешним (сократимым), толщиной 5–6 мкм, и внутренним (цитоплазматическим), толщиной около 5 мкм. Внешний слой включает миофиламенты, ориентированные в кольцевом направлении и связанные с электронно-плотными септами, пересекающими этот слой перпендикулярно поверхности матки (Рисунок 19). Внутренний слой заполнен цитоплазмой умеренной электронной плотности и включает в себя мелкие овальные митохондрии, концентрирующиеся вблизи пласта миофиламентов и вдоль внутренней границы стенки матки. Вблизи внешней поверхности стенки матки наблюдается прилегающий слой рыхло

организованного филаментного межклеточного матрикса. Слой такого же матрикса, но более тонкий, наблюдается в просвете матки, на ее внутренней поверхности. Такой же рыхлый филаментный матрикс, более выраженный в непосредственной близости миофиламентов, покрывает стенки яйцеводов и маточного колокола. (Рисунок 19Б, В).

В верхней части матки внутренний цитоплазматический слой ее стенки расширяется до 30 мкм и содержит одно ядро, размерами 18.8 x 10 мкм (Рисунок 19А), окруженное слоем умеренно-плотной эндоплазмы, толщиной 0.4 мкм. Ядро включает кариоплазму, менее плотную, чем эндоплазма, округлое ядрышко, диаметром 4.6 мкм, и несколько округлых электронно-плотных включений неясной природы, диаметром до 0.7 мкм. Гетерохроматин не выявляется, оболочка ядра слабоволнистая. К внутренней поверхности внутренней ядерной мембраны прилежит узкий слой плотного материала. Слой похожего материала также наблюдается в эктоплазме вокруг ядра в виде протяженных фрагментов.

Верхнюю часть влагалища охватывает дистальный отдел матки (Рисунок 18А, Б, Г). Толщина стенок влагалища в верхней части составляет 24.2 мкм, а в нижней достигает 38 мкм. Его опоясывают два сфинктера: внутренний, толщиной 36.7 мкм, и наружный, толщиной 34.3 мкм. В стенке каждого из сфинктеров мы наблюдали по два ядра. Диаметр ядер, обнаруженных в стенке наружного сфинктера, составил в среднем 15.0 мкм, а в стенке внутреннего сфинктера – 13.2 мкм. Дистальная часть матки и сфинктеры окружены светлой тканью неясной структуры.

В матке одной самки мы обнаружили четыре зрелых яйца, веретенообразной формы (Рисунок 18А). В полости тела этой самки находились как зрелые яйца, так и развивающиеся эмбрионы (Рисунок 20, 21). Показателем зрелости является наличие в яйце эмбриональной личинки, или акантора, который содержит на переднем конце оформленную «железу проникновения» и окружен четырьмя полностью развитыми эмбриональными оболочками (Рисунок 22). Оболочка E1 поверхностная, тонкая (0.07 мкм), мембраноподобная, отделена от оболочки E2 пространством G1. Оболочка E2 заметно толще (0.37 мкм) и более плотная.

Оболочка Е3 еще более толстая (0.45 мкм) и подразделяется на три слоя: крайние Е3а и Е3с, внешне напоминающие мембраны, и центральный Е3b, заполненный аморфным материалом умеренной электронной плотности. Оболочка Е4 образована электронно-плотным материалом, она относительно тонкая (0.16 мкм) и плотно прилегает к поверхности акантора. В середине яйца находится «центральная ядерная масса»; в составе которой преобладают «фибриллярные тельца», среди которых определяются редкие мелкие герминативные ядра (Рисунок 22).

4.4 Мужская половая система взрослых *Acanthocephalus tenuirostris*

Половую систему самца скребня *A. tenuirostris* можно условно разделить на три части: парные семенники с отходящими от них семяпроводами (*vasa efferentia*), три пары цементных желез в совокупности с начальными участками цементных протоков и нижняя часть половой системы, органы которой окружены генитальной оболочкой (Рисунок 23, 24).

Исследованные самцы скребней имеют по два семенника, которые располагаются в передней половине тела вдоль продольной оси последовательно один за другим. На парафиновых препаратах семенники окрашиваются в неяркий красно-малиновый цвет, имеют вытянутую форму, а их размеры составляют 343–454 x 208–216 мкм (в среднем 400 x 210 мкм). Оболочка семенников состоит из двух слоев (Рисунок 25А). Внутренний слой, толщиной 0.6 мкм, электронно-плотный. Наружный слой оболочки семенника, толщиной 2.1 мкм, образован рыхло организованными волокнами межклеточного матрикса, которые характеризуются едва заметной поперечной исчерченностью. Семенники заполнены зрелыми сперматозоидами и более крупными сперматидами (Рисунок 26А).

От каждого семенника отходит отдельный семяпровод (*vas efferens*). В составе стенки семяпровода отчетливо определяются три слоя (Рисунок 25В). Внутренний слой, толщиной 0.6 мкм, представляет собой вакуолизированную мускулатуру с многочисленными длинными тонкими отростками, между

которыми наблюдаются сперматозоиды (Рисунок 26Б). Средний слой стенки семяпровода, толщиной 0.7 мкм, образован филаментами межклеточного материала, визуальнo такими же, из которых состоит внешний слой оболочки семенника. Третий слой образован мышечной тканью, которая вблизи семенника наблюдается в виде отдельных мелких фрагментов. По мере отдаления от семенника протяженность этих фрагментов увеличивается, и их толщина тоже возрастает, достигая 2.1 мкм. Также, в отдалении от семенника на наружной поверхности стенки семяпровода наблюдается рыхлый слой межклеточного материала, толщиной до 0.5 мкм. После проникновения в генитальную оболочку семяпроводы *vasa eferentia* сливаются и образуют единый семяпровод (*vas deferens*). В стенке семяпровода мы обнаружили одно ядро вытянутой формы, размерами 41 x 11.5 мкм, с одним ядрышком, диаметром 8.6 мкм (Рисунок 25Б).

Цементные железы, размерами 210 x 140 мкм, располагаются позади семенников и на парафиновых препаратах окрашиваются в более яркий красно-оранжевый цвет, а на полутонких срезах – в синий. На одном срезе мы могли наблюдать максимум шесть цементных желез овальной или вытянутой формы, слегка деформированных от взаимного сдавливания (Рисунок 27А, 28А). Каждая из желез организована в виде симпласта и включает до семи-восьми ядер неправильной формы, диаметром до 15 мкм, располагающихся по периферии железы (Рисунок 28Г, Д). Цитоплазма желез на электронных фотографиях выглядит как относительно гомогенная масса умеренной электронной плотности с небольшими уплотнениями. По периферии цементных желез выявляются каналцы гранулярной эндоплазматической сети. Секрет в виде электронно-плотных слегка угловатых гранул, диаметром около 1 мкм, обнаруживается в цитоплазме как в виде единичных гранул, так и в виде их массивных скоплений (Рисунок 28В).

Каждая цементная железа окружена двухслойной оболочкой (Рисунок 28Б). Внутренний слой оболочки сплошной, относительно равномерной толщины и состоит из рыхлой хлопьевидной субстанции, которая напоминает межклеточный матрикс. Внешний слой более плотный, не сплошной и выявляется в виде узких

протяженных фрагментов. На внешней поверхности этих фрагментов также наблюдались элементы межклеточного матрикса.

От каждой цементной железы отходит отдельный проток. После проникновения в генитальную оболочку протоки цементных желез расширяются, образуя цементные резервуары, диаметром до 85 мкм, и открываются в пенис. Резервуары полностью, за исключением небольших просветов, заполнены гранулами секрета (Рисунок 27А).

Большая часть органов нижней трети репродуктивной системы, располагающихся позади цементных желез (цементные резервуары, семяпровод (*vas deferens*) с семенным пузырьком (расширенной частью *vas deferens*), сумка Сэффтигена, и проксимальная часть пениса), окружены генитальной оболочкой (Рисунок 24, 27, 29Б, В). В ее стенке определяются два слоя: наружный, сократимый, толщиной в среднем 5.3 мкм, и внутренний, цитоплазматический, толщина которого варьирует, достигая в некоторых участках 12.6 мкм. Сократимый слой представлен кольцевыми мышечными волокнами, организованными типично для мышечных элементов скребней (матка, кольцевая мускулатура и т.д.) с включением электронно-плотных септ, отделяющих группы филаментов друг от друга. Цитоплазматический слой генитальной оболочки содержит многочисленные митохондрии. В этом слое вблизи копулятивной бурсы на полутонком срезе обнаружено ядро, диаметром по большей его оси 14.2 мкм (Рисунок 27Б).

Стенка семенного пузырька по своей структуре сходна с таковой семяпровода и также образована модифицированной мышечной тканью и межклеточным матриксом, но по толщине заметно уступает стенке семяпровода. Семенной пузырек полностью заполнен сперматозоидами, на поперечном срезе которых видны жгутики с микротрубочками, организованными по формуле $9 \times 2 + 2$ (Рисунок 26В). Головка сперматозоида (по англоязычной терминологии «ядерно-цитоплазматическое производное «*nucleocytoplasmic derivative*»») в поперечном сечении имеет форму полуовала. По краям головки выявляются скопления

хроматина, а центральная ее часть пересекается жгутиком, рядом с которым заметны относительно крупные гранулы.

Сумка Сэффтигена (Рисунок 24, 27А, 29А, В) располагается в верхней части генитальной оболочки. Она заполнена хлопьевидным материалом умеренной электронной плотности, который на полутонких срезах окрашивается в бледно-голубой цвет. Стенка сумки сплошная, но, как и стенка генитальной оболочки, организована двумя слоями: внешним сократимым и внутренним цитоплазматическим.

Пенис представляет собой вытянутый мышечный канал, в который впадают семяпровод (*vas deferens*) и протоки цементных желез. В полости пениса наблюдаются сперматозоиды в окружении гранул цементных желез (Рисунок 26Б). Пенис пронизывает верхнюю часть бursы и открывается в ее полость (Рисунок 24).

Бурса (копулятивная бурса по: Parshad, Crompton, 1981) является конечным элементом мужской половой системы и представляет собой полый орган, незамкнутый сверху и снизу. Стенки верхней и нижней частей бursы (термины по: Asaolu, 1981) морфологически различаются (Рисунок 24). Стенка верхней части бursы состоит из рыхлой вакуолизированной ткани, пересеченной многочисленными узкими сгущениями ее содержимого (мышечными «стойками» по: Asaolu, 1981) (Рисунок 31А). Толщина этой стенки составляет в среднем 18.2 мкм. Стенка нижней части бursы тоньше и не превышает в толщину 15 мкм (Рисунок 31). Она представляет собой модифицированный тегумент, о чем свидетельствуют срезы его поперечно-полосатого слоя, включающего инвагинаты наружной цитоплазматической мембраны (Рисунок 30Г), а также многочисленные ядра, по форме и размерам аналогичные ядерным фрагментам тегумента (Рисунок 31, 32Б). Стенки обеих частей стенки бursы подстилаются узким мышечным слоем.

4.5 Тканевая организация ранней акантеллы

Скребней, полученных в экспериментах (Рисунок 33), мы дифференцировали на основании классификации Баттерворт (Butterworth, 1969) с изменениями. В настоящей работе рассматриваются ранние, средние (без дополнительного деления), поздние акантеллы и цистаканты. Основными признаками для дифференцировки личиночных стадий скребней были выбраны форма тела и степень развития хоботка:

1. Ранняя акантелла имеет округлую форму, в полости тела большое количество недифференцированных клеток.
2. Средняя акантелла характеризуется вытянутой формой, закладкой внутренних органов и постепенным вытягиванием хоботка.
3. Поздняя акантелла непрерывно растет, утолщается, начинает вытягивать хоботок.
4. Цистакант – устойчивая стадия со втянутыми передним и задним концами тела, инвазионная для окончательного хозяина.

Самая ранняя исследованная стадия, ранняя акантелла, была получена при вскрытии дальневосточного водяного ослика на пятнадцатые сутки после заражения. Ее размеры составляют 162.7 x 102.8 мкм, форма – овальная или слегка вытянутая (Рисунок 34). Снаружи она окружена слоем аморфного рыхлого материала умеренной электронной плотности, толщиной до 0.3 мкм. Поскольку этот материал располагается на некотором расстоянии от тегумента и не связан с его поверхностью, мы предполагаем, что он является предшественником наружного слоя будущей цисты. На свето-микроскопическом срезе в теле ранней акантеллы отчетливо распознаются две зоны: периферическая («кортекс» по терминологии ранних авторов (Nicholas, 1967) или будущий тегумент) и центральная или клеточная зона. Тегумент характеризуется ярко выраженной асимметрией: на срезе с одной стороны его толщина не превышает 6.6 мкм, с другой достигает 40.2 мкм (Рисунок 34). В расширенной части тегумента располагаются гигантские не фрагментированные ядра. Поверхность тегумента представлена покровным комплексом, толщиной 0.1 мкм. В тегументе отчетливо

выделяется лишь один поверхностный слой (будущий поперечно-полосатый), толщиной 0.8 мкм (Рисунок 35). Основными элементами этого слоя являются многочисленные инвагинаты наружной плазматической мембраны тегумента. Устья многих инвагинатов расширены до 0.08 мкм. Ширина инвагинатов на большем их протяжении колеблется в пределах 0.1 – 0.2 мкм, тогда как диаметр их погруженных (терминальных) участков, расширенных в виде везикул, достигает 0.4 мкм. Эти участки инвагинатов в совокупности могут рассматриваться как самостоятельный везикулярный слой. Во многих случаях элементы везикулярного слоя содержат аморфный материал умеренной или высокой электронной плотности.

Остальная часть тегумента представляется единым массивом, не разделенным на слои. Наиболее многочисленными элементами тегумента являются округлые вакуоли, ограниченные мембраной. Они содержат массивные скопления электронно-плотных гранул и небольшое количество аморфного материала умеренной электронной плотности (Рисунок 35, 36). Диаметр вакуолей составляет 0.7–1.9 мкм. Как правило, содержимое занимает центральные части вакуолей, а их периферические участки полностью или частично свободны от него. Вакуоли более или менее равномерно распределены по всей толще кортекса, однако в его отдельных участках образуют скопления, где сливаются друг с другом. Из органелл в тегументе определяются только овальные митохондрии, диаметром 0.33 мкм.

Клеточная зона ранней акантеллы неоднородна, между отдельными клетками, содержащими одно, реже два-три ядра, (или в отдельных случаях, между группами клеток) наблюдаются пространства (Рисунок 34, 37, 38). Не исключено, что они могли образоваться в процессе препарирования. На одном срезе в клеточной зоне обнаруживается до 65 клеток, которые можно визуально разделить на 2 модификации. В центре ранней акантеллы располагается скопление более мелких клеток, диаметром от 3.9 до 10.4 мкм; межклеточные пространства в этой группе клеток относительно узкие. Это скопление окружено более крупными клетками, диаметром до 20.9 мкм, межклеточные пространства

между которыми заметно шире, чем в центральном скоплении. В межклеточных пространствах наблюдается материал неясной природы. Клетки, располагающиеся в непосредственной близости к кортексу и, вероятно, представляющие собой формирующуюся мускулатуру, связаны с тегументом многочисленными межклеточными контактами. На полутонких срезах эти клетки характеризуются более светлой цитоплазмой и при окрашивании приобретают фиолетовый оттенок, в то время как центральные клетки – темного синего цвета.

4.6 Тканевая организация средней акантеллы

Размеры средней акантеллы (30–35 суток со дня начала эксперимента) составляют 426.0 х 98.6 мкм (Рисунок 39 – 41). По сравнению с ранней акантеллой она характеризуется более удлинённой формой и формирующейся двуслойной цистой (Рисунок 42). Толщина наружного слоя цисты уже достигает 0.5 мкм. В его составе определяются рыхлый материал умеренной электронной плотности, мелкие везикулы и электронно-плотные гранулы. Внутренний слой цисты, состоящий из рыхлого электронно-плотного материала, только начинает формироваться, и его толщина не превышает 0.08 мкм (Рисунок 42А). В пространстве между цистой и поверхностью акантеллы в отдельных участках наблюдается материал в виде концентрических замкнутых мембран произвольной формы (Рисунок 42Б). Тегумент средней акантеллы представляет собой пласт цитоплазмы, толщиной в разных участках от 7 до 39 мкм. В составе тегумента распознаются только поперечно-полосатый и везикулярный слои, образованные инвагинатами наружной плазматической мембраны (Рисунок 42). В ампуловидных расширениях погруженных участков инвагинатов заметны скопления рыхлого материала умеренной плотности. По всей вероятности, этот материал впоследствии выделяется на поверхность тегумента и включается в состав цисты. Другие слои в составе тегумента по-прежнему не определяются.

Крупные вакуоли (до 2.2 мкм в диаметре) заполнены не полностью, содержимое большинства из них представлено преобладающим аморфным материалом умеренной электронной плотности и менее многочисленными

электронно-плотными гранулами (Рисунок 42, 43). Некоторые вакуоли выглядят частично опустошенными. Похожие вакуоли, но без содержимого или с минимальным его количеством, отмечаются вблизи везикулярного слоя, причем нередко они сливаются с элементами слоя, т.е. с расширенными терминальными участками инвагинатов наружной плазматической мембраны тегумента.

Во многих случаях вакуоли, заполненные лишь частично, в толще тегумента контактируют с концентрическими цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума (Рисунок 42В, Г). Как правило, такие цистерны образуют скопления неправильной овальной или ромбовидной формы, и максимальный размер таких скоплений составляет 5.8 x 1.2 мкм.

Гигантские ядра тегумента располагаются в его толще (Рисунок 44). В тегументе средних акантелл были отмечены преимущественно гигантские ядра вытянутой формы, размерами до 35 мкм по большей оси. Ядрышек в гигантских ядрах не обнаружено, кариоплазма гомогенная. Помимо этого, были найдены ядра, отличающиеся от вышеописанных неправильной формой и наличием многочисленных лопастных отростков.

На стадии средней акантеллы мышечные цитоны располагаются по периметру акантеллы сразу под тегументом (Рисунок 39, 43). В световом микроскопе можно наблюдать как эти цитоны соединены друг с другом тонкими цитоплазматическими мостиками. В клетках продольной мускулатуры ядра одинаковой формы и размера, количество ядрышек варьирует от 1 до 4. На одном срезе мы могли наблюдать максимум 7 мышечных ядер.

На переднем конце тела становятся заметны зачатки хоботка, хоботкового влагалища и головного ганглия (Рисунок 40, 41). Хоботок располагается внутри тела и имеет зачатки хоботковых крючьев, которые выглядят как округлые «вздутия» диаметром в среднем 7.7 мкм, окрашивающиеся на светомикроскопических препаратах менее интенсивно, чем окружающая их ткань. В стенке хоботкового влагалища четко определяются два слоя, которые на этой стадии практически не отличаются друг от друга и представляют собой тонкие мышечные тяжи, обволакивающие хоботок и головной ганглий. В каждом из

слоев хоботкового влагалища мы обнаруживали вытянутые ядра, достигающие 12.5 мкм в длину. Такое же ядро было обнаружено близ хоботка в лигаменте, который также представляет собой тонкий мышечный тяж (Рисунок 41).

Головной ганглий, размерами 30.0 х 27.1 мкм располагается у дна хоботкового влагалища, в характерном месте расположения такового у взрослых червей (Рисунок 40, 41). Его структура неоднородна, крупные клетки (так называемые, обкладочные), локализуются по периферии ганглия, в то время как в центре находятся мелкие образования, возможно, представляющие собой отростки клеток – элементы будущего нейропиля.

У самцов парные семенники (до 60.4 мкм в длину) располагаются непосредственно под хоботковым влагалищем и имеют характерную овальную форму, слегка деформированную на срезах (Рисунок 40, 41). На светомикроскопических препаратах едва заметна тонкая оболочка семенника. В семенниках отчетливо выделяется множество клеток с нечеткими границами, большую часть которых занимает ядро округлой формы, диаметром в среднем 5.6 мкм с крупным ядрышком до 2.6 мкм в диаметре. Между клетками наблюдаются небольшие пространства, вероятно, образовавшиеся в процессе препарирования.

Под семенниками располагаются многоядерные зачатки цементных желез, максимальные размеры которых составляют 30.9 х 12.1 мкм (Рисунок 41). Диаметр округлых ядер в железах достигает 4 мкм, а ядрышек в них – 2.3 мкм.

В нижней трети половой системы заметны зачатки верхней и нижней частей бурсы, которые имеют характерное расположение.

4.7 Тканевая организация поздней акантеллы

Поздние акантеллы (Рисунок 45) получены на 39–40-е сутки со дня начала эксперимента. Их размеры составляют в среднем 843.2 х 172.8 мкм, толщина тегумента варьирует от 17.4 до 37.0 мкм. Инвагинаты наружной цитоплазматической мембраны тегумента, образующие поперечно-полосатый слой, по-прежнему расширены, но в меньшей степени, чем на предшествующей стадии (0.11 – 0.19 мкм в диаметре). Скребень окружен цистой, состоящей из двух

четких слоев: наружного, рыхлого, толщиной 0.57 мкм, и внутреннего, толщиной 0.12 мкм (Рисунок 46). В составе наружного слоя цисты определяются рыхлый материал, везикулы, диаметром около 33 нм, и мелкие электронно-плотные гранулы. Внутренний слой цисты аморфный, электронно-плотный, его формирование, как и внешнего слоя цисты, предположительно происходит за счет материала, выделяемого через инвагинаты наружной мембраны тегумента, которые открываются на поверхность порами диаметром 0.11 мкм. Терминальные участки инвагинатов расширены и образуют везикулярный слой тегумента. Некоторые инвагинаты содержат небольшие скопления плотного аморфного материала, сходного с материалом, образующим внутренний слой цисты, а также мелкие везикулы, по морфологии сходные с везикулами, обнаруженными в наружном слое цисты.

На стадии поздней акантеллы уже определяются формирующиеся слои тегумента будущего цистаканта, при этом войлочно-волокнистый слой окрашивается интенсивнее радиально-волокнистого. На рисунках 47 и 48 видны отдельные фрагменты ядер, уже отделившихся от «родительского» древовидного ядра, длина которого достигает 60 мкм.

Субтегументальная мускулатура на этой стадии сохраняет синцитиальное строение (Рисунок 49). В ядрах миоцитов обращают на себя внимание крупные ядрышки, размерами до 5.2 мкм; материал ядрышек гомогенный, высокой электронной плотности.

У поздней акантеллы наблюдается зачаток апикального органа (Рисунок 50). На этой стадии он представляет собой три рядом расположенных ядра с крупными ядрышками.

У самцов на стадии поздней акантеллы определяются некоторые органы половой системы. В частности, наблюдается образование, по характерной форме и рыхлой структуре его стенки напоминающее бурсу, и поперечный срез пениса, проникающего в бурсу (Рисунок 48А). Мышечные «стойки» стенки бursы еще до конца не сформированы, а в нижней части бursы определяются ядра, размерами 8.5 мкм (Рисунок 48Б). На свето-микроскопическом препарате пенис не

отличается от такового у взрослых особей. Также определяются развивающиеся цементные железы, имеющие неровную поверхность и гомогенную структуру. Цементные железы у поздних акантелл, как и у взрослых самцов, окрашиваются довольно ярко.

4.8 Тканевая организация цистаканта

Самая поздняя стадия скребня, полученная нами в эксперименте – цистакант (60–65 дней со дня начала эксперимента). Передний и задний конец цистаканта втянуты, из-за чего внутренние органы сжаты и в некоторой степени деформированы (Рисунок 51).

Размеры исследованных цистакантов в среднем составляют 803.3 x 390.6 мкм. Цистаканты окружены двуслойной цистой, имеющей толщину около 0.45 мкм (Рисунок 52). Ее структура более плотная по сравнению с цистой на предыдущих стадиях. Наружный слой цисты состоит из хаотично расположенных фрагментов мембран и материала умеренной электронной плотности в виде мелких гранул, среди которых рассеяны более крупные овальные гранулы диаметром до 0.05–0.06 мкм по большей оси. Их содержимое гомогенное, а плотность варьирует от умеренной до высокой. Внутренний слой цисты имеет толщину 0.056 мкм и образован аморфным материалом относительно высокой электронной плотности.

Тегумент метасомы покрыт слоем гликокаликса, толщиной 0.3 мкм, образованным аморфным материалом умеренной электронной плотности, в котором располагаются мелкие светлые участки. У нескольких цистакантов целостность цисты была нарушена. В этих случаях гликокаликс располагался на некотором расстоянии от тегумента, но сохранял непрерывный контакт с цистой (Рисунок 53). Изменения в строении тегумента этих цистакантов не обнаружены.

В тегументе выделяется покровный комплекс, все морфологически различающиеся слои и элементы, характерные для тегумента акантоцефалов: поперечно-полосатый, везикулярный, войлочно-волокнистый, радиально-

волокнистый и трубчатый, а также лакуны, не определявшиеся визуально на более ранних стадиях развития, и уже фрагментированные ядра (Рисунок 54, 55).

Инвагинаты наружной мембраны приобретают форму ампул с узким горлышком: на большем своем протяжении они не расширены и образуют поперечно-полосатый слой тегумента. Расширения их терминальных участков (до 0.32), образуют везикулярный слой тегумента.

Основу войлочного-волокнистого слоя (4–6 мкм в толщину) представляют многочисленные волокна, организованные в четыре подслоя, как и у взрослых скребней (Рисунок 56). Толщина каждого подслоя варьирует в пределах от 0.8 до 1.7 мкм.

Радиально-волокнистый слой на стадии цистаканта, как и у взрослых скребней – наиболее толстый из всех слоев тегумента: его толщина составляет в среднем 50 мкм. В этом слое уже хорошо определяются волокна, располагающиеся в радиальном направлении, а также фрагментированные ядра, мелкие липидные капли и лакуны. Ядерные фрагменты сконцентрированы в дистальной и центральной частях слоя, часто граничат с лакунами и, чаще, находятся друг от друга на некотором расстоянии, но встречаются и расположенные близко друг к другу. В некоторых из ядер наблюдаются от 1 до 4 ядрышек. В ряде случаев во фрагментах ядер наблюдается удлинение ядрышек и образование своеобразной центральной «перетяжки» между двумя их половинами, что может свидетельствовать о начинающемся разделении ядрышек.

В тегументе обнаружено огромное количество липидных капель, диаметром 0.7–3.5 мкм, их электронная плотность типично высокая (Рисунок 54, 55). Лакуны тегумента цистакантов по своей морфологии и на свето-микроскопических, и на электронно-микроскопических препаратах идентичны таковым взрослых скребней (Рисунок 54).

Лемниски на свето-микроскопических препаратах деформированы в связи с их сдавливанием при инвагинации обоих концов тела цистаканта (Рисунок 51). Гомогенная структура лемнисков свидетельствует о их неполном развитии. Радиальные волокна и лакуны не выявляются, однако отчетливо видны ядра.

У цистакантов-самок обнаруживаются яйцевые шары с их характерной морфологией, размерами 41.1 x 30.9 мкм, но в меньшем количестве, нежели у взрослых особей (Рисунок 51, 57). В яйцевых шарах наблюдаются оба синцития (соматический и оогониальный) и ооциты. Оогониальный синцитий окрашивается более интенсивно, чем соматический, и содержит в своем составе ядра и кортикальные гранулы. Наблюдается процесс отделения ооцитов от герминативного синцития (Рисунок 57А). Таким образом, на светомикроскопических препаратах общая морфология яйцевых шаров цистакантов не отличается от таковой взрослых скребней.

ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследованные скребни *A. tenuirostris* по своим размерным характеристикам не отличаются от первоописанных (Ахмеров, Домбровская-Ахмерова, 1941).

Хоботковое влагалище окружает хоботок и головной нервный ганглий. Стенка хоботкового влагалища исследованных скребней состоит из двух мышечных слоев, что характерно для представителей отряда Echinirhynchida (Петроченко, 1956).

На свето-микроскопических и гистологических препаратах из всех составляющих нервной системы взрослых скребней удалось идентифицировать только головной нервный ганглий, располагающийся на дне хоботкового влагалища. Обкладочные нейроны, составляющие периферическую часть ганглия, напоминают описанные у *Echinorhynchus gadi* (Голубев, 1982). Учитывая тот факт, что они имеют наибольшие размеры относительно остальных клеток ганглия, их также можно отождествить с нейронами типа «А» в головном ганглии скребня *Moniliformis moniliformis* (Budziakowski et al., 1984).

5.1 Тегумент

Тегумент скребней *A. tenuirostris* в целом устроен так же, как и у других представителей класса Palaeacanthocephala за исключением некоторых особенностей. Например, волокна войлочного-волокнистого слоя тегумента расположены более рыхло, нежели у скребня *Polymorphus strumosoides*, паразитирующего в птицах отряда Anseriformes (пластинчатоклювые) (Никишин, 2004б). Это отличие характерно как для взрослых особей скребней, так и для цистакантов. Возможно, эта особенность строения покровов связана с особенностью жизненного цикла исследованного скребня, паразитирующего в рыбах, тогда как большинство представителей класса Palaeacanthocephala паразитируют в теплокровных животных, в желудочно-кишечном тракте которых паразит испытывает существенно большие механические воздействия, чем в рыбе.

Еще одной особенностью является визуальное отсутствие везикулярного слоя у взрослых скребней *A. tenuirostris*. Поскольку элементы везикулярного слоя представляют собой расширенные погруженные части инвагинатов наружной мембраны тегумента, участвующие в интенсивном выделении некоторых материалов на поверхность тегумента на определенных стадиях жизненного цикла, их отсутствие у взрослых скребней свидетельствует о снижении или даже о прекращении этой функции. При этом сужение просвета инвагинатов, вероятно, не препятствует поглощению пищевых субстанций, как и выполнению других функций тегумента.

Во многих случаях лакуны в радиально-волокнистом слое тегумента скребней *A. tenuirostris* полностью или фрагментарно ограничены некими элементами, на срезах напоминающими волокна. Говоря о системе лакун в тегументе скребней, нередко используются термины «каналы лакунной системы» и «лакунные каналы» (Miller, Dunagan, 1985). Тем не менее, термин «каналы» предусматривает наличие ограничивающих структур, однако авторы о них не упоминают. Кромптон (Crompton, 1963) также пишет о лакунной системе, которая состоит из двух слоев лакунных каналов, не окруженных «сплошными стенками», тем не менее, на его рисунках мы видим четкую границу изображенных лакун. Другие авторы, подчеркивая отсутствие стенок у лакунных «каналов», либо отмечают, что они ограничены «слоем рыхло уложенных умеренно электронно-плотных волокон» (Бобровских, 1992), либо определяют лакуны как пространства между пучками радиальных волокон (Барабашова, 1971). Скопления упомянутых волокнистых элементов были обнаружены по границе лакун у нескольких видов скребней (Никишин, 2004б). Тем не менее, рассматривать эти элементы как радиальные волокна вряд ли возможно по двум причинам: во-первых, они ограничивают лакуны с разных сторон, а во-вторых, морфологически существенно отличаются от других волокнистых элементов тегумента. С другой стороны, отсутствие стенок у лакун или же их фрагментарность не соответствует взгляду на систему лакун как на гидростатический скелет тегумента. Наличие в их содержимом гликогена и липидных капель (обзор литературы приведен в:

Никишин, 2004б, Табл. 1) свидетельствует об их роли в транспортировке питательных веществ.

Общеизвестно явление фрагментации ядер тегумента в процессе развития, характерное для представителей классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala* (Van Cleave, 1928; Петроченко, 1956; Богоявленский, Иванова, 1978; Miller, Dunagan, 1985; и др.). Ранее была высказана гипотеза об умножении количества ядер в результате амитоза (Петроченко, 1956), однако доказательств такого типа деления до сих пор не получено. Микроскопическое описание процесса фрагментации в литературе также отсутствует. Особый интерес вызывает распределение генетического материала изначального ядра между его фрагментами.

Биологический смысл явления фрагментации ядер остается неясным. Возможно, случаи «типичной фрагментации» можно рассматривать как механизм оптимизации контроля над обменными процессами, происходящими в тегументе в период многократного увеличения его объема по мере формирования цистаканта. Косвенным доказательством этого предположения является постоянное количество (обычно шесть) не фрагментированных, но гигантских, ядер в тегументе скребней класса *Eoacanthocephala* (Miller, Dunagan, 1985): эти скребни по сравнению со многими представителями других классов, отличаются небольшими размерами. Подтверждением этой гипотезы является недавнее описание своеобразных «ядерных сетей» в тегументе представителей *Archiacanthocephala* и *Palaeacanthocephala*, образующихся в результате неполной фрагментации ядер (Никишин, Пономарев, 2023). Следует подчеркнуть, что авторы давно отмечали наличие сохраняющихся связей между ядерными фрагментами у представителей обоих классов (Graybill, 1902; Van Cleave, 1928; и др.) Результаты нашего исследования не противоречат этой гипотезе.

По некоторым данным фрагментация ядер происходит на завершающем этапе развития паразита в промежуточном хозяине (Uznanski, Nickol, 1980). У исследованных нами скребней фрагментация ядер тегумента наблюдалась на стадиях средней/поздней акантеллы. В то же время нами впервые отмечен

вышеупомянутый феномен отшнуровки от фрагментированных ядер мелких фрагментов в тегументе взрослых скребней. В отличие от «типичной фрагментации» эти фрагменты отшнуровываются от ядер полностью, поэтому гипотеза о «ядерных сетях» в этих случаях неприменима.

Морфология трубчатого слоя дает основания предполагать наличие активных обменных процессов между тегументом и подлежащими структурами. Об этом свидетельствуют расширения инвагинатов внутренней мембраны тегумента и находящиеся в них мелкие плотные гранулы. Такие же гранулы рассеяны в толще межклеточного материала, что позволяет предположить их транспорт между тегументом и «полостью» тела. Похожее явление наблюдалось ранее у скребней *Filicollis anatis* и *Polymorphus magnus* (Никишин, 2004б), но у этих видов диаметр подобных элементов, предположительно липидных капель, варьировал в более широких пределах, чем у исследованных нами скребней. Интересно, что во всех случаях электронно-плотные элементы наблюдались только у взрослых скребней. Если предположение о липидной природе этих капель верно, то, учитывая высокое содержание липидов в тегументе скребней, можно предполагать их миграцию из тегумента в «полость» тела.

5.2 Женская половая система

Исследованные самки скребня *Acanthocephalus tenuirostris* являются вполне зрелыми. Об этом свидетельствует наличие зрелых яиц, которые наблюдались как в матке, так и в «полости» тела самок.

Полученные результаты подтверждают существующие представления о составе яйцевых шаров из герминативного (оогониального) и соматического компонентов, а также ооцитов разной степени зрелости (Crompton, 1985; и др.). Соматический компонент предположительно организован в виде синцития. Хотя в его составе на одном срезе всегда наблюдалось только одно ядро (либо ядра вообще не наблюдались), мы сохраняем за ним устоявшийся термин «синцитий», предполагая, что дальнейшие исследования серийных срезов смогут подтвердить

предполагаемый синцитиальный характер соматического компонента яйцевых шаров.

У скребней *Moniliformis moniliformis* и *Polymorphus minutus* в составе соматического синцития авторы выделяют медуллярную и кортикальную зоны, а также слой довольно длинных микроворсинок на поверхности яйцевого шара (Crompton, Whitfield, 1974). У исследованных скребней типичных микроворсинок не обнаружено, как и вышеупомянутого деления на зоны. Отмеченные различия в организации соматического синцития, возможно, обусловлены разным возрастом исследованных скребней или являются видовыми особенностями.

Герминативный компонент, по общепринятому мнению, также имеет синцитиальную организацию (Marchand, Mattei, 1980; и др.). В нашем исследовании в центральных участках яйцевых шаров герминативный компонент в большинстве случаев организован в виде симпласта. Однако в периферических участках незадолго до обособления от него ооцитов этот компонент однозначно является синцитием.

Примечательной особенностью яйцевых шаров скребня *A. tenuirostris* является наличие ооцитов, которые покрыты оболочкой оплодотворения. Этот факт подтверждает имеющееся мнение об оплодотворении яйцеклеток еще до отделения их от яйцевых шаров (Meyer, 1933; Иванова-Казас, 1975; Crompton, 1985; и др.). Дополнительным аргументом в пользу этого мнения являются обнаруженные нами фрагменты жгутиков спермиев в просветах соматического синцития. Однако, мы не наблюдали свободных ооцитов в «полости» тела исследованных скребней, в отличие, например, от скребня *Pallisentis golvani*, у которого они были отмечены (Marchand, Mattei, 1976). Тем не менее, имеющиеся немногочисленные данные не позволяют исключить возможность отделения ооцитов от яйцевых шаров и их последующее оплодотворение, как предполагают другие авторы (Van Cleave, 1953; Nicholas, Hynes, 1963; Guraya, 1969; Anantaraman, Subramoniam, 1975; и др.).

Процесс формирования оболочки оплодотворения ранее был описан на примере скребня *Breizacanthus* sp. (Marchand, Mattei, 1980). Было показано, что

оплодотворение происходит после отделения ооцита от яйцевого шара. Формирование оболочки оплодотворения из содержимого кортикальных гранул яйцеклетки завершает этот процесс. У исследованных нами скребней слияние половых клеток и, соответственно, образование оболочки оплодотворения вокруг зиготы происходит в период, когда яйцеклетки находятся в составе яйцевых шаров. Процесс образования оболочки оплодотворения был сходен с аналогичными процессами, описанными у *Breizacanthus* sp. и *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Marchand, Mattei, 1980; Peters et al., 1991; соответственно). Во всех случаях формирование оболочки оплодотворения начинается с выделения на поверхность зиготы содержимого кортикальных гранул и отложения его на поверхности в виде толстых массивов. По мере слияния этих массивов в единую оболочку, их толщина заметно уменьшается. При этом механизм выделения содержимого кортикальных гранул на поверхность зиготы остается неясным. В дальнейшем электронная плотность материала, который образует оболочку оплодотворения, несколько снижается, а на ее поверхности образуется тонкий слой более высокой электронной плотности. Двуслойный характер оболочки оплодотворения, окружающей некоторые зиготы отмечен нами впервые. Эта двуслойная оболочка напоминает скорлупу яйца на начальном этапе ее образования, описанном у скребня *Arhythmorhynchus petrochenkoi* (Никишин, 1995). Наружный электронно-плотный слой оболочки оплодотворения, вероятно, представляет собой элемент E1 скорлупы зрелых яиц (Marchand, 1984; Никишин, 1995). Таким образом, можно отметить, что по крайней мере в некоторых случаях у скребней исследуемого вида эмбриональные оболочки начинают формироваться еще в период нахождения зиготы в составе яйцевого шара. Этот вывод вполне согласуется с обнаружением в составе яйцевых шаров развивающихся эмбрионов, приступивших к дроблению.

В яйцевых шарах *A. tenuirostris* мы не обнаружили ооцитов в состоянии атрезии, которые дегенерируют в случае отсутствия оплодотворения, как это отмечено некоторыми авторами (Crompton, Whitfield, 1974; Parshad, Guraya, 1978; Marchand, Mattei, 1980).

Второй особенностью яйцевых шаров скребня *A. tenuirostris* является наличие в них единичных оплодотворенных ооцитов, претерпевших как минимум несколько делений дробления. О начавшемся развитии эмбрионов свидетельствует их удлинённая форма, характерная для созревающих яиц и просветы между клетками, хотя явные признаки инволюции в эмбрионе не наблюдаются. Не ясно, является ли нормой задержка отделения развивающихся эмбрионов от яйцевых шаров или же она вызвана механическими причинами или является следствием некоторой аномалии в их функционировании.

Стенки выводных путей *A. tenuirostris* (маточного колокола, яйцеводов и матки) образованы модифицированной мышечной тканью. Характерной особенностью этой ткани является организация миофиламентов в виде пласта в ее внешней части (наружном слое). Почти такое же строение имеет стенка лигамента скребня *Neoechinorhynchus beringianus*, которая отличается только тем, что в стенке лигамента миофиламенты организованы в виде отдельных зон, перемежающихся цитоплазматическими участками без миофиламентов (Кусенко, Никишин, 2017), а не в виде сплошного пласта, как было показано в нашем исследовании. У стенок выводных путей обнаружены прилегающие скопления межклеточного филаментного матрикса, что было вполне ожидаемо. У скребня *Moniliformis moniliformis* в составе стенки матки были описаны три слоя: наружный мышечный, средний цитоплазматический и внутренний тонкий, фиброзный. Похожее строение имеют и стенки лигаментных мешков (Asaolu, 1980). Однако, у исследованных нами скребней слой межклеточного матрикса обнаружен как на внешней поверхности яйцевыводящих путей (главным образом, матки) так и на внутренней. Однако в первом случае (близ мышечных элементов) этот слой был развит значительно лучше. Очевидно, что межклеточный матрикс, не являясь составной частью стенок элементов половой системы, тем не менее, связан с ними. Было показано, что его синтез характерен для клеток субтегументальной мускулатуры (Никишин, 2004a) и для лигамента (Кусенко, Никишин, 2017), поскольку у скребней, как известно, отсутствует соединительная ткань. Основываясь на этом, можно выдвинуть предположение, что все ткани

скребней, включающие миофиламенты, специализированы не только к сократительной функции, но и к синтезу межклеточного матрикса.

Ранее на примере скребней *Moniliformis moniliformis* и *Paratenuisentis ambiguus* было показано, что матка представляет собой двоядерный синцитий соответственно (Asaolu, 1980; Herlin, Röhrig, 2003) (хотя, с позиций строгой гистологии, такая организация является двоядерным симпластом). По своему ультратонкому строению обнаруженное ядро стенки матки сходно с таковыми гигантских мышечных (ретикулярных) клеток, которые располагаются в основании пресомы скребня *Filicollis anatis* (Никишин, 2000, 2004a). В обоих случаях для ядер характерны относительно крупные размеры, большие четкие ядрышки, отсутствие значительных скоплений гетерохроматина и признаки «ядерной секреции» плотного материала. Предполагается, что этот секретируемый материал откладывается на внутренней поверхности внутренней ядерной мембраны, в дальнейшем выделяется через ядерные поры в цитоплазму и перемещается к миофиламентам в периферические участки клетки (симпласта) (Никишин, 2000, 2004a). Вероятно, подобный процесс происходит и в ядре (ядрах) стенки матки. В обнаруженном ядре наблюдается и слой материала на внутренней поверхности ядерной оболочки, и полоска похожего материала в цитоплазме вокруг него. Осталось неясным, характеризуются ли подобными особенностями ядра других отделов яйцевыводящих путей.

Биологический смысл «ядерной секреции» также остается неясным; для его точного определения необходимы специальные исследования. Можно лишь предположить, что секретируемый материал представляет собой скопление субъединиц рибосом (Ченцов, 2005).

При описании органов половой системы самок скребней в разных публикациях нередко используют термин «синцитий», что не всегда приемлемо. Как минимум, во многих, если не во всех случаях стенки этих органов организованы в виде типичных симпластов с расположением ядер в сплошном пласте цитоплазмы, а не в отдельных цитоплазматических «карманах» (цитонах), как это наблюдается у синцитиев. У скребней типичные синцитиальные

структуры нами не наблюдались; лишь иногда в некоторых яйцевых шарах организация соматического и/или, еще реже, герминативного, компонентов приближалась к синцитиальной.

5.3 Мужская половая система

Мужская половая система скребня *Acanthocephalus tenuirostris* по своим количественным и качественным характеристикам сходна с таковой других представителей класса Palaeacanthocephala (Петроченко, 1956; Miller, Dunagan, 1985). В ее составе можно выделить два семенника, два семяпровода (*vasa efferentia*), которые после проникновения в генитальную оболочку сливаются в единый проток (*vas deferens*), цементные железы, сумку Сэффтигена, копулятивную бурсу и пенис.

Для некоторых скребней, в частности видов рода *Acanthocephalus*, включая и исследованный нами вид, в литературе описаны случаи односеменниковости (монорхизма). Эта особенность рассматривается либо как патология (Петроченко, 1956), либо как результат слияния семенников (Bullock, 1962; Fotedar, 1968 (цит. По: Miller, Dunagan, 1985)). В нашем исследовании все самцы имеют по два семенника, которые заключены в двуслойную оболочку. Внешний слой оболочки представляет собой межклеточный матрикс, образованный волокнами, имеющими легкую поперечную исчерченность, поэтому есть основания предполагать их коллагеновую природу. Структура внутреннего слоя не определяется. В то же время можно предположить, что межклеточный матрикс оболочки семенника, а также других оболочек органов половой системы синтезируется мышечными элементами, которые входят в состав их стенок, так как у скребней отсутствует соединительная ткань, и функцию синтеза межклеточного матрикса выполняют исключительно клетки мускулатуры (Никишин, 2004a). Таким образом, внутренний слой оболочки семенников, по всей вероятности, представляет собой видоизмененные мышечные элементы. Не удалось подтвердить мнение о том, что оболочка семенника является выростом

стенки лигамента, как это было предположено для скребня *Moniliformis moniliformis* (Asaolu, 1981).

Согласно имеющимся данным, сперматозоиды у представителей разных классов скребней различаются по строению. Основное различие заключается в ультраструктуре жгутика. Так, у представителей класса *Eoacanthocephala* микротрубочки жгутика организованы по формуле $9 \times 2 + n$, где n варьирует от 0 до 5 (Marchand, Mattei, 1977). У большинства видов из классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala* формула жгутика типичная для «двигательных» ресничек – $9 \times 2 + 2$ (Foata et al., 2012a; и др.). Исключение составляют некоторые представители видов *Illiosentis furcatus*, *Pomphorhynchus laevis* и *Leptorhynchoides plagicephalus* (*Palaeacanthocephala*), у которых центральные микротрубочки единичные или отсутствуют (Marchand, Mattei, 1976; Carcupino, Dezfuli, 1995; Foata et al., 2004, 2012b). У исследованных нами скребней микротрубочки жгутиков сперматозоидов организованы по формуле $9 \times 2 + 2$, что характерно для большинства представителей класса *Palaeacanthocephala*. Тем не менее, в ряде публикаций в формуле жгутиков или ресничек $(9 + 2)$ не уточняется, что периферические элементы имеют в составе двойные трубочки, что может привести к путанице.

Строение головки сперматозоида у исследованного скребня в целом соответствует таковому у сперматозоидов скребней *Acanthocephaloides incrassatus* и *Cavisoma magnum* (Foata et al., 2012a, б). Однако у скребня *A. tenuirostris* мы наблюдали в головке сперматозоида обычно одну, реже две белковые гранулы, тогда как, например, у *Cavisoma magnum* такие гранулы были многочисленными (Foata et al., 2012b).

При изучении мужской половой системы скребней особое внимание исследователей привлекали цементные железы и продуцируемый ими секрет (Dezfuli, 2000b; Dezfuli et al., 1998, 2001). Количество цементных желез является родовым признаком, и согласно Ван Кливу (Van Cleave, 1949) для рода *Acanthocephalus* оно равно шести, что и подтверждают наши исследования. Все цементные железы исследованных нами скребней организованы в виде

симпластов. По этому признаку они сходны с железами скребней *Acanthocephalus anguillae* (Dezfuli et al., 2001) и *Pomphorhynchus laevis* (Dezfuli et al., 1998, 1999). Во всех этих случаях, а также у скребня *A. tenuirostris* ядра цементных желез имеют значительные размеры. Тем не менее, некоторые авторы рассматривают эти ядра как ядерные фрагменты (Dezfuli et al., 1998). В цементных железах исследованных скребней не обнаружено признаков дегенерации ядер, которые были отмечены у других видов (Dezfuli et al., 1998, 2001).

Отличительной особенностью цементных желез исследованных скребней оказалось наличие в их цитоплазме относительно небольшого количества элементов синтетического аппарата (гранулярной эндоплазматической сети и комплекса Гольджи) и секреторных гранул. При этом цементные резервуары были полностью заполнены гранулами секрета, что может свидетельствовать о предшествующей интенсивной выработке секрета. Таким образом, секреторная активность цементных желез у скребней может быть связана с их возрастом или же носить периодический характер и регулироваться по принципу обратной связи.

Согласно данным литературы, цементные железы окружены волокнистой оболочкой, которая связана с лигаментом (Asaolu, 1981; Dezfuli et al., 1998, 2001; и др.). На возможный источник формирования этой оболочки авторы не указывают. У исследованных скребней в составе оболочек всех органов мужской половой системы, включая цементные железы, помимо волокнистого (фиброзного) материала обнаружены мышечные элементы. Однако связь лигамента с оболочками цементных желез, равно как и с оболочками других органов половой системы исследованных скребней не подтверждена. В то же время отрицать эту связь также нет оснований, поскольку лигамент содержит в своем составе миофиламенты (Кусенко, Никишин, 2017). В оболочках цементных желез исследованных скребней мышечный компонент представлен протяженными фрагментами волокон неопределенного направления.

Особый интерес представляет морфология генитальной оболочки. В литературе сведения о тонкой морфологии генитальной оболочки у

представителей класса Palaeacanthocephala отсутствуют. У *Moniliformis moniliformis* (Archiacanthocephala) генитальная оболочка представляет собой стенку из кольцевых мышц, которая включает в себя «крупные вакуолярные пространства» (Asaolu, 1981).

Таким образом, полученные результаты подтверждают мнение о мускулатуре скребней как ткани, выполняющей не только сократительную функцию, но и синтезирующую межклеточный матрикс. При этом, если ранее обе функции связывались с субтегументальной мускулатурой, то полученные результаты позволяют распространить это мнение и на мышечные элементы, которые входят в состав органов мужской и женской половых систем. В то же время полученные результаты не позволили подтвердить существующее мнение о симпластической организации тканей внутренних органов скребней (Вестхайде, Ригер, 2008).

5.4 Личиночные стадии

Эксперименты по заражению скребнями промежуточных хозяев (различных ракообразных) ранее осуществлялись с близкими видами, например, *Acanthocephalus lucii* (Андрюк, 1979). Скребень *A. tenuirostris* со стороны тонкой, ультратонкой морфологии в процессе развития в промежуточном хозяине изучается впервые.

Известно, что ядра тегумента фрагментируются преимущественно на стадиях средней и поздней акантелл. Например, Nicholas (1967) указывает, что кортекс трансформируется в тегумент, сходный со взрослым, на стадии поздней акантеллы. Van Cleave (1928) отмечает, что на этой стадии кортикальные ядра увеличиваются в размере и числе, а также становятся древовидными или делятся амитозом. По другим данным, ядра становятся амебоидными с длинными отростками, которые распадаются и перемещаются в свои надлежащие места (Schmidt, 1985). У *Echinorhynchus lageniformis* ядра становятся дендритными к 22 дню развития в промежуточном хозяине, а распадаются к 25 дню, в то время как полностью сформированный цистакант наблюдается на тридцатый день (Olson, Pratt, 1971). К такому же выводу пришла Butterworth (1969) при изучении

Polymorphus minutus с более протяженным жизненным циклом (в эксперименте 100 – 150 дней при 10 °С от стадии яйца до стадии цистаканта). На стадии средней акантеллы у гигантских кортикальных ядер появляются древовидные отростки, а на стадии поздней акантеллы происходит фрагментация, и отростки впоследствии образуют множество мелких ядер. Однако отмечено, что между ядрами сохраняются тонкие связи, определяемые при электронно-микроскопическом исследовании. Таким образом, к одному из значительных преобразований, маркирующих стадию поздней акантеллы, в том числе и у *Acanthocephalus parksidei* (= *A. dirus*), относят фрагментацию гигантских ядер тегумента (Amin, 1982). При этом фрагментация ядер не является полной, и недавними исследованиями подтверждено, что фрагменты ядер взрослых *Macracanthorhynchus catulinus* и ювенильных *Corynosoma strumosum* также остаются связанными между собой (Никишин, Пономарев, 2023). С этим заключением согласуются результаты нашего исследования скребня *A. tenuirostris*.

Фрагментация ядер у исследованных скребней начинается с процесса приобретения ими древовидной внешности на стадии средней акантеллы и продолжается в виде процесса собственно фрагментации на стадиях средней и поздней акантеллы вплоть до стадии цистаканта. При этом фрагменты ядер, по крайней мере, некоторые из них, остаются связанными друг с другом тонкими отростками.

Ранее было предположено, что посредством подобных связей фрагменты ядер объединяются в своеобразные «ядерные» сети, количество которых соответствует количеству изначальных гигантских ядер. Такая организация ядерного аппарата предположительно позволяет обеспечивать жизнедеятельность тегумента, объем которого многократно увеличивается в период роста скребня в организме окончательного хозяина (Никишин, Пономарев, 2023). Полученные нами результаты не противоречат этому предположению. Анализ имеющихся данных позволяет заключить, что сохранение связей ядерных фрагментов друг с другом в тегументе скребней не зависит от размера паразитов. Можно

предполагать, что эта особенность характерна для тегумента всех представителей классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala*.

Для полностью сформированных цистакантов скребней многих видов характерны неклеточная циста, окружающая паразитов, и утолщенный слой гликокаликса на поверхности их метасомы (Никишин, 2004б; 2018). Цистаканты скребня *A. tenuirostris* не являются исключением, однако размерные характеристики этих структур у них существенно уступают по сравнению с другими видами. Например, у цистаканта *Centrorhynchus milvus* толщина цисты в совокупности с гликокаликсом составляет 1.24 мкм (Marchand, Grita-Timoulali, 1992), а у цистакантов рода *Polymorphus* она достигает 2–4 и более мкм (Никишин, 1986; Никишин и др., 1994). Возникают сомнения, что эти различия обусловлены видовой принадлежностью промежуточного хозяина. Так, толщина цисты, которая окружает цистакантов *A. anguillae* в водяном ослике *A. aquaticus*, колеблется в пределах 1.1–1.6 мкм (Dezfuli, 2000a), а акантелла более крупного скребня *Filicollis anatis*, которая развивается в водяном ослике *A. tschaunensis*, заключена в цисту, толщиной в несколько микрометров (Nikishin, 1992). Поэтому более вероятно, что различия в толщине цисты могут быть обусловлены разными размерами паразитов.

Различаются также сведения о размерах и структуре гликокаликса на поверхности цистакантов. У цистаканта *A. anguillae* толстый слой гликокаликса на поверхности тегумента не отмечен (Dezfuli, 2000a), а на поверхности цистаканта *A. clavula* из *Echinogammarus stammeri* обнаружен «филаментный слой» неопределенной толщины, который авторы рассматривают как остатки цисты после ее отделения от тегумента (Dezfuli et al., 1994). На поверхности цистаканта скребня *Corynosoma strumosum* толстый слой гликокаликса также не обнаружен (Skorobrekova, Nikishin, 2019). Однако у цистакантов других видов слой гликокаликса на поверхности метасомы развит хорошо, и его толщина составляет от 0.6 мкм до 1.9 мкм (Никишин, 2018). У цистакантов *A. tenuirostris* слой гликокаликса выражен значительно в меньшей степени, тем не менее, он все же заметно превышает «стандартный» слой, толщина которого колеблется в

пределах 0.1 мкм (Никишин, 2018). При более детальной интерпретации этих особенностей необходимо учитывать возможные функции толстого слоя гликокаликса на поверхности гельминтов в промежуточных хозяевах, одной из которых предположительно является защитная (Никишин, 2016).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что тегумент метасомы цистаканта и таковой взрослого червя различаются не только количественными, но и качественными характеристиками. В тегументе цистакантов наблюдается везикулярный слой, образованный терминальными расширениями инвагинатов наружной цитоплазматической мембраны, тогда как у взрослых особей он визуально отсутствует. Эти терминальные расширения инвагинатов можно рассматривать как механизм увеличения активной поверхности, через которую из цитоплазмы тегумента в инвагинаты, а затем на поверхность паразита, поступают секретлируемые субстанции. Эта гипотеза основывается на том, что одной из предполагаемых функций инвагинатов наружной мембраны тегумента является секреция компонентов гликокаликса на его поверхность (Никишин, 2018).

Клетки субтегументальной мускулатуры развивающихся скребней *A. tenuirostris* аналогичны по своей структуре клеткам мускулатуры *Arhythmorhynchus petrochenkoi* (Никишин, 2004б). У обоих видов отмечены крупные ядра и чуть менее крупные ядрышки в них, в большинстве своем правильной округлой формы. Также в обоих случаях отдельные клетки были связаны друг с другом, что позволяет поддержать имеющееся предположение о синцитиальном строении субтегументальной мускулатуры скребней (Crompton, Lee, 1965; Miller, Dunagan, 1978) по крайней мере в период органогенеза (Никишин, 2004б).

У 15-дневной акантеллы самца скребня *Echinorhynchus lageniformis* были обнаружены симметрично расположенные семенники, в то время как на 20й день они приобрели тандемное положение, характерное для взрослых скребней (Olson, Pratt, 1971). Семенники скребня *A. tenuirostris* сохраняли симметричное расположение даже к 30-му дню. В то же время скребень *A. tenuirostris* в настоящем исследовании достигает стадии развития цистаканта примерно через

60 дней, а *E. lageniformis* через 30 дней (Olson, Pratt, 1971). Таким образом, если рассматривать относительные значения, то можно сделать предварительный вывод об одинаковой схеме формирования семенников в рамках класса *Palaeacanthocephala*.

Было показано опережающее развитие половых систем у скребней *Neoechinorhynchus beringianus* (Mikhailova, Kusenko, 2018). Самец этого скребня на стадии цистаканта в промежуточном хозяине уже имел зрелые сперматозоиды в семенном пузырьке и цементные гранулы в цементном резервуаре, в то время как у самки яичники распадались на яйцевые шары. Самки скребня *A. tenuirostris* также имели сформированные яйцевые шары на стадии цистаканта. Также нет доказательств того, что самки этого скребня на какой-либо стадии вообще имеют яичник, который впоследствии распадается на отдельные яйцевые шары.

5.5 Структура и формирование цисты

Одной из особенностей сформированных цистакантов скребней классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala* является наличие неклеточной двух- или трехслойной цисты, полностью окружающей паразита (Schmidt, 1985; Никишин, 1999; 2004б). Трехслойная циста выявлена только у поздних акантелл *Arhythmorhynchus petrochenkoi* и *Filicollis anatis* (Никишин, 1985; Nikishin, 1992). Её поверхностный слой, пластинчатый, состоит из пластинок, центральный слой, везикулярный, образован везикулами, мелкими гранулами и фрагментами мембран, а внутренний представлен рыхлым электронно-плотным аморфным материалом. У цистакантов *Moniliformis moniliformis* (Mercer, Nicholas, 1967), *Polymorphus minutus* (Butterworth, 1969; Dezfuli, Giari, 1999), *Polymorphus strumosoides* (Никишин, 1986), *Polymorphus magnus* (Никишин и др., 1994) в составе цисты определяются только наружный везикулярный и внутренний аморфный слои, а поверхностный пластинчатый – отсутствует. Исследованные нами средние и поздние акантеллы, а также цистаканты скребня *A. tenuirostris* также заключены в двуслойную цисту. Её наружный слой идентичен везикулярному слою цист других скребней и образован, преимущественно,

мелкогранулярным и рыхлым материалом с небольшим количеством везикул. Внутренний слой цисты у исследованных нами акантелл и цистакантов, а также во всех описанных в литературе случаях образован, как отмечалось выше, рыхлым аморфным электронно-плотным материалом.

Также двуслойное строение имеет циста (по терминологии авторов «оболочка») вокруг цистакантов скребня *Acanthocephalus clavula*, образованная зернистым и тонковолокнистым материалом; узкий слой последнего, по мнению авторов, может быть артефактом, оставшимся после отделения оболочки от поверхности тегумента паразита (Dezfuli et al., 1994). Отличие цисты этого вида от исследованной нами у скребня *A. tenuirostris*, однако, заключается в существенно большей, примерно двукратной, ее толщине, наличии в ее составе везикул и пластинчатых элементов, ограниченных мембранами и в отсутствии внутреннего слоя аморфного электронно-плотного материала. Корректная интерпретация этих различий между представителями одного рода затруднительна; можно лишь предполагать, что они могут быть обусловлены разным возрастом исследованных скребней – цистаканты скребня *A. clavula* были излечены из рыб, инвазированных естественным образом (Dezfuli et al., 1994), тогда как акантеллы и цистаканты скребня *A. tenuirostris* получены нами экспериментальным путем. Кроме того, отмеченные различия в строении цист могут быть обусловлены особенностями физиологии разных промежуточных хозяев этих видов скребней.

Другой особенностью скребней названных выше классов, развивающихся в промежуточном хозяине, но ещё не достигших стадии цистаканта, согласно данным литературы, являются микроворсинки на поверхности тегумента. Впервые они были обнаружены у акантеллы *Moniliformis moniliformis* на 8 день развития в промежуточном хозяине (Rotheram, Crompton, 1972), а позднее у акантелл *Pomphorhynchus laevis* из естественных инвазий (Dezfuli et al., 1992), *Corynosoma strumosum* (Skorobrekova, Nikishin, 2019) и у некоторых других видов. Размеры микроворсинок варьируют у разных видов, и, по мере развития акантелл, могут увеличиваться до 1.6 мкм (Rotheram, Crompton, 1972), а в

некоторых случаях до 2 мкм (Dezfuli et al., 1992). Было высказано предположение об участии микроворсинок в формировании цисты, окружающей цистаканта (Lackie, Rotheram, 1972), экспериментально подтвержденное на примере вида *Filicollis anatis* (Nikishin, 1992). При этом в одних случаях везикулярный слой цисты формируется в результате отшнуровки от микроворсинок их апикальных участков (микроапокринный тип секреции), а материал внутреннего аморфного слоя выделяется из инвагинатов поверхностной мембраны тегумента и включает отделившиеся от тегумента микроворсинки (Nikishin, 1992). В других случаях, по мнению авторов, микроворсинки полностью входят в состав цисты, например, у акантелл *Centrorhynchus milvus* (Marchand, Grita-Timoulali, 1992). У всех исследованных в настоящей работе акантелл скребня *A. tenuirostris* в течение всего периода их развития микроворсинки на поверхности тегумента не выявлены, что предопределяет иной, нежели описанный у других видов, механизм формирования цисты.

Наиболее примечательной особенностью тегумента исследованных акантелл являются многочисленные округлые вакуоли, ограниченные мембраной, в своем большинстве содержащие аморфный материал умеренной электронной плотности и электронно-плотные гранулы. При этом если вакуоли в толще тегумента заполнены содержимым почти полностью, то в вакуолях, располагающихся ближе к поверхности тегумента, объем содержимого заметно уменьшается, а небольшая часть вакуолей, располагающихся непосредственно под поверхностным слоем тегумента, полностью лишена содержимого. Некоторые из таких «опустошенных» вакуолей представляются объединенными с терминальными расширениями инвагинатов наружной мембраны тегумента. Наиболее многочисленны эти вакуоли у ранней акантеллы, но, по мере развития скребня, их количество визуально уменьшается. Происхождение этих вакуолей остается неясным, однако, их явная связь с гипертрофированным гранулярным эндоплазматическим ретикулумом предполагает участие этого органоида в их формировании.

Полученные результаты позволяют предположить участие обсуждаемых вакуолей в формировании цисты и реконструировать это участие следующим образом (Рисунок 58). По мере формирования и заполнения содержимым вакуоли мигрируют к поверхности тегумента и сливаются с терминальными расширениями инвагинатов наружной цитоплазматической мембраны. Содержимое вакуолей выделяется на поверхность акантеллы и встраивается в наружный слой формирующейся цисты, аналогичный везикулярному слою цисты у других видов скребней. Не исключено, что остатки мембран, ограничивающих вакуоли, также выделяются на поверхность и остаются в пространстве между цистой и акантеллой. Внутренний (аморфный) слой цисты, как и у поздней акантеллы *Filicollis anatis* (Nikishin, 1992), вероятно, формируется на стадиях средней и поздней акантеллы в результате секреции его материала из цитоплазмы тегумента через инвагинаты наружной цитоплазматической мембраны.

Таким образом, механизм формирования наружного слоя цисты вокруг акантелл скребня *A. tenuirostris* существенно отличается от описанного у других видов скребней, осуществляемого с участием микроворсинок (Nikishin, 1992). Насколько широко распространен этот механизм, должны прояснить исследования других видов скребней рода *Acanthocephalus*, а также представителей других родов.

5.6 Явление сбрасывания гликокаликса

Согласно существующим представлениям, циста, которая окружает цистаканта, и толстый слой гликокаликса на поверхности его тегумента помимо прочих функций обеспечивают защиту паразита от негативного ответа промежуточного хозяина на инвазию (Lumsden, 1968; Никишин, 2004б и др.). При этом формирование цисты происходит в течение практически всего периода развития паразита в промежуточном хозяине вплоть до стадии цистаканта (Nikishin, 1992). В то же время образование гликокаликса представляет собой кратковременный процесс, который может рассматриваться как завершающий этап развития (Никишин, 2004б). Такая очередность, скорее всего, обусловлена

тем, что обе структуры (и циста, и гликокаликс) формируются в результате секреторной деятельности тегумента, точнее, инвагинатов его наружной цитоплазматической мембраны, которые образуют поперечно-полосатый слой тегумента (Никишин, 2004б). Полученные в нашем исследовании результаты подтверждают данный вывод, и расширение этих инвагинатов на стадии акантеллы может быть связано с их секреторной функцией. У цистакантов, уже сформировавших и цисту, и толстый слой гликокаликса, инвагинаты сужены, а поперечно-полосатый слой тегумента принимает вид, характерный для взрослых скребней, паразитирующих в окончательных хозяевах.

Необычной оказалась тесная связь толстого слоя гликокаликса и цисты у исследованных цистакантов. Предположение, что эта связь возникает вследствие значительного роста паразита, происходящего после формирования цисты, может быть поддержано только фактом «малого жизненного пространства» в полости тела водяного ослика в случаях высокой интенсивности инвазии; именно такие случаи наблюдались в наших экспериментах. Однако, не исключая «механического» фактора, более привлекательной выглядит гипотеза о химическом сходстве материалов, образующих гликокаликс и цисту, впервые высказанная на основании гистохимического изучения этих структур у метацеркарий трематод (Lumsden, 1968, 1975). В пользу этой версии косвенно свидетельствует факт сохранения тесного контакта цисты и гликокаликса даже в случае отделения гликокаликса от тегумента, которое мы наблюдали у некоторых исследованных цистакантов.

Явление отделения гликокаликса от тегумента ранее наблюдалось у ряда организмов, ведущих паразитический образ жизни. Биохимия этого процесса была описана у простейших (Zambrano-Vila et al., 2002), шистосомул *Schistosoma mansoni* (Samuelson, Caulfield, 1982), в культуре эксцистированных церкарий *Fasciola hepatica* (Lammas, Duffus, 1983), церкарий *Trichobilharzia regenti* (Řimnáčová et al., 2017) и в ряде других случаев. Биологический смысл этого явления, по мнению исследователей, заключается в уклонении от иммунного ответа хозяина (Zambrano-Vila et al., 2002; Řimnáčová, et al., 2017 и др.) путем

сбрасывания гликокаликса, который подвергся или воздействию комплемента и антител (Samuelson, Caulfield, 1982; Da'dara, Krauts-Peterson, 2014; и др.) или температуры 37°C (Lammas, Duffus, 1983). В случаях трансформации церкарий в шистосомулы сбрасывание гликокаликса происходит вместе с наружной мембраной тегумента (Samuelson, Caulfield, 1982; Řimnáčová et al., 2017). Тем не менее, морфология процесса утраты гликокаликса до недавнего времени не документировалась.

Среди скребней это явление впервые было обнаружено электронно-микроскопически у скребня *Corynosoma strumosum*, инвазирующего обычных паратенических хозяев этого паразита: в экспериментальной инвазии толстощека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii* на третьи сутки эксперимента и в естественной инвазии тихоокеанского белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* (Скоробрехова, Никишин, 2023). Однако, на четырнадцатые сутки эксперимента в толстощеках все коринозоны были покрыты толстым слоем гликокаликса. Это дало основания предположить его вторичное образование взамен утраченного, который подвергся воздействию иммунной системы хозяина. У коринозом, паразитирующих в палтусах, тегумент вместе с толстым слоем гликокаликса утрачивал и наружную мембрану, в то же время на ее месте формировалась новая мембрана (Скоробрехова, Никишин, 2023). Подобный феномен ранее был продемонстрирован иммунологическими исследованиями трематод (Horak et al., 1998).

В отличие от упомянутых случаев, касающихся скребней, паразитирующих в паратенических хозяевах, случаи отделения гликокаликса от тегумента у цистакантов, которые паразитируют в промежуточных хозяевах, нами описаны впервые. Еще одно отличие заключается в том, что у скребней в паратенических хозяевах отделение гликокаликса было вызвано, вероятно, естественными причинами, а в случаях с исследованными цистакантами это явление могло быть спровоцировано нарушением целостности цисты.

Предположительно, стратегия уклонения тканевых паразитов от иммунного ответа хозяина путем смены/обновления поверхностной части их организма носит

общий характер (Скоробрехова, Никишин, 2023). Полученные результаты не противоречат этому предположению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При исследовании скребня *Acanthocephalus tenuirostris* как во взрослом состоянии, так и на разных стадиях развития был выявлен ряд особенностей, обнаруженных впервые или же отличающихся от данных, представленных в мировой литературе.

На стадии ранней акантеллы начинает формироваться наружный слой цисты. Крупные вакуоли с аморфным материалом предположительно формируются при участии эндоплазматического ретикулума в толще тегумента, после чего мигрируют к его поверхности, сливаются с расширенными терминальными участками инвагинатов наружной цитоплазматической мембраны тегумента и выделяют содержимое в просветы этих инвагинатов. В дальнейшем этот материал через расширенные устья инвагинатов выделяется на поверхность тегумента. На стадии поздней акантеллы таким же образом реализуется материал, формирующий внутренний слой цисты. На стадии цистаканта поверхность тегумента покрыта гликокаликсом, который вплотную прилегает к внутреннему слою цисты, а инвагинаты наружной цитоплазматической мембраны сужены, и поперечно-полосатый слой тегумента приобретает характерный для взрослых скребней вид. Предположительно, по мере накопления антигенов циста вместе с гликокаликсом сбрасывается. Морфология этого явления у цистакантов в промежуточном хозяине описана впервые.

Тегумент в процессе развития скребня претерпевает значительные изменения: от не дифференцированного на слои тегумента ранней акантеллы до тегумента цистаканта, который можно считать в полной мере сформировавшимся, так как от тегумента взрослого скребня он отличается лишь деталями. В целом покровы скребня *A. tenuirostris* заметно отличаются от других представителей класса *Palaeacanthocephala*. Более рыхлая организация волокон войлочного-волокнуистого слоя тегумента, слабое развитие покровного комплекса и сократительного аппарата в клетках субтегументальной мускулатуры обычно характерны для представителей класса *Eoacanthocephala*, паразитирующих

преимущественно у рыб. Вероятно, сходство экологических условий с течением времени повлияло на морфологию паразитов, в некоторой степени упростив ее.

Многие исследователи обращали внимание на тонкие цитоплазматические связи между ядерными фрагментами тегумента, тем не менее, термин «фрагментация» считается устоявшимся и используется повсеместно. У скребня *A. tenuirostris* также обнаружены эти связи, что подтверждает уже имеющиеся данные и дает основания дополнить неточный термин и использовать в дальнейшем «неполная фрагментация». Этот процесс происходит на стадии средней акантеллы, что показано в данной работе и рядом авторов на других видах скребней.

Для взрослых червей с помощью электронной микроскопии описано явление микрофрагментации ядерных фрагментов тегумента, которое ранее не документировалось. Механизм отшнуровки эвагинатов, предшествующей отделению микрофрагментов, отдаленно напоминает фрагментацию гигантских ядер тегумента у средней акантеллы.

Ставится под сомнение ранее существовавшее мнение о симпластической организации внутренних органов скребней, в частности репродуктивных.

Таким образом, морфология скребня *A. tenuirostris* в целом соответствует таковой представителей класса Palaeacanthocephala, в частности рода *Acanthocephalus*, однако имеется ряд особенностей. Многие аспекты на ультратонком уровне описаны впервые как для исследуемого вида, так и для скребней в целом. Дальнейшая работа в этом направлении на других видах позволит выявить закономерности в развитии скребней и их взаимоотношениях с хозяевами.

ВЫВОДЫ

1. Покровы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* заметно отличаются от таковых других скребней класса Palaeacanthocephala и более сходны с покровами представителей класса Eoacanthocephala.
2. Фрагментация ядер тегумента у скребней *A. tenuirostris* начинается на стадии средней акантеллы, продолжается до стадии цистаканта и является неполной.
3. В ядрах тегумента взрослых червей обнаружено явление микрофрагментации – полное отделение от ядер мелких фрагментов.
4. Половые органы исследованных скребней образованы модифицированной мышечной тканью.
5. Оплодотворение яйцеклеток, окружение их оболочкой оплодотворения, начало формирования скорлупы яйца и первые этапы дробления происходят в период нахождения их в составе яйцевых шаров.
6. Впервые изучен механизм формирования цисты вокруг акантелл скребня *Acanthocephalus tenuirostris* в условиях эксперимента. Установлено, что в период развития в промежуточном хозяине на поверхности тегумента скребня отсутствуют микроворсинки. Наружный слой цисты предположительно образуется из содержимого крупных вакуолей, формирующихся в толще тегумента при участии гранулярной эндоплазматической сети и мигрирующих к его поверхности.
7. Для цистакантов скребней *A. tenuirostris*, как и для цистакантов многих других видов, характерен толстый слой гликокаликса на поверхности их тегумента. Впервые для скребней описано явление сбрасывания гликокаликса вместе с цистой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрюк, Л.В. Цикл развития скребня *Acanthocephalus lucii* (Echinorhynchida) / Л.В. Андрюк // Паразитология. – 1979. – Т. 13, № 5. – С. 530-539.
2. Атрашкевич, Г.И. Акантоцефалы птиц северо-западной Чукотки (фауна, жизненные циклы, экология): автореф. дис. канд. биолог. наук: 03.00.20 / Атрашкевич Геннадий Иванович. - М., 1981. – 23 с.
3. Атрашкевич, Г.И. Природные очаги акантоцефалезов пресноводных рыб в Северном Приохотье / Г.И. Атрашкевич // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. – С. 255-256.
4. Атрашкевич, Г.И. Роль водяных осликов *Asellus s. str.* (Crustacea: Isopoda: Asellidae) в паразитарных системах гельминтов Дальнего Востока России / Г.И. Атрашкевич // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. – 2001. – № 1. – С. 87-95.
5. Атрашкевич, Г.И. Паразитические черви животных Тауйской губы / Г.И. Атрашкевич, О.М. Орловская, К.В. Регель и др. // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. – 2005. – С. 175-251.
6. Атрашкевич, Г. И. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие / Г.И. Атрашкевич // Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313, № 3. – С. 350-358.
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2009.313.3.350>
7. Атрашкевич, Г.И. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики / Г.И. Атрашкевич, Е.И. Михайлова, О.М. Орловская и др. // Паразитология. – 2016. – Т. 50, № 4. – С. 263-290.
8. Ахмеров, А.Х. Новые Acanthocephala из рыб р. Амур / А.Х. Ахмеров, О.С. Домбровская-Ахмерова // Доклады Академии Наук СССР. – 1941. – Т. 31, № 5. – С. 517-520.

9. Барабашова, В.Н. Строение и роль покровных тканей скребней (*Acanthocephala*) в их жизнедеятельности / В.Н. Барабашова // Паразитология. – 1971. – Т. 5, № 5. – С. 446-454.
10. Бисерова, Н.М. Методы визуализации биологических ультраструктур / Н.М. Бисерова. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 104 с.
11. Бобровских, Э.Ю. Ультратонкое строение покровов половозрелых скребней *Echinorhynchus gadi* (*Acanthocephala*) / Э.Ю. Бобровских // Паразитология. – 1992. – Т. 26, № 5. – С. 396-401.
12. Богоявленский, Ю.К. Микроструктуры тканей скребней. / Ю.К. Богоявленский, Г.В. Иванова. – Москва: Наука, 1978. – 217 с.
13. Вельш, У. Введение в цитологию и гистологию животных. / У. Вельш, Ф. Шторх. – Москва: Мир, 1976. – 259 с.
14. Вестхайде, В. Зоология беспозвоночных. Т. 2: от артропод до иглокожих и хордовых / В. Вестхайде, Р. Ригер. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 422 с.
15. Гайер, Г. Электронная гистохимия. / Г. Гайер. – Москва: Мир, 1974. – 488 с.
16. Голубев, А.И. Электронная микроскопия нервной системы червей / А.И. Голубев. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1982. – 107 с.
17. Голубев, А.И. Частные особенности ультраструктуры и химизма нейронов паразитических сколецид / А.И. Голубев, Л.В. Малютина, М.М. Сальникова // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2007. – Т. 149, № 3. – С. 99-106.
18. Голубев, А.И. Пластичность клеток нервной системы гельминтов на ультраструктурном уровне / А.И. Голубев, Л.В. Малютина, М.М. Сальникова и др. // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. – 2017. – Т. 159, № 3. – С. 409-420.
19. Иванова, Г.В. Иннервация генитальной системы самцов скребней *Polymorphus phippsi* Kostylew, 1922 / Г.В. Иванова, Ш. Маханбетов // Труды ГЕЛАН СССР. – 1975. – Т. 25. – С. 33-37.

20. Иванова-Казас, О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные / О.М. Иванова-Казас. – Новосибирск: Наука, 1975. – 402 с.
21. Кауфман, З.С. Акантоцефалы (монографический очерк) / З.С. Кауфман. – Петрозаводск: Карельский научный центр., 2000. – 122 с.
22. Кусенко, К.В. Гистология покровных тканей скребня *Neoechinorhynchus beringianus* / К.В. Кусенко, Е.И. Михайлова, В.П. Никишин // Вестник Северо-Восточного государственного университета. – 2012. – № 18. – С. 40-48.
23. Кусенко, К.В. Тканевая организация лигамента скребня *Neoechinorhynchus beringianus* Mikhailova et Atrashkevich, 2008 (Acanthocephala, Eoacanthocephala) / К.В. Кусенко, В.П. Никишин // Биология внутренних вод. – 2017. – № 2. – С. 25-29. <https://doi.org/10.7868/S0320965217020097>
24. Лисицына, О.И. Фауна Украины. Т.31. Акантоцефалы / О.И. Лисицына. – Киев: Наукова Думка, 2019. – 223 с.
25. Маханбетов, Ш. К вопросу о структуре нервных окончаний скребня *Polymorphus phippsi* Kostylew / Ш. Маханбетов // Тезисы докл. межреспубл. научн. конф. В сб.: Гельминты пищевых продуктов. Самарканд, 1972. – С. 89-90.
26. Михайлова, Е. И. Температурная адаптация в постэмбриональном развитии скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae) / Е. И. Михайлова // Биология внутренних вод. – 2024. – № 4. – С. 640-647. <https://doi.org/10.31857/S0320965224040123>
27. Никишин, В.П. Ультраструктура покровных тканей поздней акантеллы *Arhythmorhynchus petrochenkoi* (Acanthocephala: Polymorphidae) / В.П. Никишин // Паразитология. – 1985. – Т. 19, № 4. – С. 306-313.
28. Никишин, В.П. Тонкое строение стенки метасомы цистаканта *Polymorphus strumosoides* Lundstrom, 1942 (Acanthocephala: Polymorphidae) / В.П. Никишин // Паразитология. – 1986. – Т. 20, № 5. – С. 403-408.
29. Никишин, В.П. Ультраструктура эмбриональных оболочек скребня *Polymorphus magnus* // Паразитология. – 1988. – Т. 22, № 1. – С. 100-103.

30. Никишин, В.П. Структура и формирование эмбриональных оболочек у скребней *Arhythmorhynchus petrochenko* / В.П. Никишин // Паразитология. – 1995. – Т. 29, № 5. – С. 398-403.
31. Никишин, В.П. Циста вокруг личинок акантоцефалов как элемент хозяйинно-паразитарного пространства. В кн.: Наука на северо-востоке России. Магадан, СВНЦ ДВО РАН, 1999. – С. 139–149.
32. Никишин, В.П. “Ядерная секреция” в гигантских мышечных клетках скребня *Filicollis anatis* / В.П. Никишин // Цитология. – 2000. – Т. 42, № 5. – С. 429-431.
33. Никишин, В.П. Структура и формирование эмбриональных оболочек скребней / В.П. Никишин // Известия РАН. Серия биологическая. – 2001. – №1. – С. 47-62.
34. Никишин, В.П. Ультраструктура лемнисков у скребней *Polymorphus magnus* (Acanthocephala, Polymorphidae) / В.П. Никишин // Цитология. – 2003. – Т. 45, № 7. – С. 722-729.
35. Никишин, В.П. Субповерхностная мускулатура скребней (Acanthocephala) и ее роль в образовании межклеточного материала / В.П. Никишин // Известия РАН. Серия биологическая. – 2004а. – № 6. – С. 716-731.
36. Никишин, В.П. Цитоморфология скребней (покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки) / В.П. Никишин. – Москва: ГЕОС, 2004б. – 234 с.
37. Никишин, В.П. О корректном использовании морфологических терминов в гельминтологии на примере скребней (Acanthocephala) / В.П. Никишин // Паразитология. – 2009. – Т. 43, № 2. – С. 180-184.
38. Никишин, В.П. Морфофункциональное разнообразие гликокаликса у ленточных червей / В.П. Никишин // Успехи современной биологии. – 2016. – Т. 136, № 5. – С. 506-526.
39. Никишин, В.П. Модификации гликокаликса скребней / В.П. Никишин // Известия РАН. Серия биологическая. – 2018. – № 1. – С. 42-54.
<https://doi.org/10.7868/S000233291801006X>

40. Никишин, В.П. Микроморфология «центральной ядерной массы» аканторов скребней *Polymorphus magnus* / В.П. Никишин, Г.П. Краснощеков // Цитология. – 1986. – Т. 28, № 11. – С. 1261-1263.
41. Никишин, В.П. Ультраструктура покровов и «железы проникновения» аканторов *Polymorphus magnus* (Acanthocephala, Polymorphidae) / В.П. Никишин, Г.П. Краснощеков // Паразитология. – 1990. – Т. 24, № 2. – С. 135-139.
42. Никишин, В.П. Гельминты промысловых рыб бассейна Буюнды. Препринт / В.П. Никишин, С.А. Леонов. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2000. – 78 с.
43. Никишин, В.П. Ультраструктура покровов цистакантов *Polymorphus magnus* (Acanthocephala, Polymorphidae) / В.П. Никишин, Л.Т. Плужников, С.А. Леонов // Паразитология. – 1994. – Т. 28, № 1. – С. 52-59.
44. Никишин, В.П. Об организации ядер в тегументе некоторых скребней классов Palaeacanthocephala и Archiacanthocephala / В.П. Никишин, Д.В. Пономарев // Паразитология. – 2023. – Т. 57, № 1. – С. 3-9.
<https://doi.org/10.31857/S0031184723010040>
45. Никишин, В.П. Взаимоотношения акантоцефалов с хозяевами (морфологический аспект) / В.П. Никишин, Е.М. Скоробрехова // Успехи современной биологии. – 2015. – Т. 135, № 2. – С. 203-221.
46. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Под ред. Б.Е. Быховского. – Москва-Ленинград: Изд-во Акад. наук СССР, 1962. – 776 с.
47. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Под ред. О.Н. Бауэра. – Ленинград: Наука, 1987. – 583 с.
48. Петроченко, В.И. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 1. / В.И. Петроченко. – Москва: Издательство Академии наук СССР, 1956. – 436 с.
49. Поспехов, В.В. Паразитические черви проходных лососевых рыб Северного Охотоморья / В.В. Поспехов, Г.И. Атрашкевич, О.М. Орловская. – Магадан: Кордис, 2014. – 128 с.

50. Поспехов, В.В. Паразиты хариусов (Thymallidae: Thymallus) северной части материкового побережья Охотского моря. Известия ТИНРО / В.В. Поспехов, Г.И. Атрашкевич, О.М. Орловская. – 2020. – Т. 200, № 4. – С. 965-977.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-965-977>
51. Пугачев, О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии / О.Н. Пугачев. – Ленинград: изд. Зоол. ин-та АН РАН. 1984. – 156 с.
52. Скоробрехова, Е.М. Феномен сбрасывания слоя гликокаликса у скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 (Acanthocephala: Polymorphidae) в паратенических хозяевах в природе и эксперименте / Е.М. Скоробрехова, В.П. Никишин // Биология моря. – 2023. – Т. 49, № 1. – С. 8-16.
<https://doi.org/10.31857/S0134347523010084>
53. Уикли, Б. Электронная микроскопия для начинающих / Б. Уикли. – Москва: Мир, 1975. – 334 с.
54. Ченцов, Ю.С. Введение в клеточную биологию: учеб. для студентов ун-тов, обучающихся по направлению 510600 "Биология" и биол. Специальностям / Ю.С. Ченцов. – Москва: Академкнига, 2005. – 493 с.
55. Хохлова, И.Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР / И.Г. Хохлова. – Москва: Наука, 1986. – 278 с.
56. Шульц, Р.С. Основы общей гельминтологии. Том I. Морфология, систематика, филогения гельминтов / Р.С. Шульц, Е.В. Гвоздев. – Москва: Наука, 1970. – 492 с.
57. Abele L.G. Homosexual rape and sexual selection in acanthocephalan worms / L.G Abele., S. Gilchrist // Science. – 1977. – V. 197. – P. 81-83.
<https://doi.org/10.1126/science.867055>
58. Albrecht H. Syncytial organization of acanthors of *Polymorphus minutus* (Palaeacanthocephala), *Neoechinorhynchus rutili* (Eoacanthocephala), and *Moniliformis moniliformis* (Archiacanthocephala) (Acanthocephala) / H. Albrecht, U. Ehlers, H. Taraschewski // Parasitology Research. – 1997. – V. 83, № 4. – P. 326-338.
<https://doi.org/10.1126/science.867055>
59. Amin, O.M. Description of Larval *Acanthocephalus parksidei* Amin, 1975

(Acanthocephala: Echinorhynchidae) from Its Isopod Intermediate Host / O.M. Amin // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. – 1982. – V. 49, № 2. – P. 235-245.

60. Amin, O.M. Classification // Biology of the Acanthocephala / O.M. Amin; ed. by D.W.T. Crompton, B.B. Nickol. – Cambridge: Cambridge University Press, 1985. – P. 27-72.

61. Amin, O.M. Key to the families of Acanthocephala, with the erection of a new class (Polyacanthocephala) and new order (Polyacanthorhynchida) / O.M. Amin // Journal of Parasitology. – 1987. – V. 73, № 6. – P. 1216-1219.
<http://dx.doi.org/10.2307/3282307>

62. Amin, O.M. Classification of the Acanthocephala / O.M. Amin // Folia Parasitologica. – 2013. – V. 60, № 4. – P. 273-305.
<http://dx.doi.org/10.14411/fp.2013.031>

63. Anantaraman, S. Oogenesis in *Acanthosentis oligospinus* n. sp., an acanthocephalan parasite of the fish, *Macrones gulio* / S. Anantaraman, T. Subramoniam // Proceedings of the Indian Academy of the Sciences. – 1975. – V. 82B. – P. 139-145. <https://doi.org/10.1007/BF03050527>

64. Asaolu, S.O. Morphology of the reproductive system of female *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) / S.O. Asaolu // Parasitology. – 1980. – V. 81, № 2. – P. 433-446. <https://doi.org/10.1017/s0031182000056158>

65. Asaolu, S.O. Morphology of the reproductive system of male *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) / S.O. Asaolu // Parasitology. – 1981. – V. 82. – P. 297-309.
<https://doi.org/10.1017/s0031182000056158>

66. Asaolu, S.O. Observations on the development of ovarian balls of *Moniliformis* (Acanthocephala) / S.O. Asaolu, P.J. Whitfield, D.W.T. Crompton et al. // Parasitology. – 1981. – V. 83, № 1. – P. 23-32.
<https://doi.org/10.1017/s0031182000050009>

67. Atkinson, K.H. The structure of the ovarian ball and oogenesis in *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) / K.H. Atkinson, J.E. Byram // Journal of

Morphology. – 1976. – V. 148, № 2. – P. 391-426.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1051480402>

68. Brazova, T. Ultrastructure and chemical composition of the proboscis hooks of *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776) (Acanthocephala: Palaeacanthocephala) using X-ray elemental analysis / T. Brazova, L.G. Poddubnaya, N.R. Miss et al. // Folia Parasitologica. – 2014. – V. 61, № 6. – P. 549-557.

69. Budziakowski, M.E. Ultrastructural morphology of the neuropile of the cerebral ganglion of *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala) / M.E. Budziakowski, D.F. Mettrick // Journal of Parasitology. – 1985. – V. 71. – P. 75-85.
<https://doi.org/10.2307/3281980>

70. Budziakowski, M.E. Ultrastructural morphology of the nerve cells in the cerebral ganglion of the acanthocephalan *Moniliformis moniliformis* / M.E. Budziakowski, D.F. Mettrick, R.A. Webb // Parasitology. – 1984. – V. 70. – P. 719-734.
<https://doi.org/10.2307/3281755>

71. Bullock, W.L. A new species of *Acanthocephalus* from New England fishes with observations on variability / W.L. Bullock // Journal of Parasitology. – 1962. – V. 48. – P. 442-451. <https://doi.org/10.2307/3275212>

72. Byram, J.E. The absorptive surface of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). 1. Fine structure / J.E. Byram, F.M. Fisher // Tissue and Cell. – 1973. – V. 5, № 4. – P. 553-579. [https://doi.org/10.1016/s0040-8166\(73\)80045-x](https://doi.org/10.1016/s0040-8166(73)80045-x)

73. Butterworth, P. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex* / P. Butterworth // Parasitology. – 1969. – V. 59. – P. 373-388.
<https://doi.org/10.1017/s0031182000082342>

74. Cable, R.M. The morphology and life history of *Paulisentis fractus* Van Cleave and Bangham, 1949 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) / R.M. Cable, W.T. Dill // Journal of Parasitology. – 1967. – V. 53. – P. 810-817.
<https://doi.org/10.2307/3276777>

75. Carcupino, M. Ultrastructural study of mature sperm of *Pomphorhynchus laevis* Müller (Acanthocephala: Palaeacanthocephala), a fish parasite / M. Carcupino,

B.S. Dezfuli // Invertebrate Reproduction and Development. – 1995. – V. 28, № 1. – P. 25-32. <https://doi.org/10.1017/s0031182098002492>

76. Crompton, D.W.T. Morphological and histochemical observations on *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782), with special reference to the body wall / D.W.T. Crompton // Parasitology. – 1963. – V. 53, № 3–4. – P. 663-685. <https://doi.org/10.1017/S003118200007400X>

77. Crompton, D.W.T. The envelope surrounding *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala) during its development in the intermediate host, *Gammarus pulex* / D.W.T. Crompton // Parasitology. – 1964. – V. 54. – P. 721-735. <https://doi.org/10.1017/s0031182000082731>

78. Crompton, D.W.T. Relationships between acanthocephalan and their hosts / D.W.T. Crompton // Symposia of the Society for Experimental Biology. – 1975. – № 29. – P. 467-504.

79. Crompton, D.W.T. Reproduction // Biology of the Acanthocephala / D.W.T. Crompton; ed. by D.W.T. Crompton, B.B. Nickol. – Cambridge: Cambridge University Press, 1985. – P. 213-271.

80. Crompton, D.W.T. The fine structure of the *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala) / D.W.T. Crompton, D.L. Lee // Parasitology. – 1965. – V. 53. – P. 357-364. <https://doi.org/10.1017/s0031182000068827>

81. Crompton, D.W.T., Observations on the functional organization of the ovarian balls of *Moniliformis* and *Polymorphus* (Acanthocephala) / D.W.T. Crompton, P.J. Whitfield // Parasitology. – 1974. – V. 69, № 3. – P. 429-443. <https://doi.org/10.1017/s0031182000063101>

82. Crook, J.R. The life history and larval development of *Moniliformis clarki* (Ward, 1917) / J.R. Crook, A.W. Grundman // Journal of Parasitology. – 1964. – V. 50, № 5. – P. 689-693. <https://doi.org/10.2307/3276131>

83. Da'dara, A.A. New insights into the reaction of *Schistosoma mansoni* cercaria to the human complement system / A.A. Da'dara, G. Krautz-Peterson // Parasitology Research. – 2014. – V. 113. – P. 3685-3696. <https://doi.org/10.1007/s00436-014-4033-3>

84. DeGiusti, D.L. The life cycle of *Leptorhynchoides thecatus* (Linton), an acanthocephalan of fish / D.L. DeGiusti // The Journal of Parasitology. – 1949. – V. 35, № 5. – P. 437-460. <https://doi.org/10.2307/3273647>
85. Dezfuli, B.S. Host-parasite interface between *Asellus aquaticus* (Isopoda) and larvae of *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala) / B.S. Dezfuli // Folia Parasitologica. – 2000a. – V. 47. – P. 154-156. <https://doi.org/10.14411/fp.2000.030>
86. Dezfuli, B.S. Study of cement apparatus, cement production and transportation in adult male *Neoechinorhynchus ritali* (Acanthocephala, Eoacanthocephala) / B.S. Dezfuli // Paraitology Research. – 2000б. – V. 86, № 10. – P. 791-796. <https://doi.org/10.1007/s004360000248>
87. Dezfuli, B.S. The ultrastructure of the capsule surrounding *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) in its intermediate host *Echinogammarus stammeri* (Amphipoda) / B.S. Dezfuli, G. Bosi, R. Rossi // Parassitologia. – 1992. – V. 34. – P. 61-69.
88. Dezfuli, B.S. Fine structure of the envelope surrounding the cystacanth of *Acanthocephalus clavula* (Acanthocephala) in its intermediate host *Echinogammarus stammeri* (Amphipoda) / B.S. Dezfuli, G. Bosi, R. Rossi // Trans. Am. Microsc. Soc. – 1994. – V. 113. – P. 34-42. <https://doi.org/10.2307/3226577>
89. Dezfuli, B.S. The origin and function of cement gland secretion in *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) / B.S. Dezfuli, S. Capuano, F. Pironi et al. // Parasitology. – 1999. – V. 119. – P. 649-653. <https://doi.org/10.1017/s0031182099005193>
90. Dezfuli, B.S. Amphipod intermediate host of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala), parasite of water birds, with notes on ultrastructure of host-parasite interface / B.S. Dezfuli, L. Giari // Folia Parasitologica. – 1999. – V. 46, № 2. – P. 117-122. [https://doi.org/10.1016/s0020-7519\(00\)00093-x](https://doi.org/10.1016/s0020-7519(00)00093-x)
91. Dezfuli, B.S. The cement apparatus of larval and adult *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala: Palaeacanthocephala) / B.S. Dezfuli, S. Onestini, M. Carcupuno et al. // Parasitology. – 1998. – V. 116. – P. 437-447. <https://doi.org/10.1017/s0031182098002492>

92. Dezfuli, B.S. Crustacean-acanthocephalan interaction and host cell-mediated immunity: Parasite encapsulation and melanization / B.S. Dezfuli, E. Simoni, L. Duclos et al. // *Folia Parasitologica*. – 2008. – V. 55. – P. 53-59. <https://doi.org/10.14411/fp.2008.007>
93. Dezfuli, B.S. The cement apparatus of larval and adult *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala), with notes on the copulatory cap and origin of gland secretion / B.S. Dezfuli, E. Simoni, C. Mischiati // *Parasitology Research*. – 2001. – V. 87, № 4. – P. 199-305. <https://doi.org/10.1007/pl00008582>
94. Dezfuli, B.S. New insights on the male and female reproductive organs of *Centrorhynchus globocaudatus* (Acanthocephala), intestinal parasite of birds of prey / B.S. Dezfuli, F. Pironi, E. Rossetti et al. // *Cells*. – 2024. – V. 13. – P. 356. <https://doi.org/10.3390/cells13040356>
95. Dunagan, T.T. Major nerves in the anterior nervous system of *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Acanthocephala) / T.T. Dunagan, D.M. Miller // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 1970. – V. 37. – P. 235-242. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(70\)90548-7](https://doi.org/10.1016/0010-406X(70)90548-7)
96. Dunagan, T.T. Genital ganglion and associated nerves in male *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Acanthocephala) / T.T. Dunagan, D.M. Miller // *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. – 1979. – V. 46. – P. 106-114.
97. Dunagan, T.T. Anterior lateral and anterior ventral nerves from the cerebral ganglion of *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Acanthocephala) / T.T. Dunagan, D.M. Miller // *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. – 1984. – V. 51, № 1. – P. 102-105.
98. Dunagan, T.T. Apical and lateral sense organs in *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala): an SEM view / T.T. Dunagan, D.M. Miller // *Journal of Parasitology*. – 1986. – V. 72, № 1. – P. 176-178. <https://doi.org/10.2307/3281813>
99. Foata, J. Ultrastructure of spermiogenesis and spermatozoon of *Leptorhynchoides plagicephalus* (Acanthocephala, Palaeacanthocephala), a parasite of the sturgeon *Acipenser naccarii* (Osteichthyes, Acipenseriformes) / J. Foata, B.S.

Dezfuli, B. Pinelli et al. // Parasitology Research. – 2004. – V. 93, № 1. – P. 56-63.
<https://doi.org/10.1007/s00436-004-1114-8>

100. Foata, J. Ultrastructural study of spermiogenesis and the spermatozoon *Acanthocephaloides incrassatus* (Molin, 1858) (Acanthocephala, Palaeacanthocephala, Arhythmacanthidae) from *Anguilla anguilla* (Pisces, Teleostei) in Urbuno ponds (Corsica Island) / J. Foata, Y. Quilichini, N. Dal Pos et al. // Parasitology Research. – 2012a. – V. 111. – P. 271-281. <https://doi.org/10.1007/s00436-012-2831-z>

101. Foata, J. Ultrastructural study of spermiogenesis and the spermatozoon of *Cavisoma magnum* (Southwell, 1927) (Acanthocephala, Palaeacanthocephala, Cavisomidae), from *Siganus lineatus* (Pisces, Teleostei, Siganidae) (Valenciennes, 1835) in New Caledonia / J. Foata, Y. Quilichini, J.-L. Justine et al. // Micron. – 2012b. – V. 43. – P. 141-149. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2011.10.022>

102. Fotedar, D.N. New species of *Neoechinorhynchidae*, Hamann, 1892 from *Oreinus sinuatus*, freshwater fish in Kashmir / D.N. Fotedar // Kashmir Science. – 1968. – V. 5. – P. 147-152.

103. Gee, R.J. A morphological study of the nervous system of the preasoma *Paulisentis fractus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) / R.J. Gee // Journal of Morphology. – 1987. – V. 191. – P. 193-204. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051910209>

104. Graeber, K. Elektronmikroskopische und morphometrische untersuchungen am integument der Acanthocephala (Aschelminthes) / K. Graeber, V. Storch // Zeitschrift für Parasitenkunde. – 1978. – V. 57. – P. 121-135. <https://doi.org/10.1007/bf00927153>

105. Graybill, H.W. Some Points in the Structure of the Acanthocephala // Transaction of the American Microscopical Society. – 1902. – V. 23. – P. 191–200.
<https://doi.org/10.2307/3220944>

106. Guraya, S.S. Histochemical observations on the developing acanthocephalan oocyte / S.S. Guraya // Acta Embryologiae Experimentalis. – 1969. – V.1, № 2. – P. 147-155.

107. Haffner, K. von. Untersuchungen über das Urogenitalsystem der Acanthocephalen. II. Teil. Das Urogenitalsystem von *Gigantorhynchus echinodiscus*

Diesing / K. von Haffner // Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere. – 1942. – V. 38. – P. 295-316. <https://doi.org/10.1007/BF01434117>

108. Hamann, O. Die kleineren Süßwasserfische als Haupt- und Zwischenwirte des *Echinorhynchus proteus* Westr / O. Hamann // Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde. – 1891. – V. 10. – P. 791-792.

109. Hammond, R.A. The fine structure of the trunk and praesoma wall of *Acanthocephalus ranae* (Schrank, 1788), Lühe, 1911 / R.A. Hammond // Parasitology. – 1967. – V. 57. – P. 475-486. <https://doi.org/10.1017/s003118200007236x>

110. Hammond, R.A. Some observations on the role of the body wall of *Acanthocephalus ranae* in lipid uptake / R.A. Hammond // Journal of Experimental Biology. – 1968. – V. 48. – P. 217-225. <https://doi.org/10.1242/jeb.48.1.217>

111. Harms, C.E. The life cycle and larval development of *Ostospinifer macilentis* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) / C.E. Harms // Journal of Parasitology. – 1965. – V. 51. – P. 286-293. <https://doi.org/10.2307/3276100>

112. Heckmann, R.A. Micropores of Acanthocephala, a scanning electron microscopy study / R.A. Heckmann, O.M. Amin, A.M. El-Naggar // Scientia Parasitologica. – 2013. – V. 14, № 3. – P. 105-113.

113. Herlyn, H. Ultrastructure and overall organization of ligament sac, uterine bell, uterus and vagina in *Paratenuisentis ambiguous* (Acanthocephala, Eoacanthocephala) – the character evolution within the Acanthocephala / H. Herlyn, H. Röhrig // Acta Zoologica (Stockholm). – 2003. – V. 84, № 3. – P. 239-247. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2003.00143.x>

114. Hopp, W.B. Studies on the morphology and life cycle of *Neoechinorhynchus emydis* (Leidy), an Acanthocephalan parasite of the map turtle, *Graptemys Geographica* (Le Sueur) / W.B. Hopp // Journal of Parasitology. – 1954. – V. 40, № 3. – P. 284-299. <https://doi.org/10.2307/3273740>

115. Horak, P. Cercaria–schistosomulum surface transformation of *Trichobilharzia szidati* and its putative immunological impact / P. Horak, L. Kovar, L. Kolarova et al. // Parasitology. – 1998. – V. 116. – P. 139-147. <https://doi.org/10.1017/s0031182097002059>

116. Jilek, R. Morphological studies on the proboscis of *Gracilisentis gracilisentis* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) / R. Jilek, J.L. Crites // Transactions of the American Microscopical Society. – 1979. – V. 98. – P. 243-247. <https://doi.org/10.2307/3226025>
117. King, D. Aspects of the development of *Moniliformis dubius* / D. King, E.S. Robinson // The Journal of Parasitology. – 1967. – V. 53, № 1. – P. 142-149. <https://doi.org/10.2307/3276637>
118. Kusenko, K.V. First Information on the Ultrathin Structure of the Tegument of the “Cystacanth” in Acanthocephala *Neoechinorhynchus beringianus* Mikhailova et Atrashkevich, 2008 (Eoacanthocephala, Neoechinorhynchidae) / K.V. Kusenko, V.P. Nikishin // Biology Bulletin. – 2024. – V. 51, № 5. – P. 1364-1368. <https://doi.org/10.1134/S1062359024607614>
119. Lackie, A.M. Evasion of the insect immune response by *Moniliformis dubius* (Acanthocephala): further observations on the origin of the envelope / A.M. Lackie, J.M. Lackie // Parasitology. – 1979. – V. 79. – P. 297-301. <https://doi.org/10.1017/s0031182000053361>
120. Lackie, J.M. Observations on the envelope surrounding *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in the intermediate host, *Periplaneta americana* / J.M. Lackie, S. Rotherham // Parasitology. – 1972. – V. 65. – P. 303-308. <https://doi.org/10.1017/s003118200004508x>
121. Lammas, D.A. The shedding of the outer glycocalyx of juvenile *Fasciola hepatica* / D.A. Lammas, W.P.H. Duffus // Veterinary Parasitol. – 1983. – V. 12, № 2. – P. 165-178. [https://doi.org/10.1016/0304-4017\(83\)90005-5](https://doi.org/10.1016/0304-4017(83)90005-5)
122. Loker, E. Parasitology: A Conceptual Approach / E. Loker, B. Hofkin. – Garland Science, Taylor, Francis Group: LLC, 2015. – 560 p.
123. Lumsden, R.D. Ultrastructure of the metacercarial cyst of *Asococtyle chandlery* Lumsden, (1963) (Trematoda: Heterophyidae) / R.D. Lumsden // Priceedings of the Helminthological Society of Washington. – 1968. – V. 35. – P. 212-219.

124. Lumsden, R.D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths / R.D. Lumsden // Exp. Parasitol. – 1975. – V. 37, № 2. – P. 267-339. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(75\)90078-8](https://doi.org/10.1016/0014-4894(75)90078-8)

125. MacVicar, A.H. The ultrastructure of the parasite-host interface of three tetraphyllidean tapeworms of the elasmobranch *Raja naccus* / A.H. MacVicar // Parasitology. – 1972. – V. 65, № 1. – P. 77-88. <https://doi.org/10.1017/s0031182000044255>

126. Marchand, B. The elaboration of the acanthor shell of *Acanthosentis acanthuri* (Acanthocephala) / B. Marchand // Journal of Parasitology. – 1984. – V.70, № 5. – P.712-718. <https://doi.org/10.2307/3281754>

127. Marchand, B. Comparative ultrastructural study of the cuticle of larvae and adults of *Centrorhynchus milvus* Ward, 1956 (Acanthocephala, Centrorhynchidae) / B. Marchand, Z. Grita-Timoulali // Journal of Parasitology. – 1992. – V. 78, № 2. – P. 355-359. <https://doi.org/10.2307/3283488>

128. Marchand, B. Presence de flagelles spermatiques dans les spheres ovariennes des eoacanthocephales / B. Marchand, X. Mattei // Journal of Ultrastructure Research. – 1976. – V. 56, № 3. – P. 331-338. [https://doi.org/10.1016/S0022-5320\(76\)90008-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5320(76)90008-3)

129. Marchand, B. La spermatogenèse des Acanthocephales: III. Formation du dérivé centriolaire au cours de la spermiogenèse de *Serrasentis socialis* Van Cleave, 1924 (Paleacanthocephala, Gorgorhynchida) / B. Marchand, X. Mattei // Journal of Ultrastructure Research. – 1977. – V. 59, № 3. – P. 263-271. [https://doi.org/10.1016/s0022-5320\(77\)90038-7](https://doi.org/10.1016/s0022-5320(77)90038-7)

130. Marchand, B. Fertilisation in Acanthocephala. II. Spermatozoon penetration of oocyte, transformation of gametes and elaboration of the fertilization membrane / B. Marchand, X. Mattei // Journal of Submicroscopic Cytology. – 1980. – V. 12, № 1. – P. 95-105.

131. Mercer, E.H. The ultrastructure of the capsule of the larval stages of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in the cockroach *Periplaneta americana* / E.H.

Mercer, W.L. Nicholas // Parasitology. – 1967. – V. 57, № 1. – P. 169-174.
<https://doi.org/10.1017/s0031182000071973>

132. Meyer, A. Das urogenitale Organ von *Oligacanthorhynchus taenioides* (Diesing) ein neuer Nephridialtypus bei den Acanthocephalen / A. Meyer // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologies. Abteilung A. – 1931. – V. 138. – P. 88-98.

133. Meyer, A. Acanthocephala / A. Meyer // Klassen und Ordnungen des Tierreichs. – 1933. – V. 4. – P. 333-582.

134. Mikhailova, E.I. Advanced development of the cystacanths of *Neoechinorhynchus beringianus* (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) living in intermediate hosts / E.I. Mikhailova, K.V. Kusenko // Invertebrate Zoology. – 2018. – V. 15, № 1. – P. 92-102. <http://dx.doi.org/10.15298/invertzool.15.1.07>

135. Miller, D.M. Organization of the lacunar system in the acanthocephalan, *Oligacanthorhynchus tortuosa* / D.M. Miller, T.T. Dunagan // Journal of Parasitology. – 1978. – V. 64, № 3. – P. 436-439. <http://dx.doi.org/10.2307/3279776>

136. Miller, D.M. A support cell to the apical and lateral sensory organs in *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Acanthocephala) / D.M. Miller, T.T. Dunagan // Journal of Parasitology. – 1983. – V. 69, № 3. – P. 534-538.
<http://dx.doi.org/10.2307/3281367>

137. Miller, D.M. Functional morphology / D.M. Miller, T.T. Dunagan // Biology of the Acanthocephala. Cambridge: Cambridge University Press, 1985. – P. 73-123.

138. Moore, D.V. Studies of the life history and development of *Moniliformis dubius* Meyer, 1933 / D.V. Moore // Journal of Parasitology. – 1946. – V. 32. – P. 257-271. <https://doi.org/10.2307/3272679>

139. Morgenstern, E. Vergleichende lichtoptische Untersuchungen im Rahmen elektronenmikroskopischer Arbeiten an ultradünnen Schnetten. II. Farbemethoden / E. Morgenstern // Mikroskopie. – 1969. – S. 250-260.

140. Nicholas, W.L. The biology of the Acanthocephala / W.L. Nicholas // Advances in Parasitology. – 1967. – V. 5. – P. 205-246.

141. Nicholas, W.L. The embryology of *Polymorphus minutus* (Goeze, 1972) (Acanthocephala) / W.L. Nicholas, H.B.N. Hynes // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1963. – V. 141, № 4. – P. 791-801. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1963.tb01626.x>
142. Nikishin, V.P. Ultrastructural of egg shell of the acanthocephalan *Neoechinorhynchus crassus* / V.P. Nikishin // Journal of Helminthology. – 2007. – V. 81, № 3. – P. 233-237. <http://dx.doi.org/10.1017/S0022149X07685393>
143. Nikishin, V.P. Formation of the capsule around *Filicollis anatis* in its intermediate host / V.P. Nikishin // Journal of Parasitology. – 1992. – V. 78, №1. – P. 127-137. <http://dx.doi.org/10.2307/3283699>
144. Olson, R.E. The life cycle and larval development of *Echinorhynchus lageniformis* Ekbaum, 1938 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) / R.E. Olson, I. Pratt // Journal of Parasitology. – 1971. – V. 57, № 1. – P. 143-149. <https://doi.org/10.2307/3277770>
145. Pappas, P.W. Membrane transport in helminth parasites: a review / P.W. Pappas, C.P. Read // Experimental Parasitology. – 1975. – V. 37. – P. 469-530. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(75\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0014-4894(75)90016-8)
146. Parshad, V.R. Aspects of acanthocephalan reproduction / V.R. Parshad, D.W.T. Crompton // Advances in Parasitology. – 1981. – V. 19. – P. 73-138. [https://doi.org/10.1016/s0065-308x\(08\)60266-3](https://doi.org/10.1016/s0065-308x(08)60266-3)
147. Parshad, V.R. Observations on the surface morphology of the ovarian balls of *Moniliformis* (Acanthocephala) / V.R. Parshad, D.W.T. Crompton, J. Martin // Parasitology. – 1980. – V. 81. – P. 423-431. <https://doi.org/10.1017/s0031182000056146>
148. Parshad, V.R. Morphological and histochemical observations on the ovarian balls of *Centrorhynchus corvi* (Acanthocephala) / V.R. Parshad, S.S. Guraya // Parasitology. – 1977. – V. 74. – P. 243-253. <https://doi.org/10.1017/s0031182000047879>
149. Parshad, V.R. Morphological and histochemical observations on oocyte atresia in *Centrorhynchus corvi* (Acanthocephala) / V.R. Parshad, S.S. Guraya //

- Parasitology. – 1978. – V. 77, № 2. – P. 133-138.
<https://doi.org/10.1017/S0031182000049325>
150. Peters, W. Comparative investigations of the morphology and chemical compositions of the eggshells of Acanthocephala. I. *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Archiacanthocephala) / W. Peters, H. Taraschewski, I. Latka // Parasitology Research. – 1991. – V. 84. – P. 475-479.
<https://doi.org/10.1007/BF00928424>
151. Peura, R. Ovarian tissue in juvenile palaeacanthocephalans: *Corynosoma semerme*, *C. strumosum* and *Echinorhynchus gadi* / R. Peura, E.T. Valtonen, D.W.T. Crompton // Parasitology. – 1986. – V. 93. – P. 471-480.
<http://dx.doi.org/10.1017/S003118200008118X>
152. Reynolds, E.S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy / E.S. Reynolds // Journal Cell Biology. – 1963. – V. 17. – P. 208-212. <https://doi.org/10.1083/jcb.17.1.208>
153. Řimnáčová, J. Changes in surface glycosylation and glycocalyx shedding in *Trichobilharzia regenti* (Schistosomatidae) during the transformation of cercaria to schistosomulum / J. Řimnáčová, L. Mikeš, L. Turjanicová et al. // PLoS ONE, 2017. V. 12 № 3: e0173217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173217>
154. Rotheram, S. Observations on the early relationship between *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) and the haemocytes of the intermediate host, *Periplaneta americana* / S. Rotheram, D.W.T. Crompton // Parasitology. – 1972. – V. 64, № 1. – P. 15-21. <https://doi.org/10.1017/S0031182000044607>
155. Salnikova, M.M. Ultrastructure of the cerebral ganglion of the acanthocephalan *Corynosoma strumosum* / M.M. Salnikova, A.I. Golubev, L.V. Malutina et al. // Invertebrate Zoology. – 2017. – V. 14, № 2. – P. 182-189.
<http://dx.doi.org/10.15298/invertzool.14.2.13>
156. Samuelson, J.C. Loss of covalently labeled glycoproteins and glycolipids from the schistosomula of *Schistosoma mansoni* / J.C. Samuelson, J.P. Caulfield // Journal of Cell Biology. – 1982. – V. 94, № 2. – P. 363-369.
<https://doi.org/10.1083/jcb.94.2.363>

157. Schmidt, G.D. Revision of the class Archiacanthocephala Meyer, 1931 (Phylum Acanthocephala), with emphasis on Oligacanthorhynchidae Southwell et Macfie, 1925 / G.D. Schmidt // Journal of Parasitology. – 1972. – V. 58. – P. 290-297. <https://doi.org/10.2307/3278091>
158. Schmidt, G.D. Development and life cycles // Biology of the Acanthocephala / G.D. Schmidt; ed. by D.W.T. Crompton, B.B. Nickol. – Cambridge: Cambridge University Press, 1985. – P. 273–305.
159. Schmidt, G.D. Morphogenesis of the Acanthocephala / G.D. Schmidt // International Journal for Parasitology. – 1987. – V. 17, № 1. – P. 255-258. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(87\)90048-8](https://doi.org/10.1016/0020-7519(87)90048-8)
160. Schmidt, G. Life cycle and development of *Prosthynchus formosus* (Van Cleave, 1918) Travasos, 1926, an acanthocephalan parasite of birds / G. Schmidt, O.W. Olsen // Journal of Parasitology. – 1964. – V. 50, № 6. – P. 721-730. <https://doi.org/10.2307/3276191>
161. Skorobrekova, E.M. Encapsulation of the acanthocephalan, *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904, in the intermediate host, *Spinulogammarus ochotensis* / E.M. Skorobrekova, V.P. Nikishin // Journal of Parasitology. – 2019. – V. 105, № 4. – P. 567-570. <https://doi.org/10.1645/19-22>
162. Skorobrekova, E.M. Migration and ultrastructure of the acanthocephalan *Echinorhynchus gadi* Zoega in Müller, 1776 in intermediate host under experimental conditions / E.M. Skorobrekova, V.P. Nikishin // Parasitology Research. – 2023. – V. 122. – P. 1943-1952. <https://doi.org/10.1007/s00436-023-07899-z>
163. Taraschewski, H. Host-parasite interface of fish acanthocephalans. I. *Acanthocephalus anguillae* (Palaeacanthocephala) in naturally infected fishes: LM and TEM investigations / H. Taraschewski // Diseases of Aquatic Organisms. – 1988. – V. 4. – P. 109-119. <https://doi.org/10.3354/dao004109>
164. Taraschewski, H. Host-parasite interface of *Paratenuisentis ambiguus* (Eoacanthocephala) in naturally infected eel and in laboratory-infected sticklebacks and juvenile carp and rainbow trout / H. Taraschewski // Journal of Parasitology. – 1989. – V. 75, № 6. – P. 911-919. <https://doi.org/10.2307/3282870>

165. Taraschewski, H. Host-parasite interaction in Acanthocephala: a morphological approach / H. Taraschewski // *Advances in Parasitology*. – 2000. – V. 46. – P. 1-179. [https://doi.org/10.1016/s0065-308x\(00\)46008-2](https://doi.org/10.1016/s0065-308x(00)46008-2)
166. Taraschewski, H. Autoradiographic and morphological studies on the uptake of the triglyceride [^3H] – gliceroltrioleate by acanthocephalans / H. Taraschewski, U. Mackenstendt // *Parasitology Research*. – 1991. – V. 77. – P. 247-254. <https://doi.org/10.1007/bf00930867>
167. Uglem, G.L. The life history and larval development of *Neoechinorhynchus saginatus* Van Cleave and Bagham, 1949 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) / G.L. Uglem, O.R. Larson // *The Journal of Parasitology*. – 1969. – V. 55. – P. 1212-1217. <https://doi.org/10.2307/3277260>
168. Uznanski, R.L. A sequential ranking system for developmental stages of an acanthocephalan, *Leptorhynchoides thecatus*, in its intermediate host, *Hyaella azteca* / R.L. Uznanski, B.B. Nickol // *Journal of Parasitology*. – 1980. – V. 66. – P. 121-126. <https://doi.org/10.2307/3280602>
169. Van Cleave, H.J. Nuclei of the subcuticula in the Acanthocephala / H.J. Van Cleave // *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. – 1928. – V. 7. – P. 109-113. <https://doi.org/10.1007/BF02450663>
170. Van Cleave, H.J. Developmental stages in Acanthocephalan life histories / H.J. Van Cleave // *Сборник, посвященный К.И. Скрыбину*. – Москва, 1937. – С. 739.
171. Van Cleave, H.J. Morphological and phylogenetic interpretation of the cement glands in the Acanthocephala / H.J. Van Cleave // *Journal of Morphology*. – 1949. – V. 84. – P. 427-457. <https://doi.org/10.1002/jmor.1050840304>
172. Van Cleave, H.J. Acanthocephala of North American mammals / H.J. Van Cleave // *Illinois Biological Monographs*. – 1953. – V. 23. – P. 1-179.
173. Wanstall, S.T. *Pomphorhynchus laevis* Muller: structure of the praesomal integument and associated tissues / S.T. Wanstall, J.S. Thomas, P.M.J. Robotham // *Acta Parasitologica Polonica*. – 1990. – V. 35, № 2. – P. 119-130.

174. West, A.J. The acanthor membranes of two species of Acanthocephala / A.J. West // Journal of Parasitology. – 1964. – V. 50. – P. 731-734. <https://doi.org/10.2307/3276193>
175. Whitfield, P.J. A histological description of the uterine bell of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) / P.J. Whitfield // Parasitology. – 1968. – V. 58. – P. 671-682. <https://doi.org/10.1017/s0031182000028973>
176. Whitfield, P.J. The egg envelopes of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) / P.J. Whitfield // Parasitology. – 1973. – V. 66. – P. 387-403. <https://doi.org/10.1017/S0031182000045972>
177. Yamaguti, S. Acanthocephala / S. Yamaguti // Systema Helminthum. – 1963. – V. 5. – P. 1 - 423.
178. Zambrano-Vila, S. How protozoan parasites evade the immune response / S. Zambrano-Vila, D. Rosales-Borjas, J.C. Carrero et al. // Trends in Parasitology. – 2002. – V. 18, № 6. – P. 272-278. [https://doi.org/10.1016/s1471-4922\(02\)02289-4](https://doi.org/10.1016/s1471-4922(02)02289-4)

ПРИЛОЖЕНИЕ

Условные обозначения

<i>A</i> – апикальный орган;	<i>PBC</i> – радиально-волокнистый
<i>B</i> – половая бурса;	слой тегумента;
<i>B</i> – влагалище;	<i>C</i> – семенник;
<i>BB</i> – верхняя часть бурсы;	<i>CB</i> – сфинктеры влагалища;
<i>BBC</i> – войлочно-волокнистый слой	<i>СП</i> – стенка пениса;
тегумента;	<i>СС</i> – соматический синцитий;
<i>Bк</i> – вакуоли;	<i>ССэ</i> – сумка Сэффтигена;
<i>Г</i> – ганглий;	<i>Т</i> – тегумент;
<i>ГО</i> – генитальная оболочка;	<i>ТМ</i> – тегумент метасомы;
<i>К</i> – кишечник;	<i>ТП</i> – тегумент пресомы;
<i>Кл</i> – клетка;	<i>ТС</i> – трубчатый слой тегумента;
<i>КМ</i> – кольцевая мускулатура;	<i>ЦГ</i> – цементные гранулы;
<i>Кр</i> – крючья;	<i>ЦЖ</i> – цементные железы;
<i>Л</i> – лемниски;	<i>ЦР</i> – цементные резервуары;
<i>Ла</i> – лакуны;	<i>ЦЯ</i> – центральная ядерная масса;
<i>Ли</i> – лигамент;	<i>Х</i> – хоботок;
<i>ЛК</i> – липидные капли;	<i>ХВ</i> – стенка хоботкового
<i>М</i> – матка;	влагалища;
<i>МК</i> – мышечная клетка;	<i>Хр</i> – хроматин;
<i>МКо</i> – маточный колокол;	<i>Э</i> – развивающиеся эмбрионы;
<i>ММ</i> – межклеточный матрикс;	<i>ЭпР</i> – эндоплазматический
<i>Мф</i> – миофиламенты;	ретикулум;
<i>Н</i> – нейроны;	<i>Я</i> – ядро;
<i>НБ</i> – нижняя часть бурсы;	<i>Яд</i> – ядрышко;
<i>НВ</i> – нервное волокно;	<i>Яй</i> – яйцо;
<i>О</i> – ооциты;	<i>Яйц</i> – яйцеводы;
<i>ОВк</i> – опустошенные вакуоли;	<i>ЯО</i> – ядро оогонияльного синцития;
<i>ОО</i> – оплодотворенные ооциты;	<i>ЯС</i> – ядро соматического синцития;
<i>ООп</i> – оболочка оплодотворения;	<i>ЯХВ</i> – ядро стенки хоботкового
<i>ОС</i> – оогонияльный синцитий;	влагалища;
<i>П</i> – плотная перегородка между	<i>ЯШ</i> – яйцевые шары;
пресомой и метасомой;	<i>Е1 – Е4</i> – яйцевые оболочки;
<i>ПрМ</i> – просвет матки;	<i>G1 – G4</i> – пространства между
<i>Пе</i> – пенис;	яйцевыми оболочками;
<i>ПМ</i> – продольная мускулатура;	<i>Vd</i> – семяпровод <i>vas deferens</i> .
<i>РА</i> – развивающаяся акантелла;	



Рисунок 1. Скребни *Acanthocephalus tenuirostris* в кишечнике хариуса. А – скопление скребней в разрыве кишки, получившимся в процессе вскрытия рыбы, Б, В – скребни из вскрытого кишечника. Фото любезно предоставлено Г.И. Атрашкевичем.

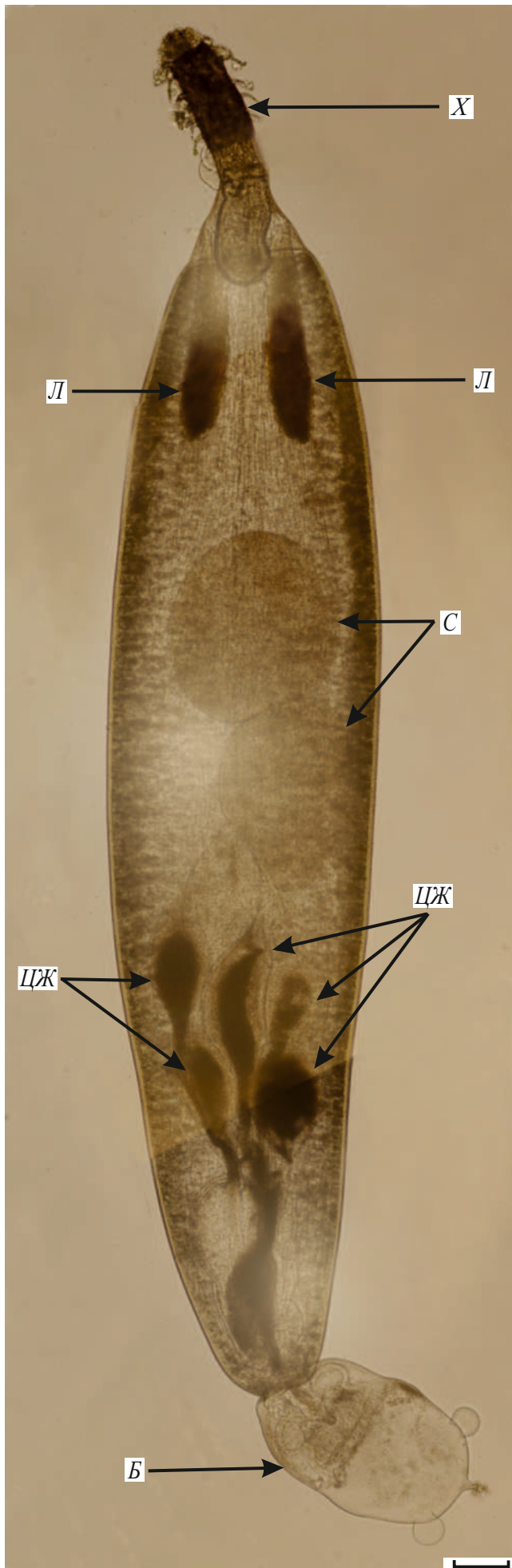


Рисунок 2. Самец скребня *A. tenuirostris*, извлеченный из кишечника хариуса. Тотальный препарат. *Б* – половая бурса, *Л* – лемниски, *С* – семенники, *ЦЖ* – цементные железы, *Х* – хоботок. Масштаб: 100 мкм.

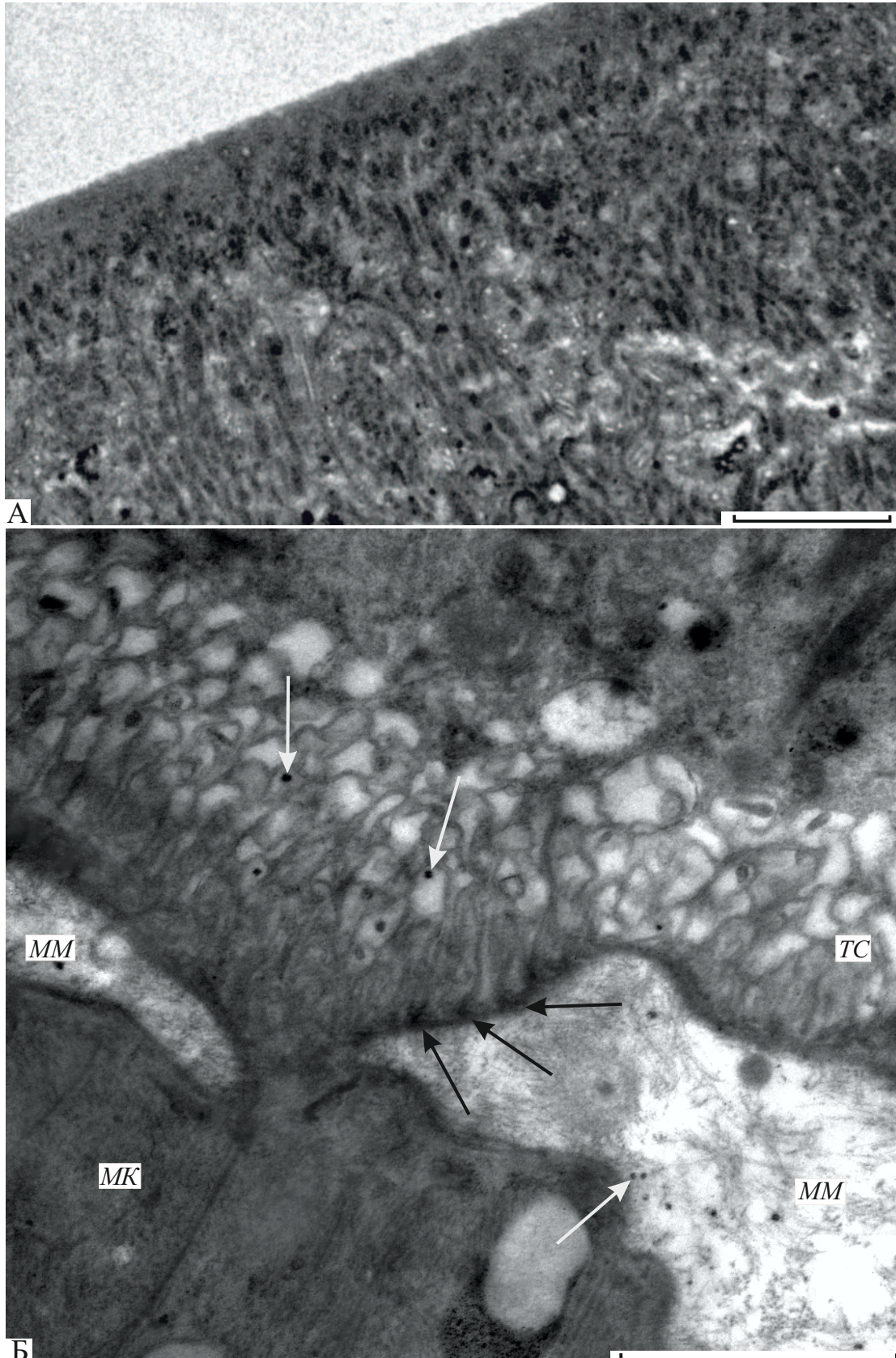


Рисунок 3. Тегумент взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – поверхность тегумента, Б – трубчатый слой тегумента. МК – мышечная клетка, ММ – межклеточный матрикс, ТС – трубчатый слой. Черными стрелками показаны гемидесмосомы, белыми стрелками – мелкие электронно-плотные гранулы в расширениях инвагинатов трубчатого слоя и подобные включения в межклеточном матриксе. Масштаб: 2 мкм.

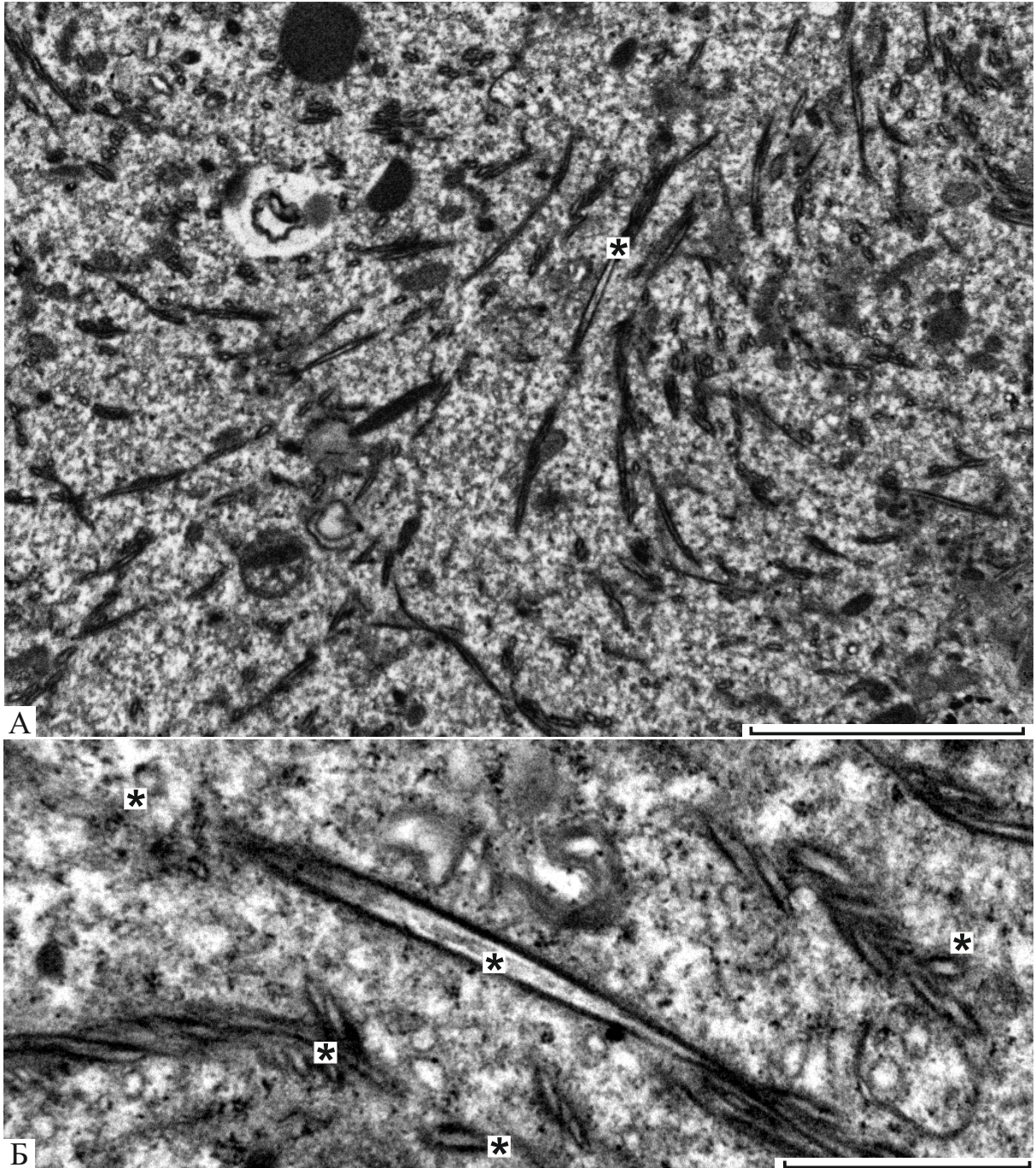


Рисунок 4. Волокна войлочно-волокнистого слоя тегумента взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris* на разных увеличениях. Электронная микроскопия. Волокна обозначены звездочкой. Масштаб (мкм): А – 5, Б – 1.

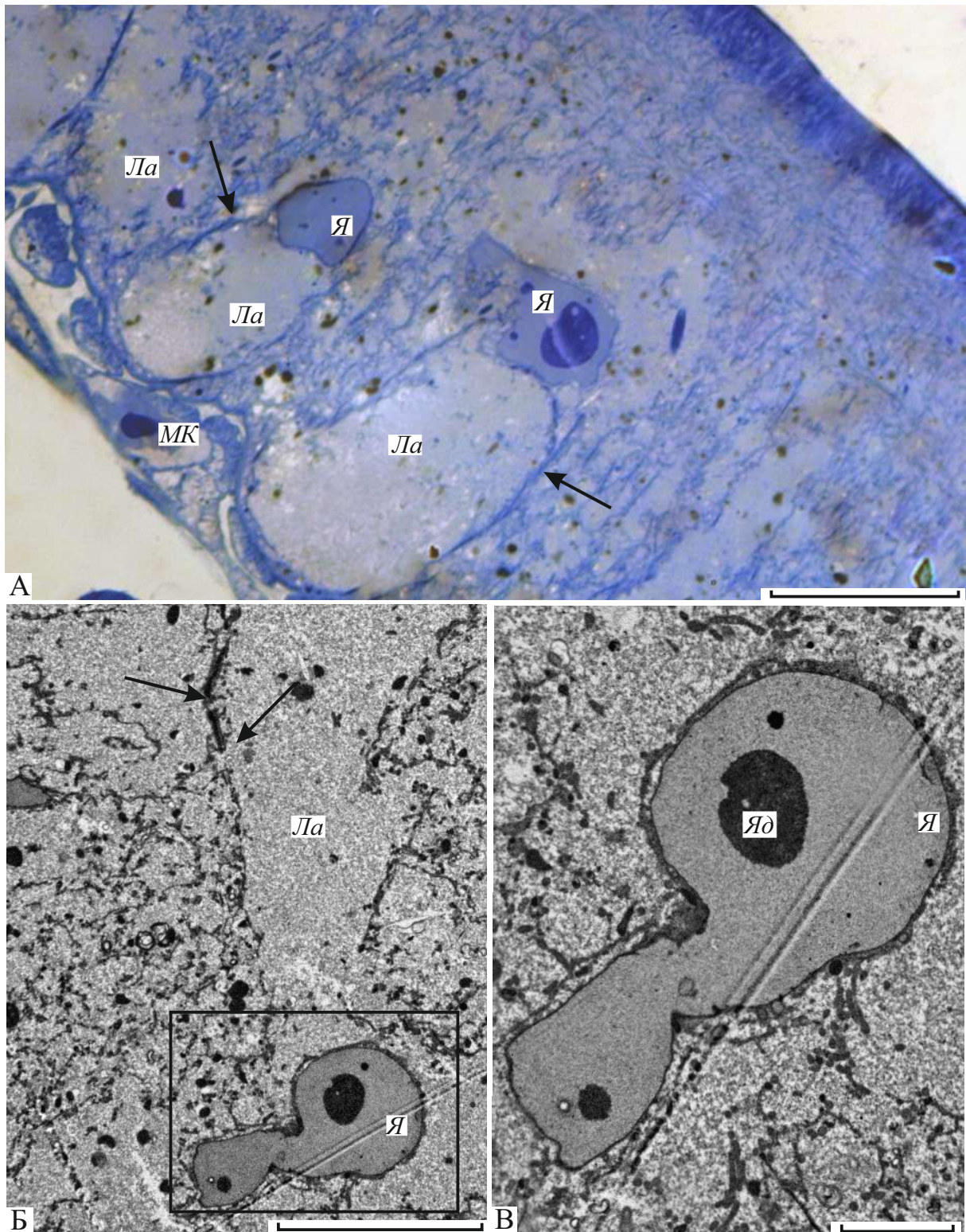
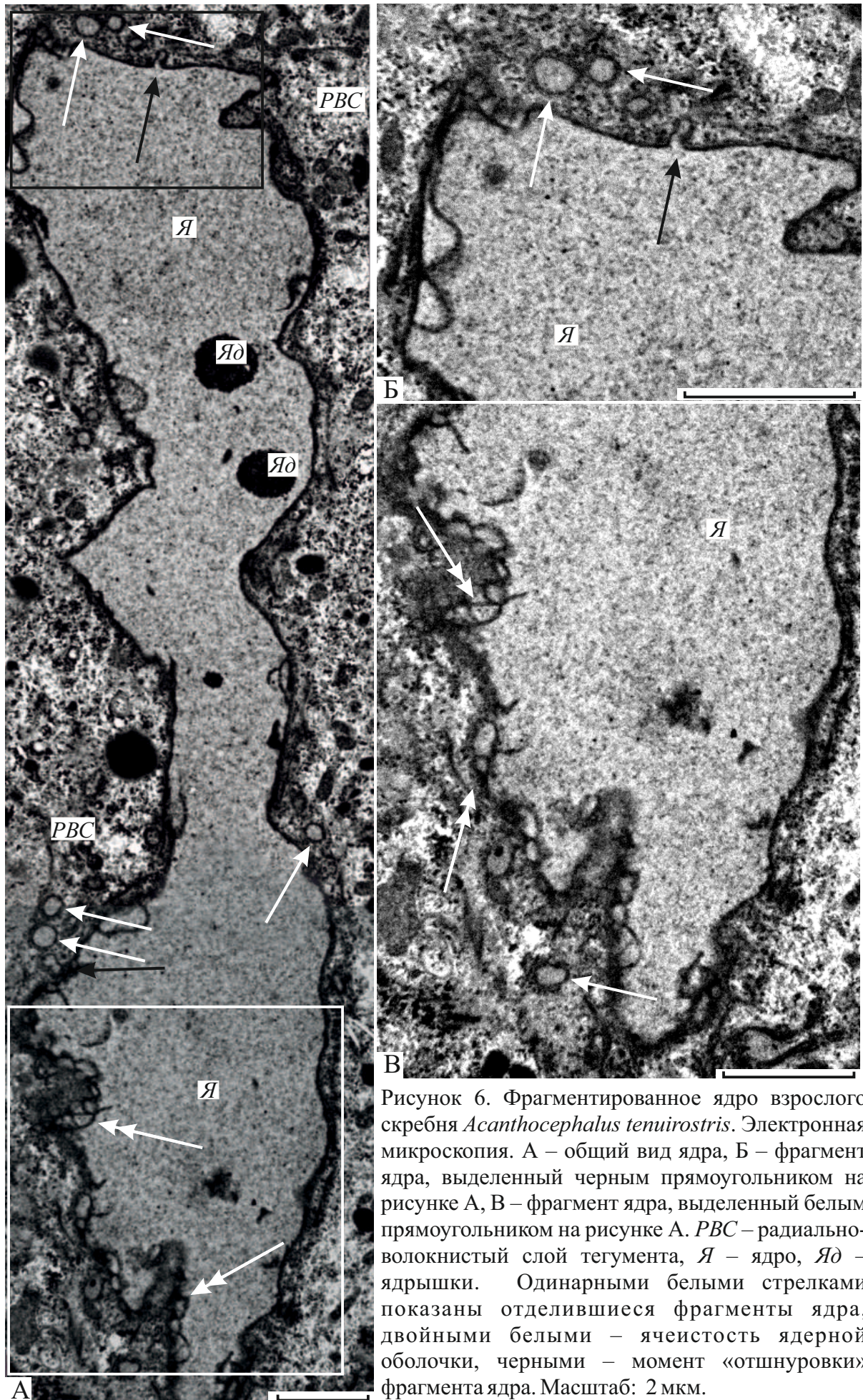


Рисунок 5. Лакуны и фрагментированные ядра в радиально-волокнистом слое тегумента взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А – световая микроскопия (полутонкий срез), Б, В – электронная микроскопия. В – ядро, выделенное прямоугольником на рисунке Б, при большем увеличении. Ла – лакуны, МК – мышечная клетка, Я – ядра тегумента, Яд – ядрышко. Стрелками обозначены «границы» лакун. Масштаб (мкм): А, Б – 20, В – 5.



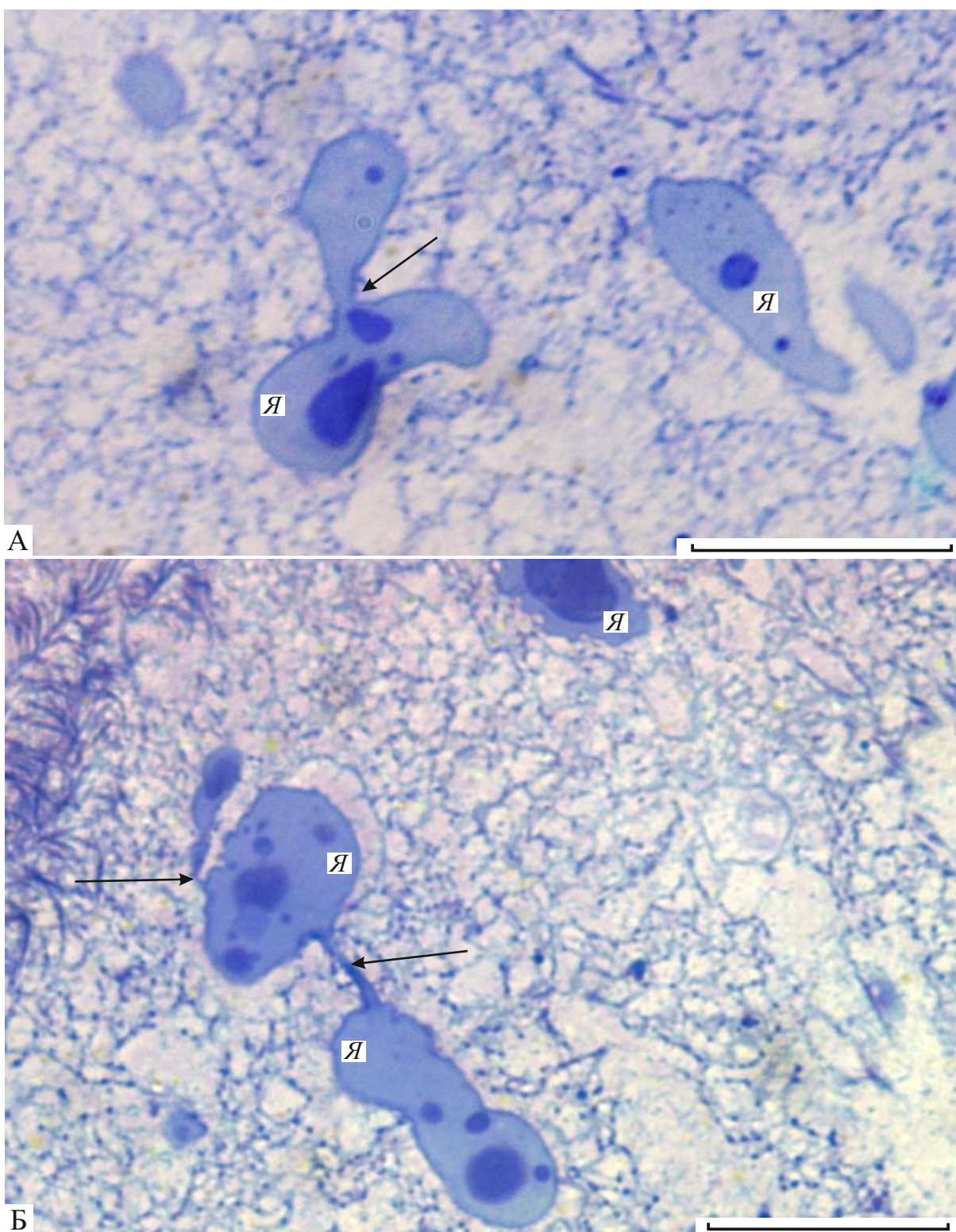


Рисунок 7. Два участка радиально-волокнистого слоя тегумента с фрагментированными ядрами взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкие срезы). Я — ядра тегумента. Стрелками показаны тонкие отростки, соединяющие фрагментированные ядра. Масштаб: 20 мкм.

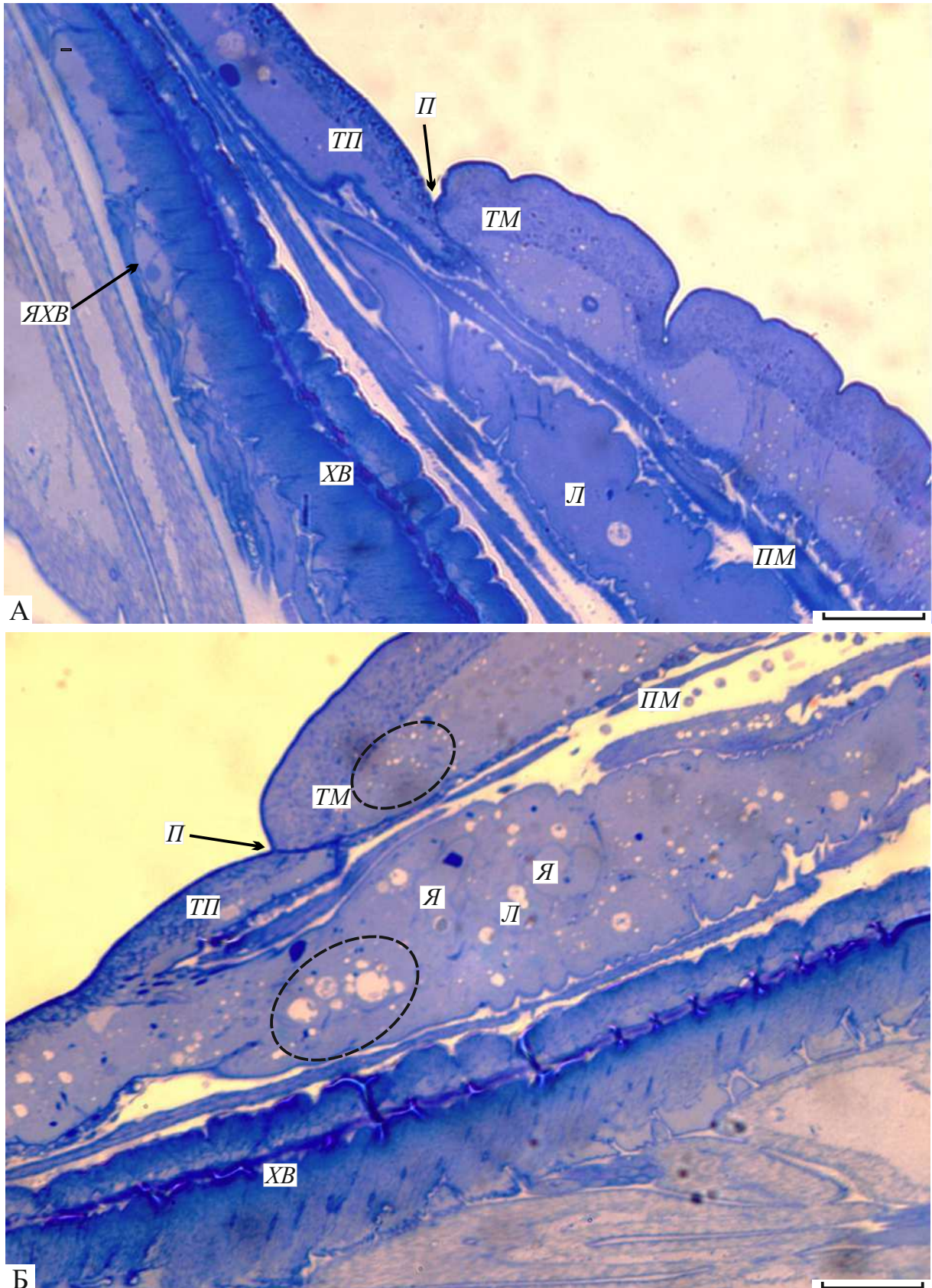


Рисунок 8. Область шейки взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris* в разных проекциях. Световая микроскопия (полутонкие срезы). Л – лемниски, П – плотная перегородка между пресомой и метасомой, ПМ – продольная мускулатура, ТМ – тегумент метасомы, ТП – тегумент пресомы, ХВ – стенка хоботкового влагалища, Я – ядра лемниска, ЯХВ – ядро стенки хоботкового влагалища. Овалами обозначены крупные светлые полости в лемниске и аналогичные полости меньшего размера в тегументе метасомы. Масштаб: 20 мкм.

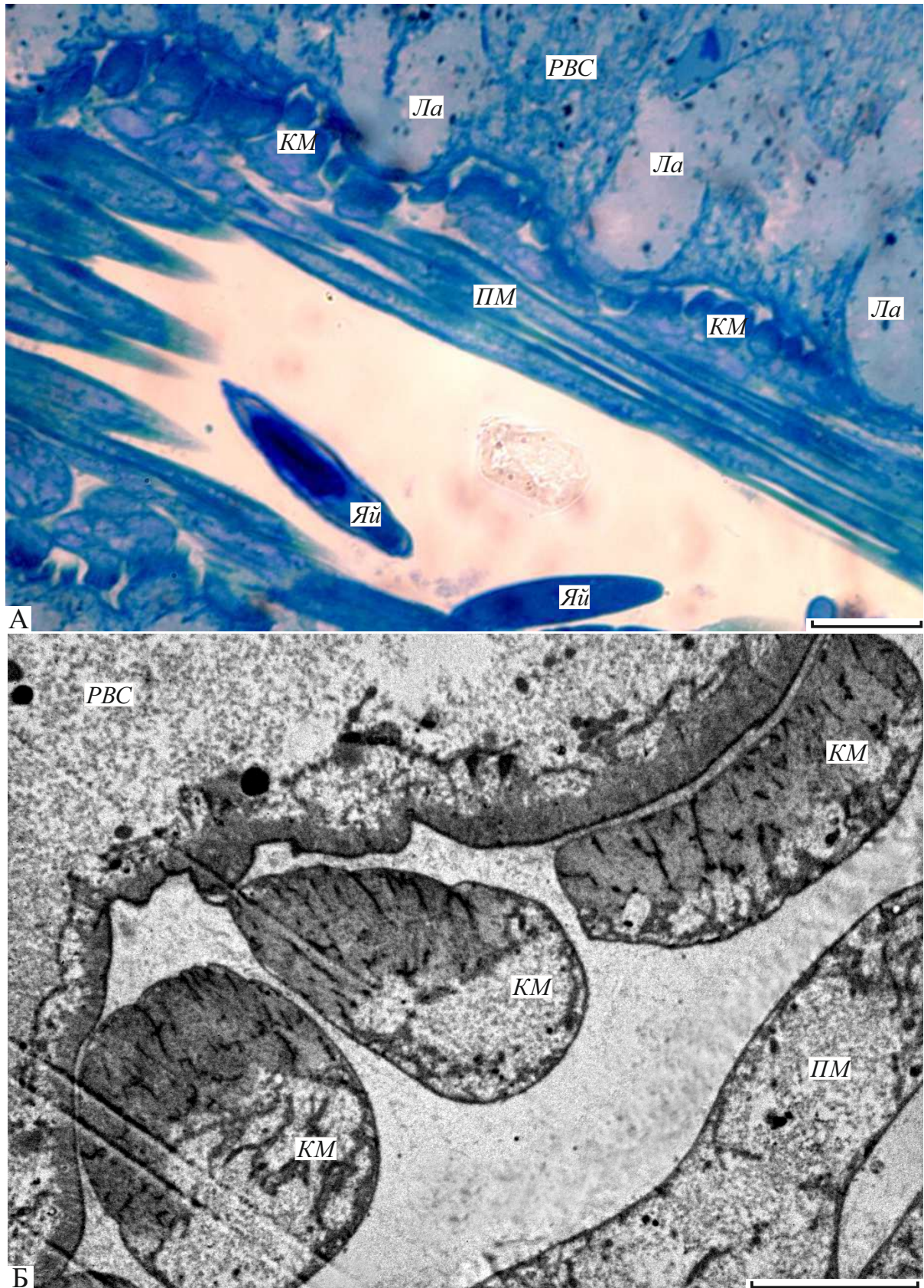


Рисунок 9. Субтегументальная мускулатура взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А – световая микроскопия (полутонкий срез), Б – электронная микроскопия. КМ – кольцевая мускулатура, Лa – лакуны в тегументе скребня, ПМ – продольная мускулатура, PBC – радиально-волокнистый слой тегумента скребня, Я – ядра тегумента, Яй – развивающиеся яйца в «полости» тела. Масштаб (мкм): А – 20, Б – 5.

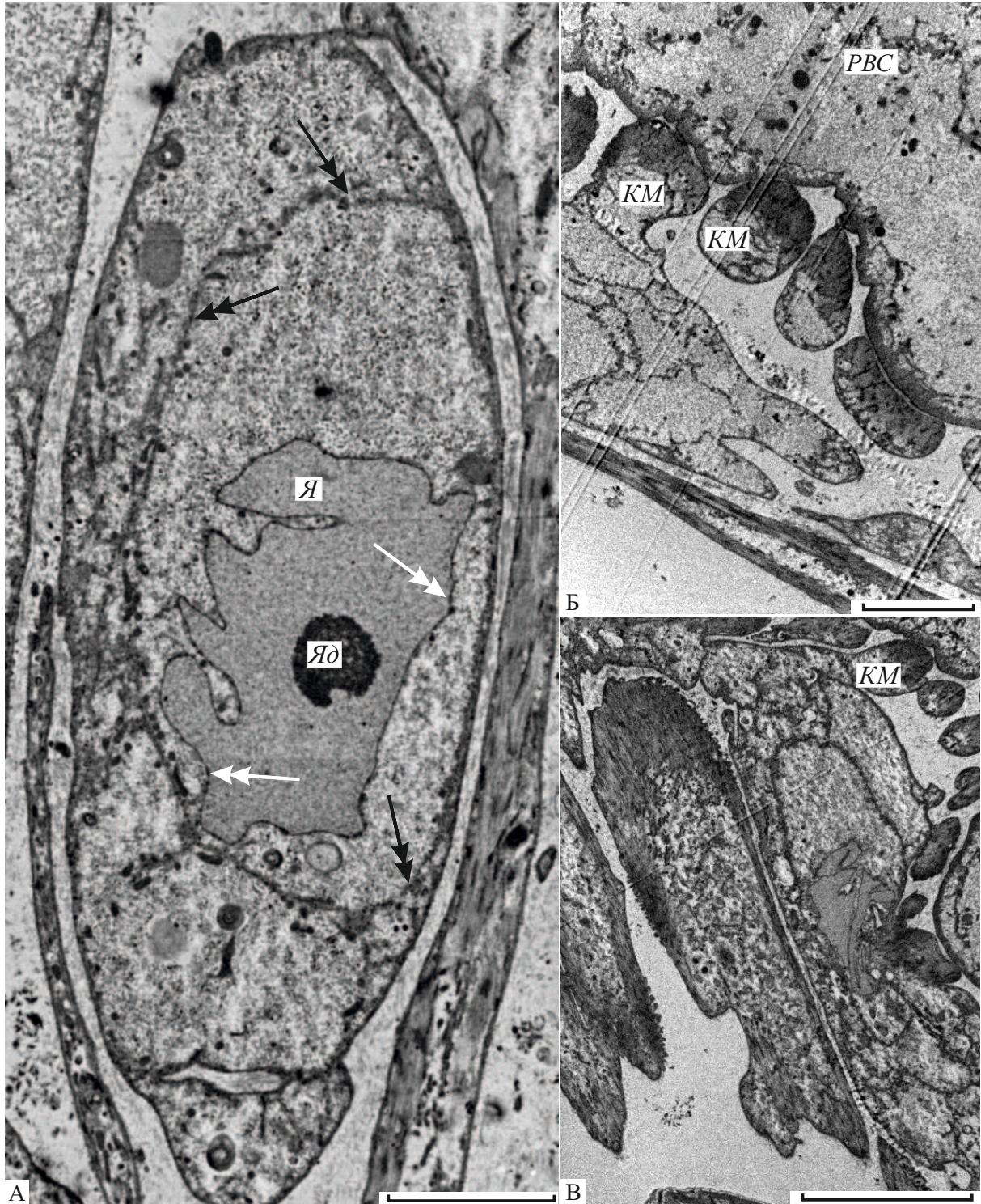


Рисунок 10. Элементы субтегументальной мускулатуры взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – фрагмент клетки продольной мускулатуры, Б, В – фрагменты кольцевой мускулатуры. КМ – кольцевая мускулатура, РВС – радиально-волоknистый слой тегумента, Я – ядро, Яд – ядрышки. Белыми стрелками показан материал, прилегающий к внутренней поверхности ядерной оболочки; черными – сходный материал в окружающей цитоплазме. Масштаб (мкм): А – 5, Б – 10, В – 20.

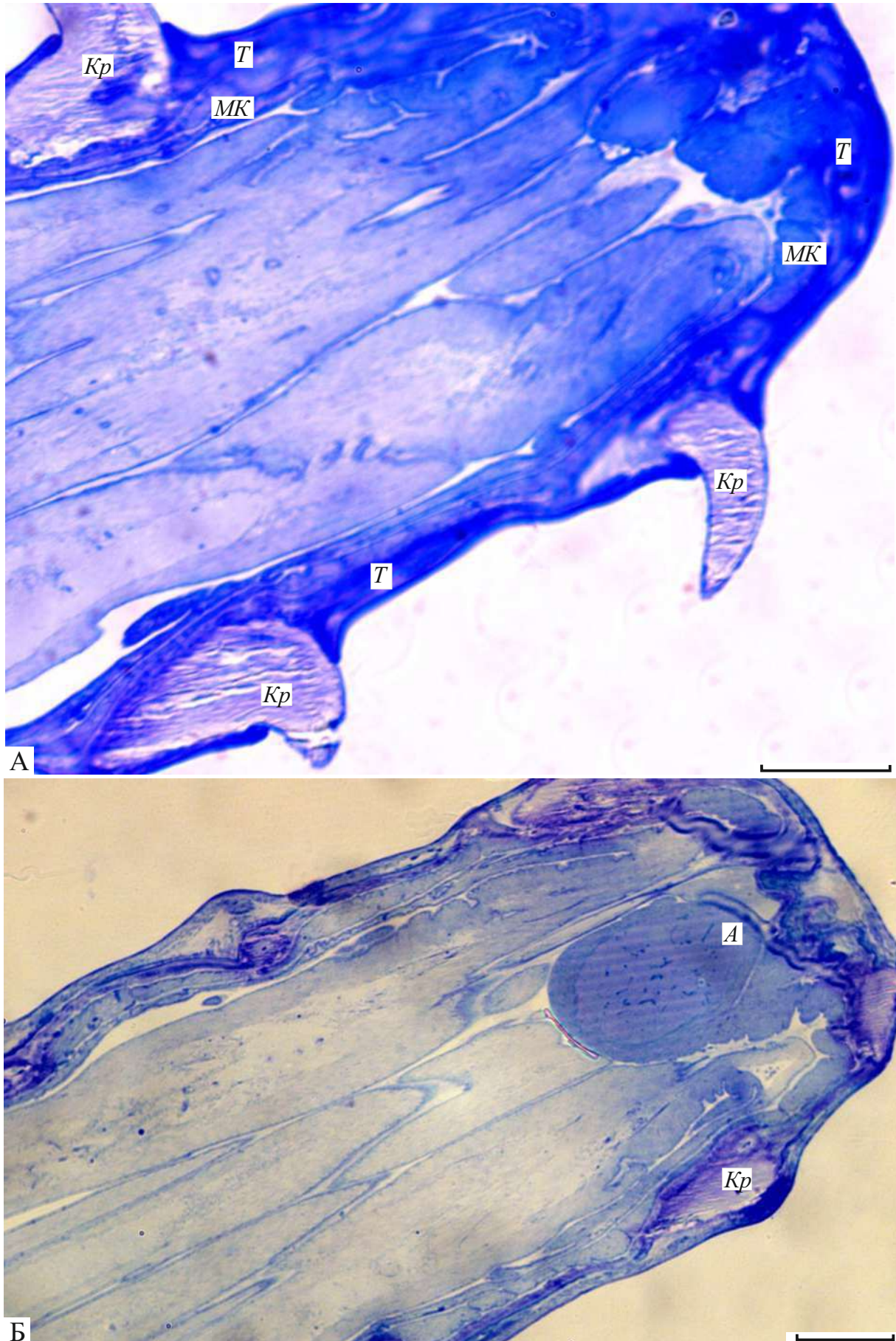


Рисунок 11. Хоботок взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкие срезы). А – фрагмент хоботка с крючьями, Б – апикальная часть хоботка. А – предполагаемый апикальный орган, *Kp* – крючья, *MK* – мускулатура, *T* – тегумент. Масштаб: 20 мкм.

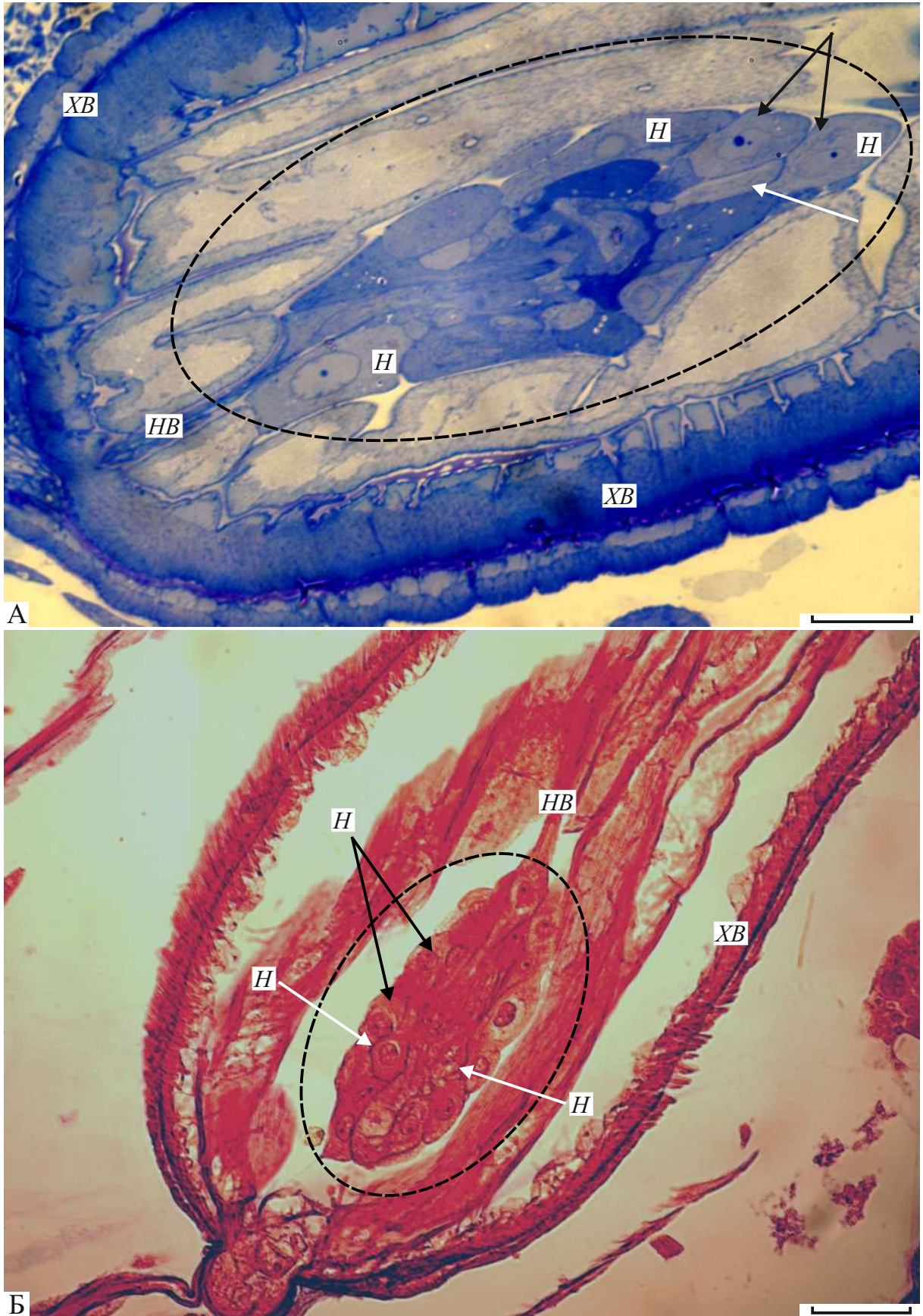


Рисунок 12. Головной нервный ганглий (показан овалом) взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия. А – полутонкий срез, Б – парафиновый срез. *H* – нейроны, *HB* – нервные волокна, *XB* – стенка хоботкового влагалища. Черными стрелками обозначен наружный слой обкладочных нейронов, белыми – внутренний. Масштаб: 20 мкм.

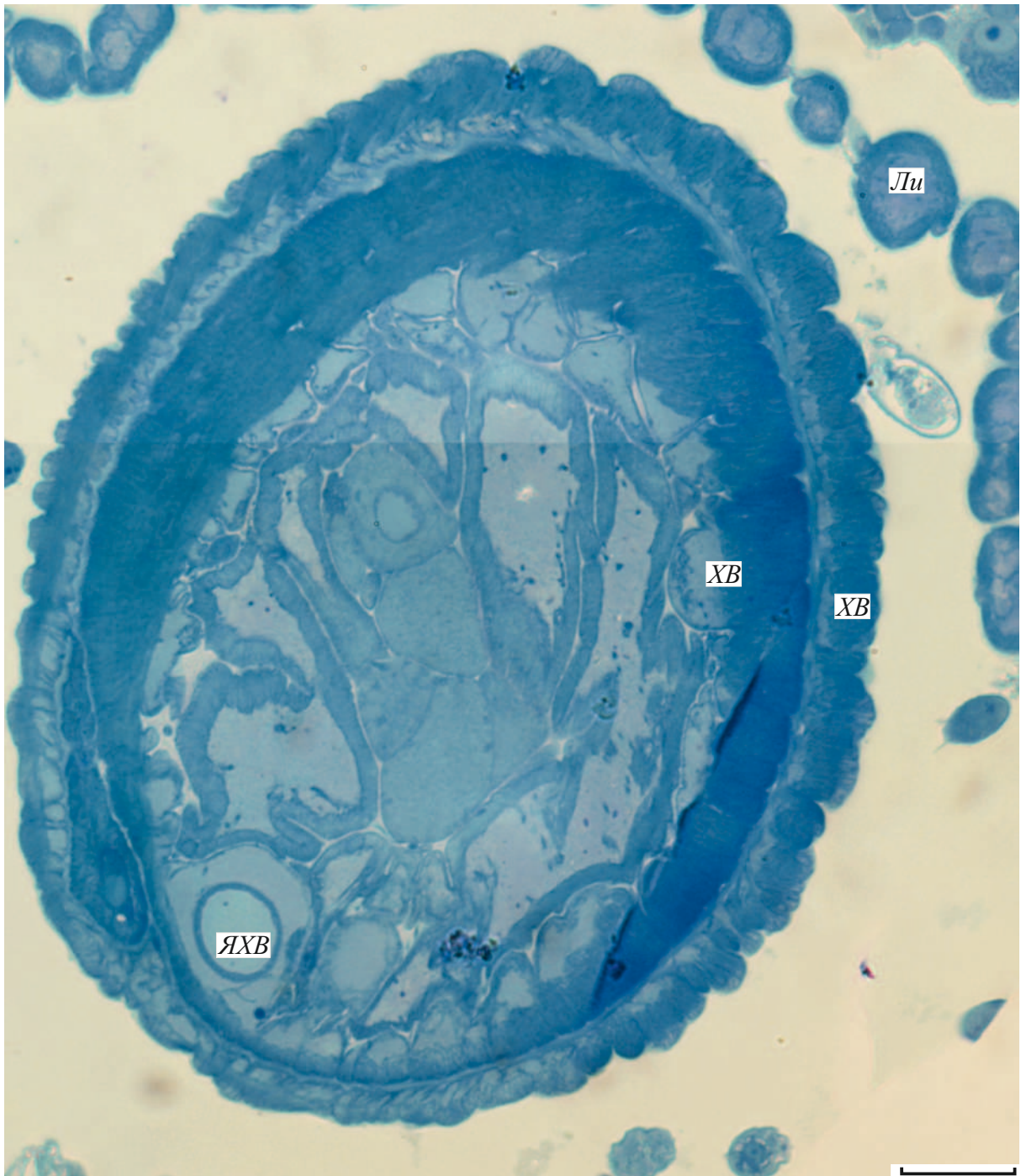


Рисунок 13. Поперечный срез хоботка взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкий срез). *XB* – стенка хоботкового влагалища, *ЯXB* – ядро в стенке хоботкового влагалища, *Ли* – лигамент. Масштаб: 20 мкм.

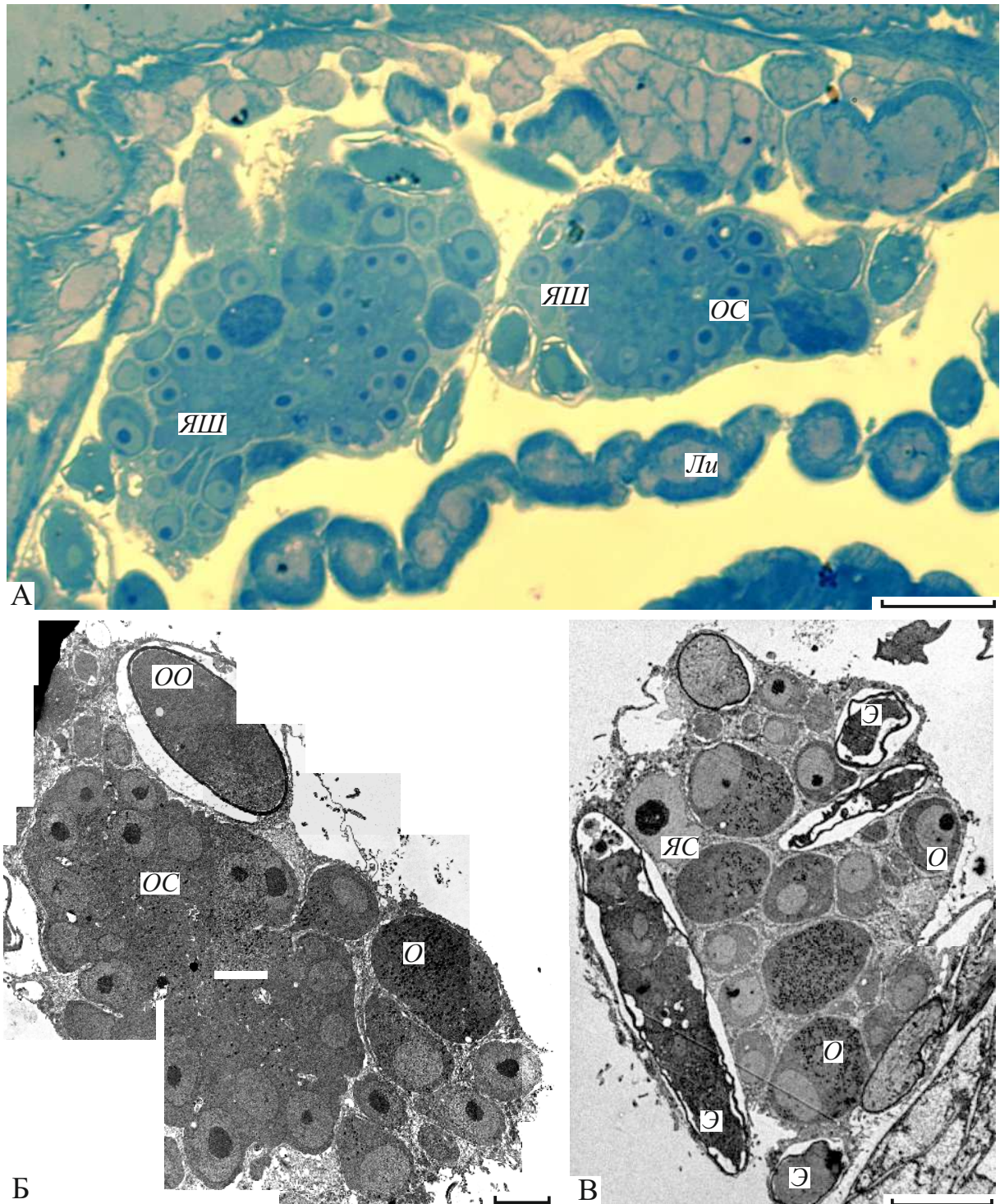


Рисунок 14. Яйцевые шары взрослой самки скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Общий вид. А – молодые яйцевые шары, световая микроскопия (полутонкий срез), Б – молодой яйцевой шар, электронная микроскопия, В – зрелый яйцевой шар, электронная микроскопия. Ли – лигамент, О – ооциты, ОО – оплодотворенный ооцит, ОС – оогониальный синцитий, Э – развивающиеся эмбрионы, ЯС – ядро соматического синцития, ЯШ – яйцевые шары. Масштаб (мкм): А – 20, Б – 5, В – 10.

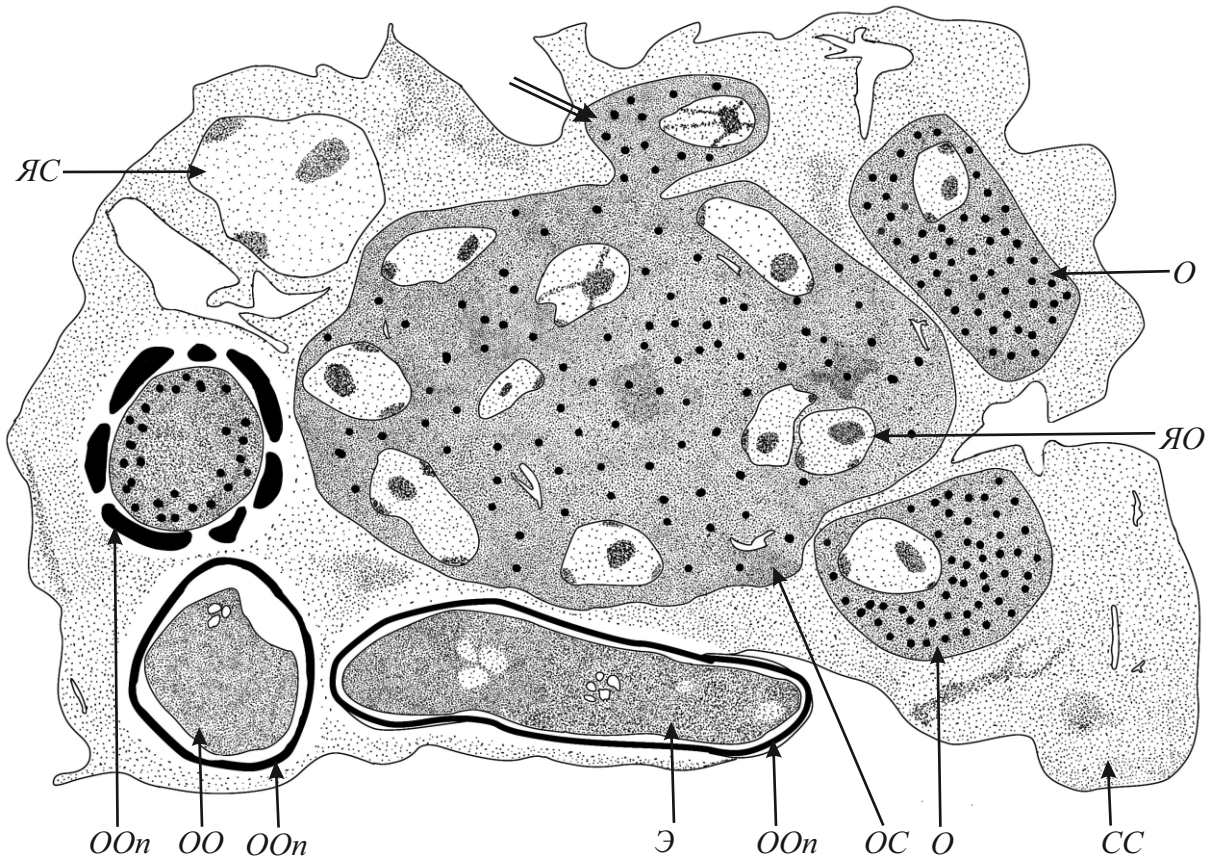
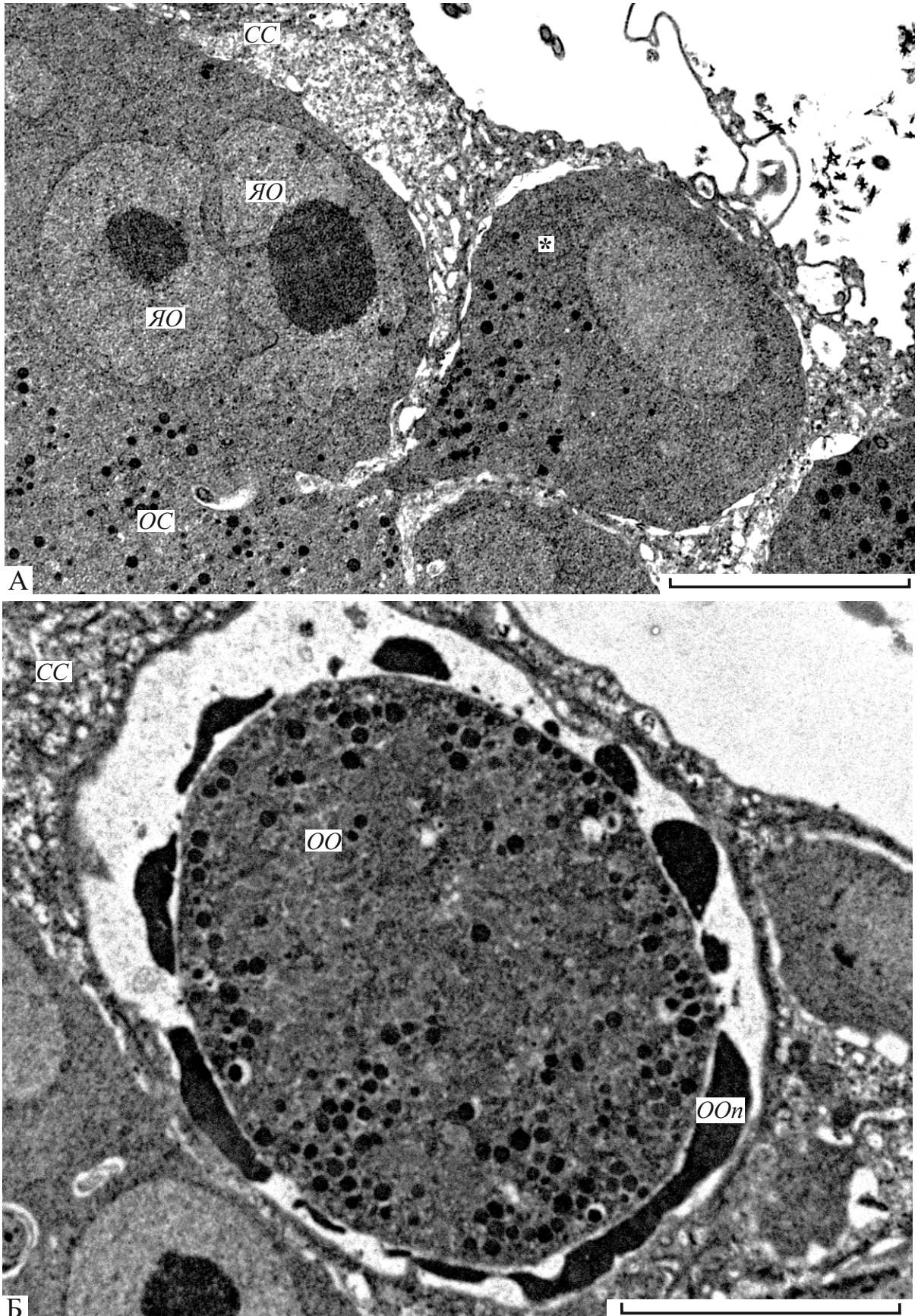


Рисунок 15. Обобщающая схема яйцевого шара самки скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *O* — ооциты, *OO* — оплодотворенные ооциты, *OOn* — оболочка оплодотворения, *OC* — оогониальный синцитий, *CC* — соматический синцитий, *Э* — развивающийся эмбрион, *ЯО* — ядро оогониального синцития, *ЯС* — ядро соматического синцития. Двойной стрелкой показан ооцит, отделяющийся от оогониального синцития.



Б

Рисунок 16. Ооциты в яйцевом шаре скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – отделение ооцита от оогониального синцития, Б – формирование оболочки оплодотворения. О – ооцит, ОО – оплодотворенный ооцит, ООn – оболочка оплодотворения, ОС – оогониальный синцитий, ЯО – ядра оогониального синцития, предположительно разделившиеся некоторое время назад, СС – соматический синцитий. Звездочкой показан ооцит, отделяющийся от оогониального синцития. Масштаб: 5 мкм.

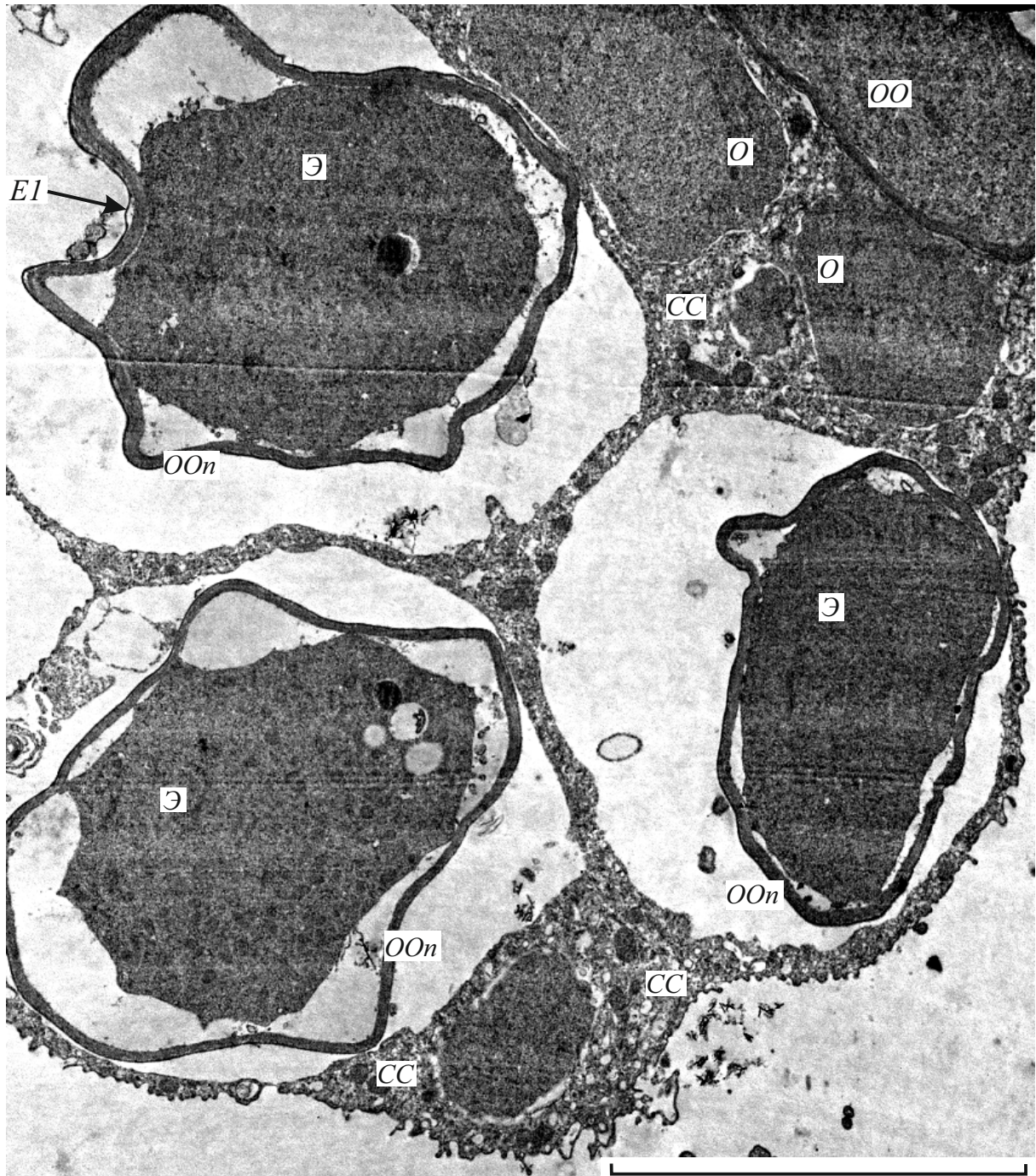


Рисунок 17. Развивающиеся яйца в составе в яйцевого шара скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. *El* – будущая наружная оболочка яйца, *O* – ооциты, *OO* – оплодотворенные ооциты, *OOн* – оболочка оплодотворения, *Э* – развивающиеся эмбрионы, *CC* – соматический синцитий. Масштаб: 10 мкм.

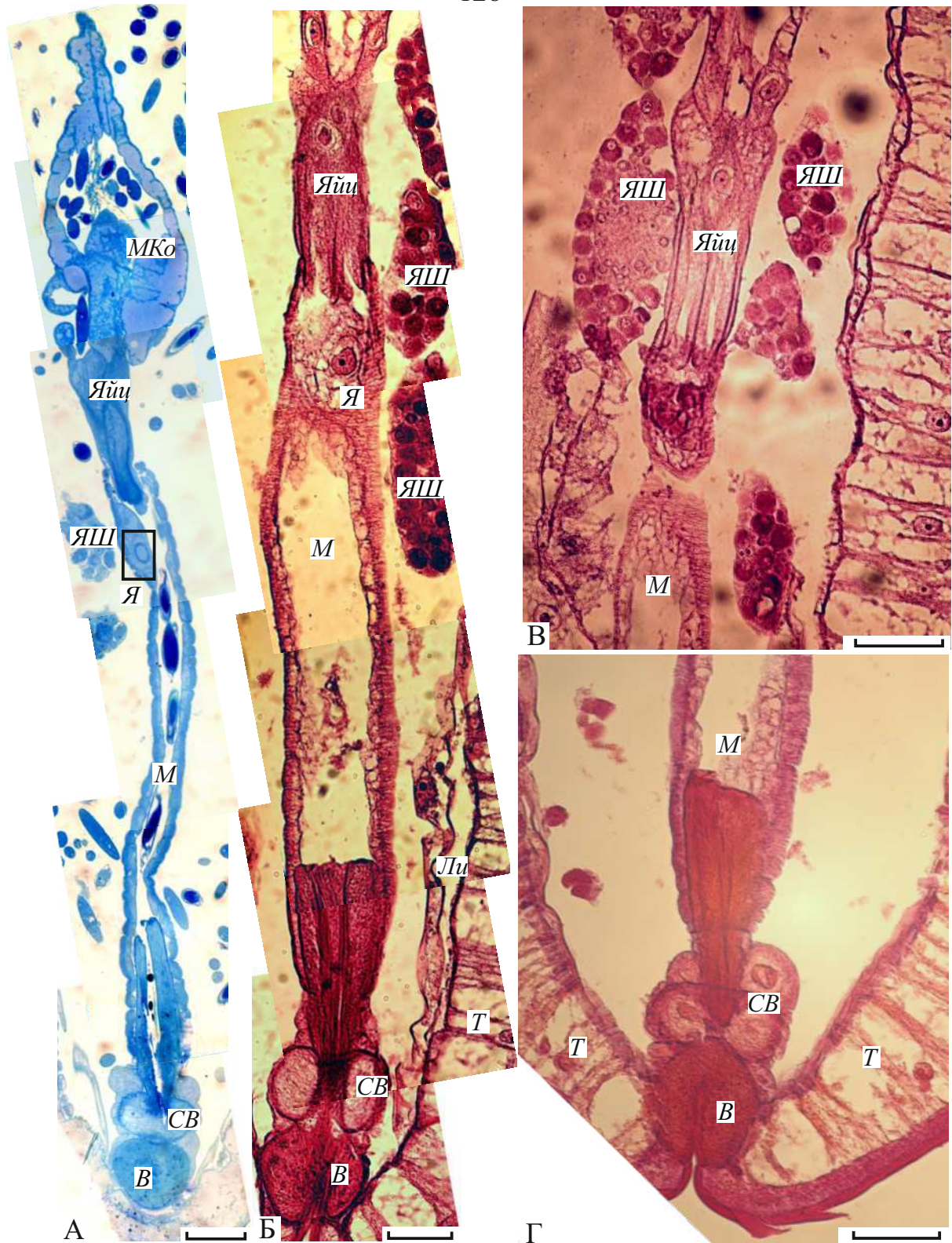


Рисунок 18. Женская половая система взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия. А – полутонкий срез, Б, В, Г – парафиновые срезы. А, Б – общий вид, В – яйцеводы, Г – мышечные сфинктеры влагалища с видимыми ядрами. Черным прямоугольником выделено ядро в стенке матки, электронно-микроскопический снимок которого можно увидеть на рисунке 19А. В – влагалище, Ли – лигамент, М – матка, МКо – маточный колокол, СВ – сфинктеры влагалища, Т – тегумент, Я – ядро, Яйц – яйцеводы, ЯШ – яйцевые шары. Масштаб: 50 мкм.

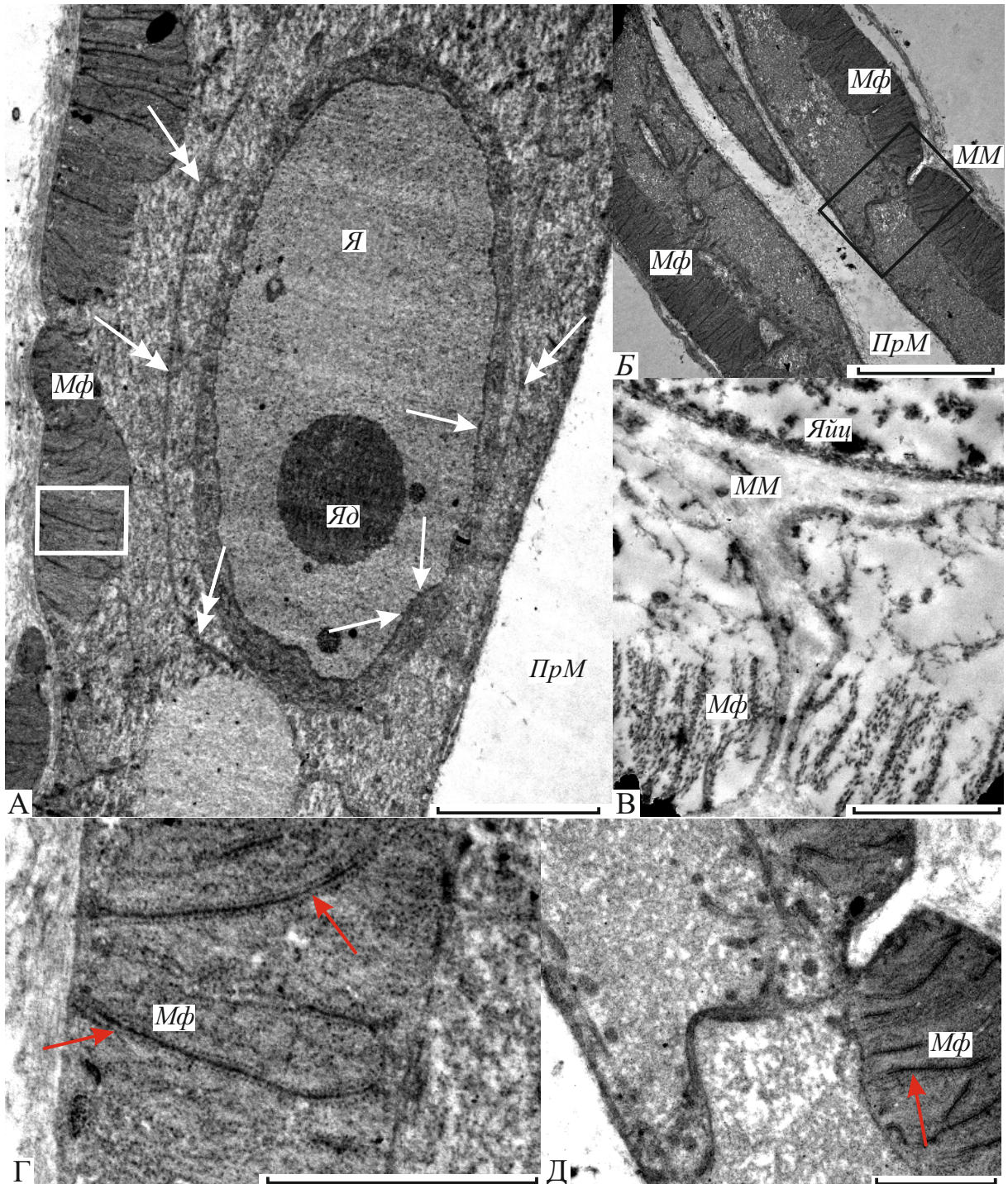


Рисунок 19. Ультраструктура стенки матки скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – ядро в стенке матки (фрагмент, выделенный прямоугольником на рисунке 18А), Б – стенка матки, В – фрагмент стенки матки, Г – фрагмент, выделенный белым прямоугольником на рисунке А, при большем увеличении, Д – фрагмент, выделенный черным прямоугольником на рисунке Б, при большем увеличении. ММ – межклеточный матрикс, Мф – миофиламенты, ПрМ – просвет матки, Я – ядро, Яйц – яйцевод, Яд – ядрышко. Одинарными белыми стрелками показан материал, прилегающий к внутренней поверхности ядерной оболочки; двойными – сходный материал в окружающей цитоплазме, красными стрелками показаны электроно-плотные септы. Масштаб (мкм): А – 5, Б – 10, В – 2, Г, Д – 2.

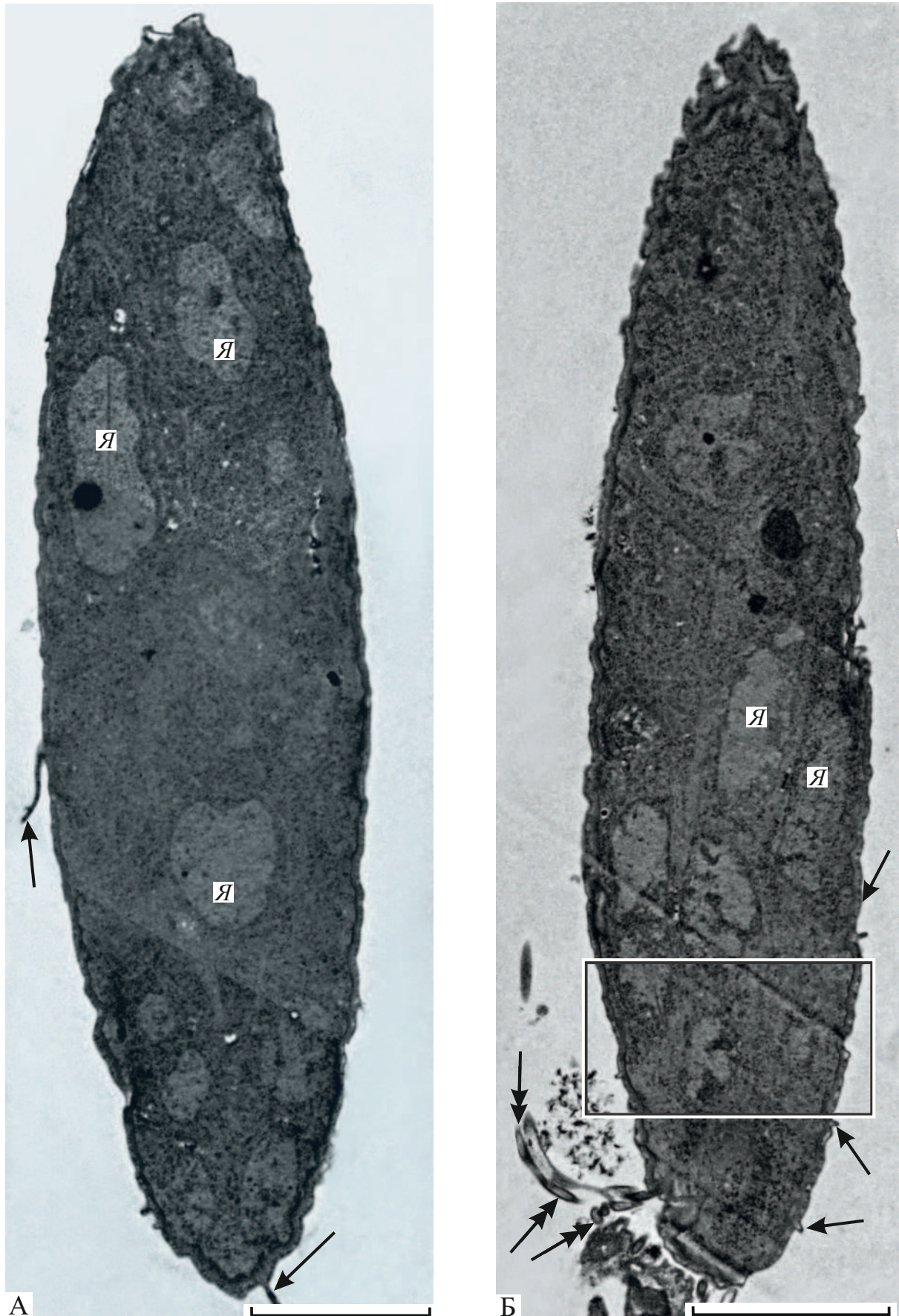


Рисунок 20. Развивающиеся эмбрионы скребня *A. tenuirostris*, предположительно на одной стадии развития. Электронная микроскопия. Я — ядра эмбриона. Стрелками с одинарными наконечниками показаны выросты оболочки E1, с двойными — поперечные срезы жгутиков сперматозоидов. Прямоугольником выделена область, при большем увеличении представленная на рисунке 21Б. Масштаб: 5 мкм.

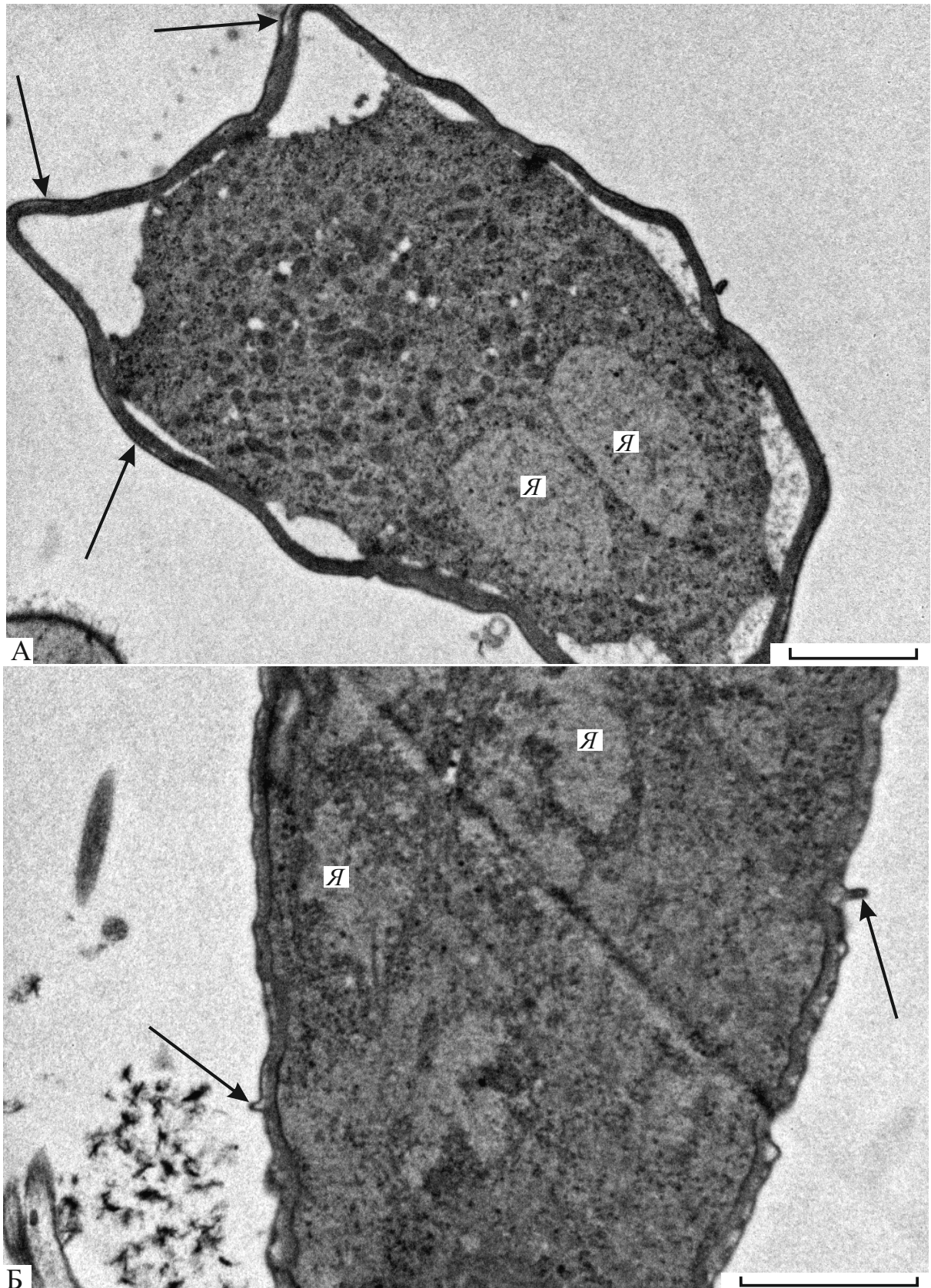


Рисунок 21. Фрагменты развивающихся эмбрионов скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – поперечный срез передней части эмбриона, Б – продольный срез, область, выделенная прямоугольником на рисунке 20Б. Я – ядра эмбриона. Стрелками показана двуслойная оболочка эмбриона, предположительно, будущие оболочки Е1 и Е2. Масштаб: 2 мкм.

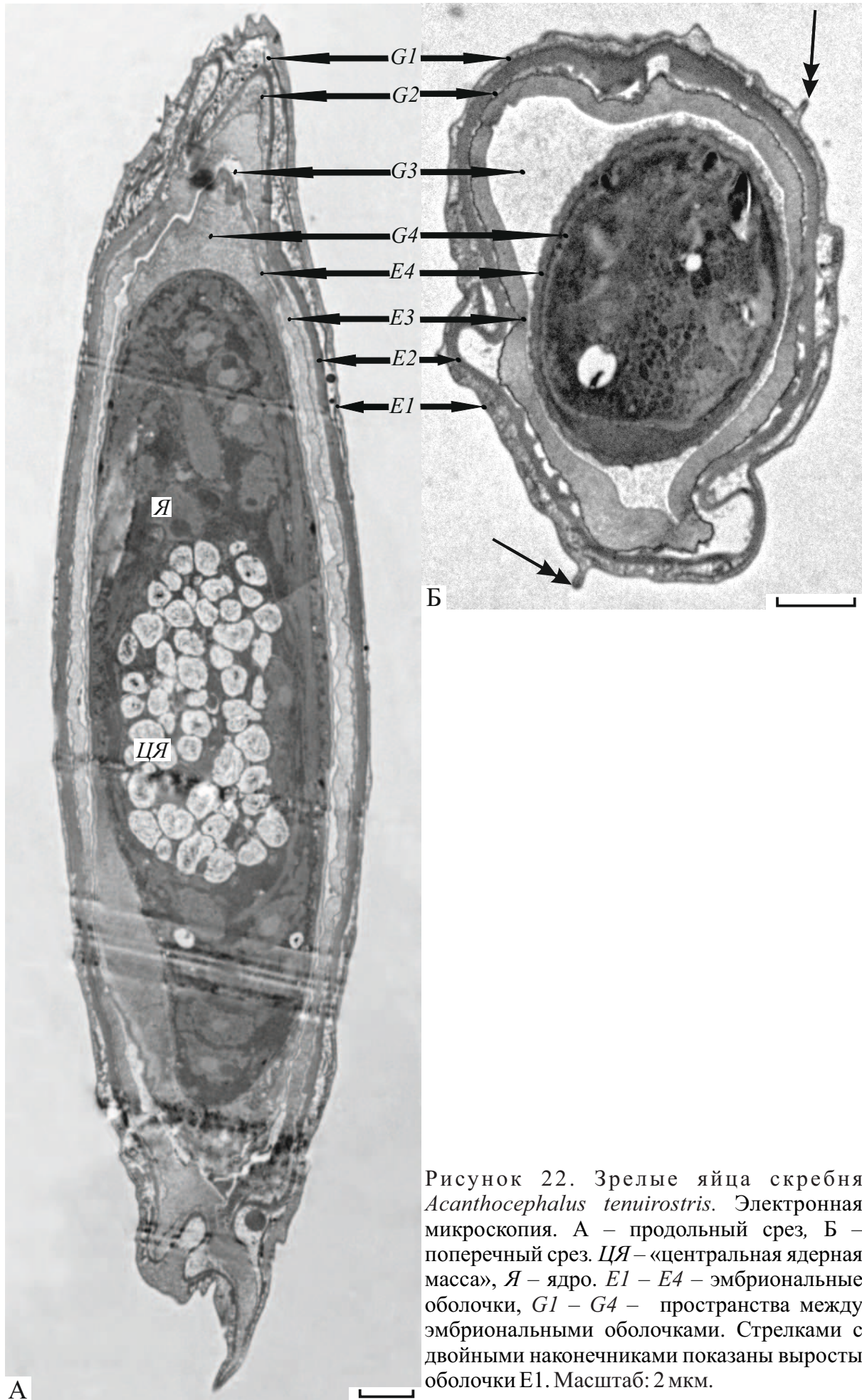


Рисунок 22. Зрелые яйца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – продольный срез, Б – поперечный срез. ЦЯ – «центральная ядерная масса», Я – ядро. E1 – E4 – эмбриональные оболочки, G1 – G4 – пространства между эмбриональными оболочками. Стрелками с двойными наконечниками показаны выросты оболочки E1. Масштаб: 2 мкм.

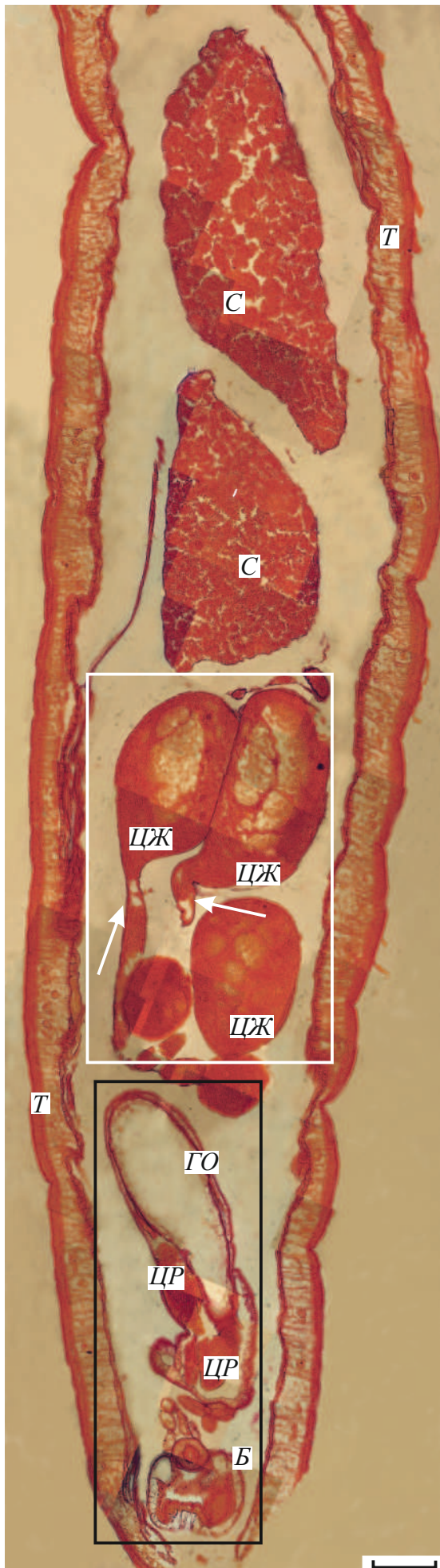


Рисунок 23. Мужская половая система взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия. *Б* – половая бурса, *ГО* – генитальная оболочка, *С* – семенники, *Т* – тегумент, *ЦЖ* – цементные железы, *ЦР* – цементные резервуары. Черным прямоугольником выделена задняя треть мужской половой системы, схема которой представлена на рисунке 24. Белым прямоугольником выделены цементные железы, при большем увеличении представленные на рисунке 28А. Стрелками показаны протоки цементных желез. Масштаб: 50 мкм.

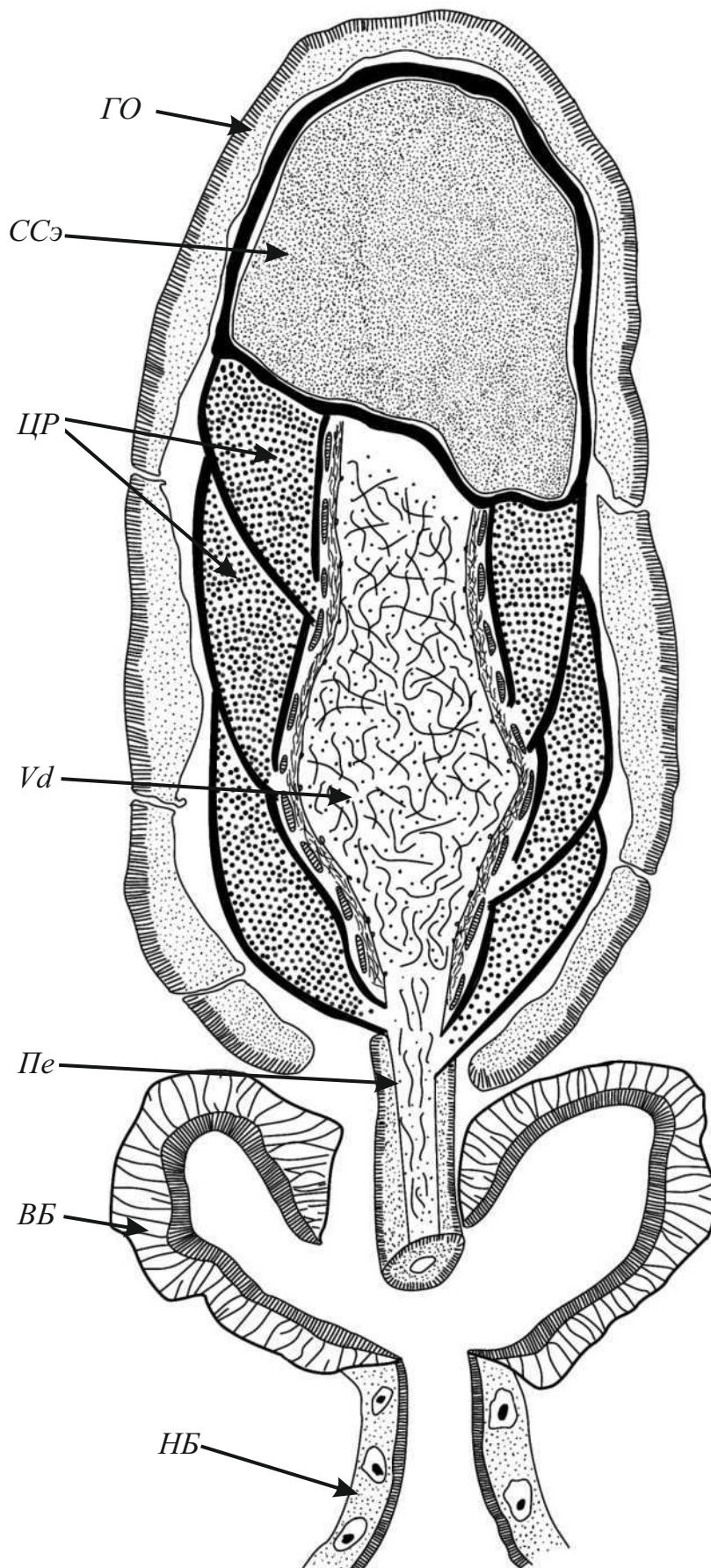


Рисунок 24. Схема нижней трети мужской половой системы взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. ББ – верхняя часть бурсы, ГО – генитальная оболочка, НБ – нижняя часть бурсы, Пе – пенис, ССэ – сумка Сэфтигена, ЦР – цементные резервуары, Vd – vas deferens. Относительные размеры не соблюдены.

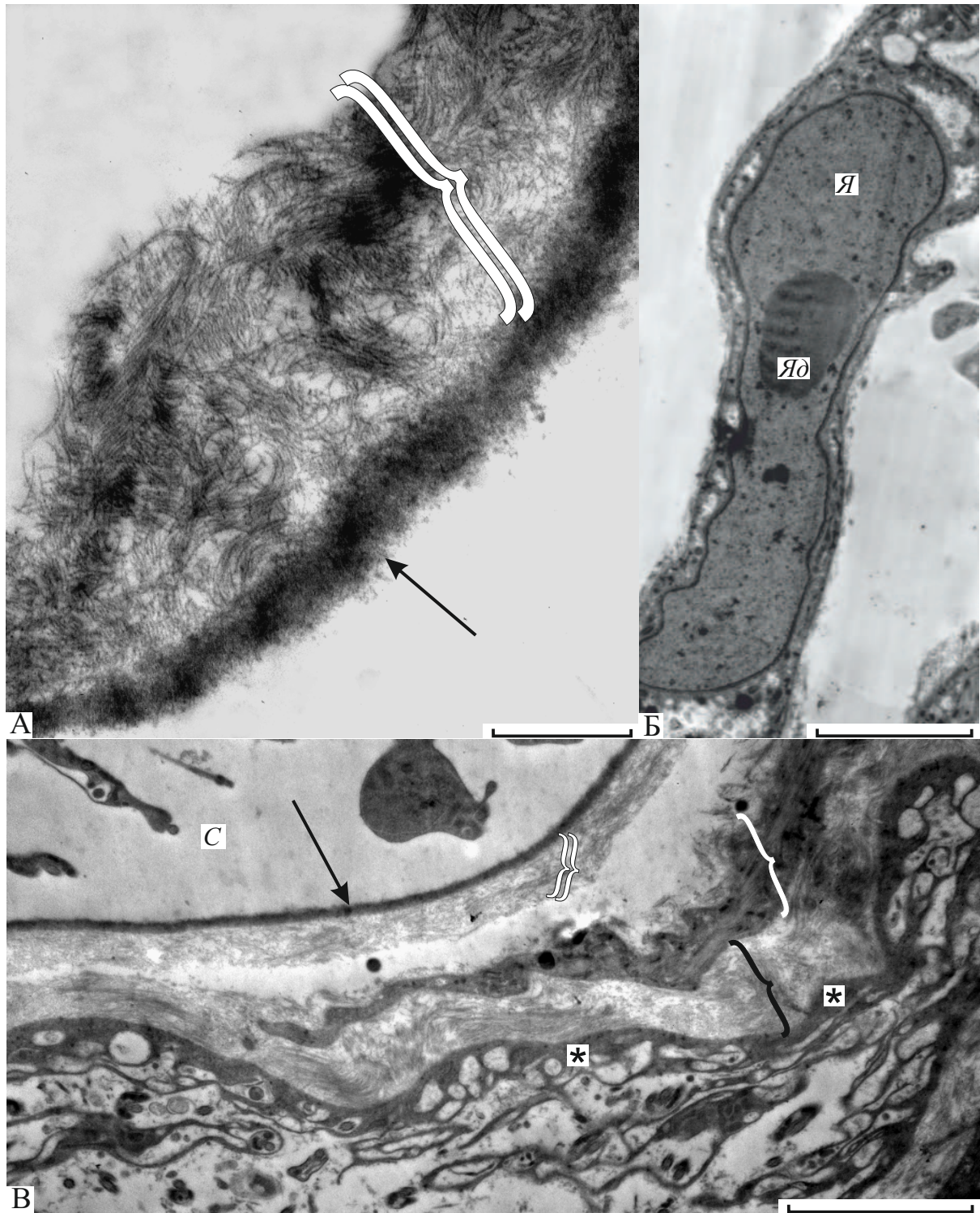


Рисунок 25. Семявыводящие пути взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – оболочка семенника; Б – ядро в стенке семяпровода (vas efferens), В – семяпровод (vas efferens). С – семенник, Я – ядро, Яд – ядрышко. Стрелкой показан внутренний слой оболочки семенника. Двойными белыми скобками обозначен внешний слой оболочки семенника, одинарной белой скобкой – внешний слой стенки семяпровода, черной скобкой – средний слой стенки семяпровода, звездочками показан внутренний слой стенки семяпровода. Масштаб (мкм): А – 1; Б – 10; В – 5.

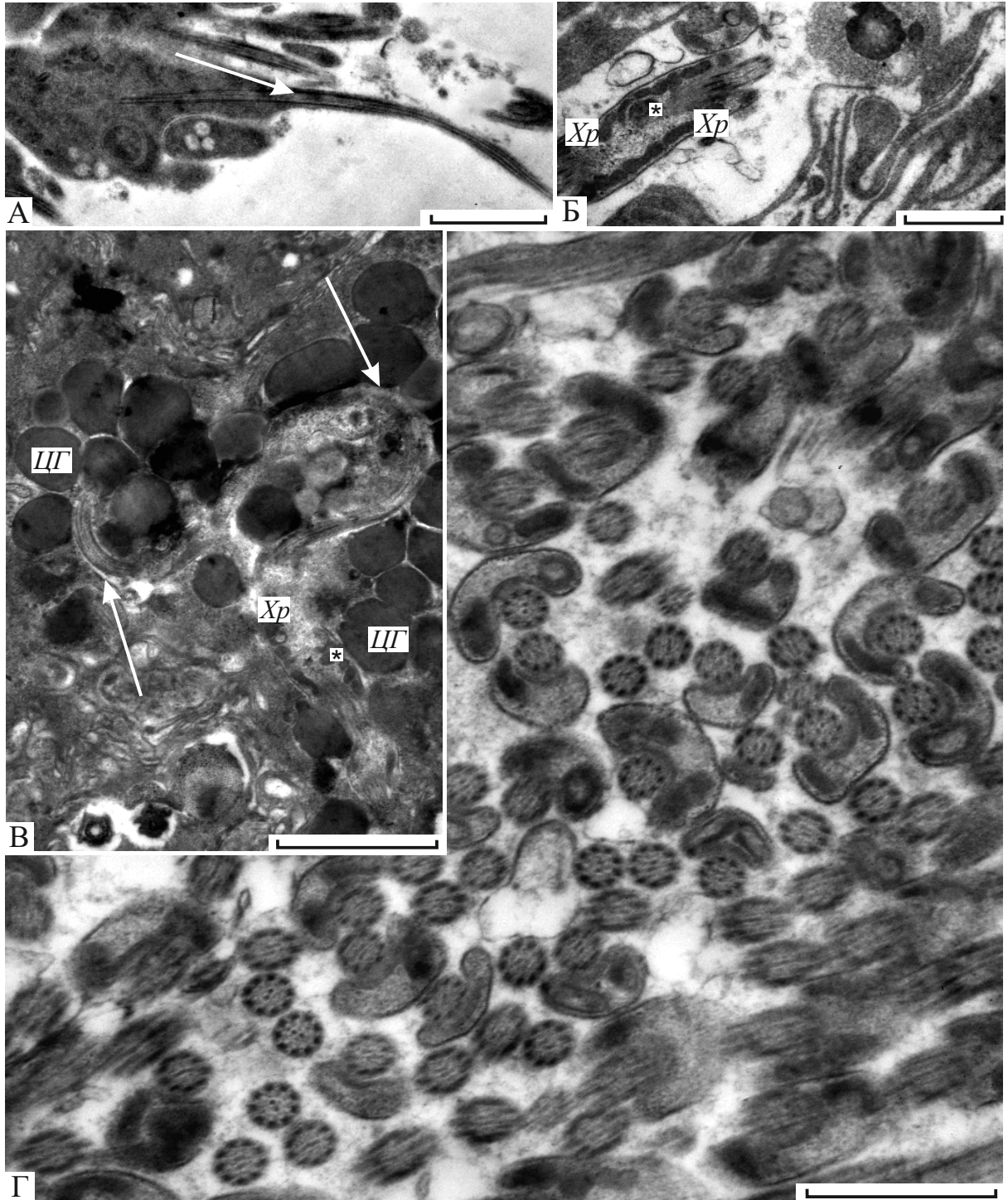


Рисунок 26. Сперматозоиды самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – фрагмент предполагаемой сперматиды в семеннике, Б – фрагмент головки сперматозоида в семяпроводе (vas efferens), В – фрагмент сперматозоида в пенисе среди цементных гранул, Г – сперматозоиды в семенном пузырьке. *Xp* – хроматин, *ЦГ* – цементные гранулы. Стрелками показаны жгутики сперматозоидов, звездочками показаны белковые гранулы в головках сперматозоидов. Масштаб (мкм): А, Б, В – 2, Г – 1.

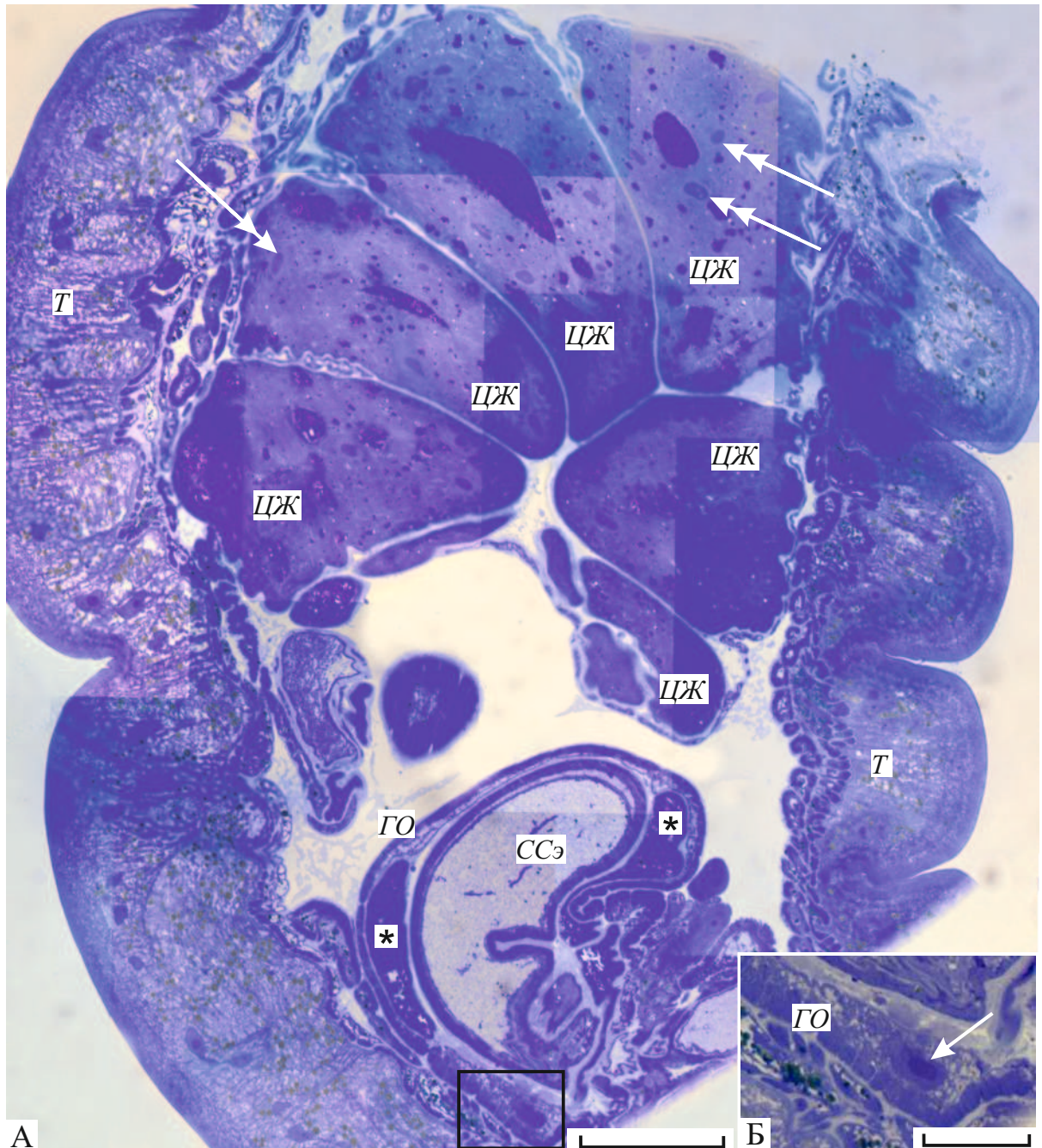


Рисунок 27. Общий вид цементных желез самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкий срез). А – цементные железы и задняя треть мужской половой системы, Б – фрагмент генитальной оболочки, выделенный прямоугольником на рисунке А. ГО – генитальная оболочка, ССэ – сумка Сэффтигена, Т – тегумент, ЦЖ – цементные железы. Стрелками с двойными наконечниками показаны ядра цементных желез, стрелкой с одинарным наконечником показано ядро с ядрышком в генитальной оболочке, звездочками показаны цементные резервуары. Масштаб (мкм): А – 50; Б – 20.

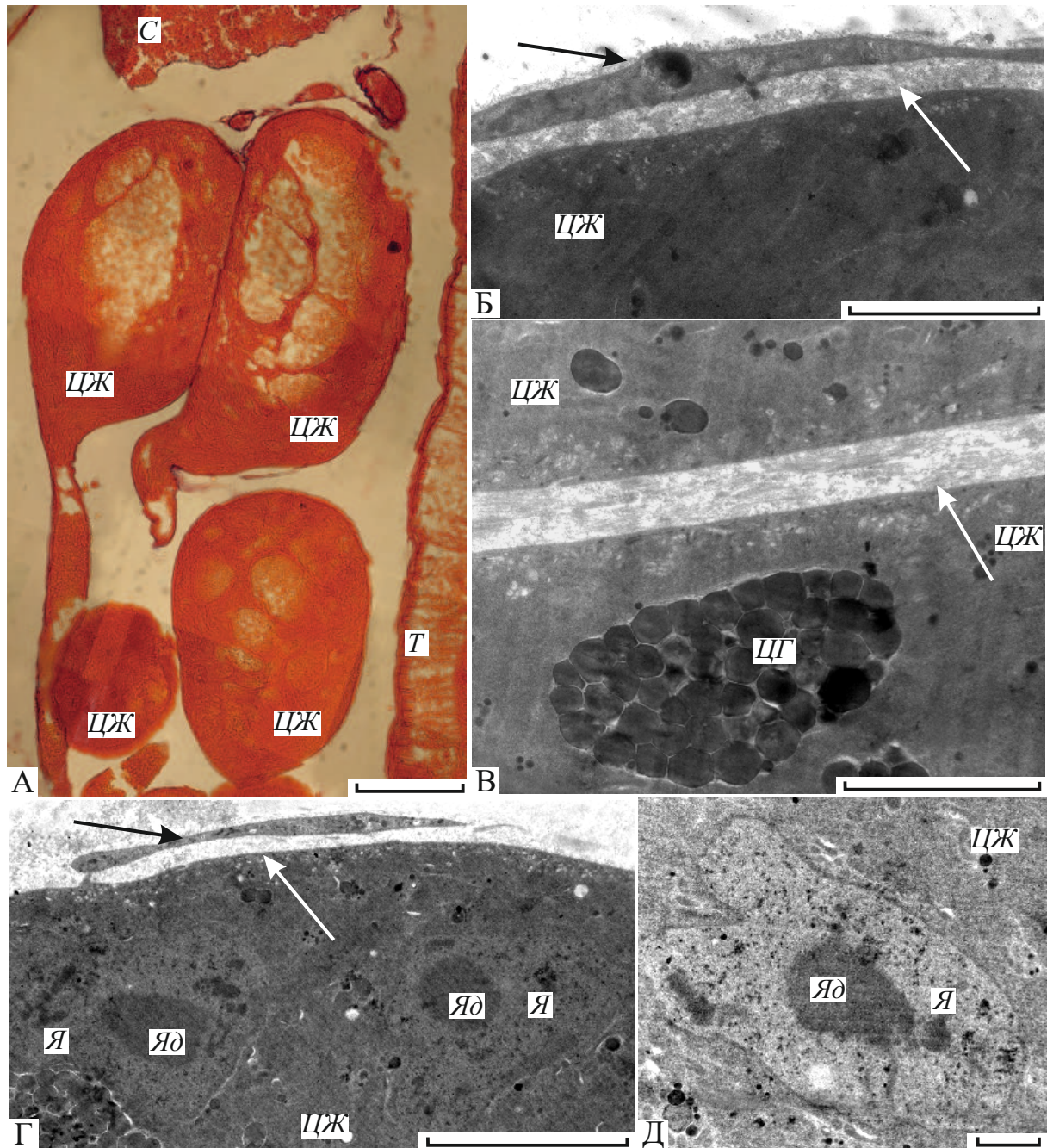


Рисунок 28. Цементные железы самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А – фрагмент рисунка 23, выделенный белым прямоугольником, световая микроскопия (парафиновый срез), Б, В, Г, Д – фрагменты цементных желез, электронная микроскопия. С – семенник, Т – тегумент, ЦГ – цементные гранулы, ЦЖ – цементные железы, Я – ядра в цементных железах. Черными стрелками показан внешний слой оболочки цементной железы, белыми стрелками – ее внутренний слой. Масштаб (мкм): А – 50, Б – 5, В, Г – 10, Д – 2.

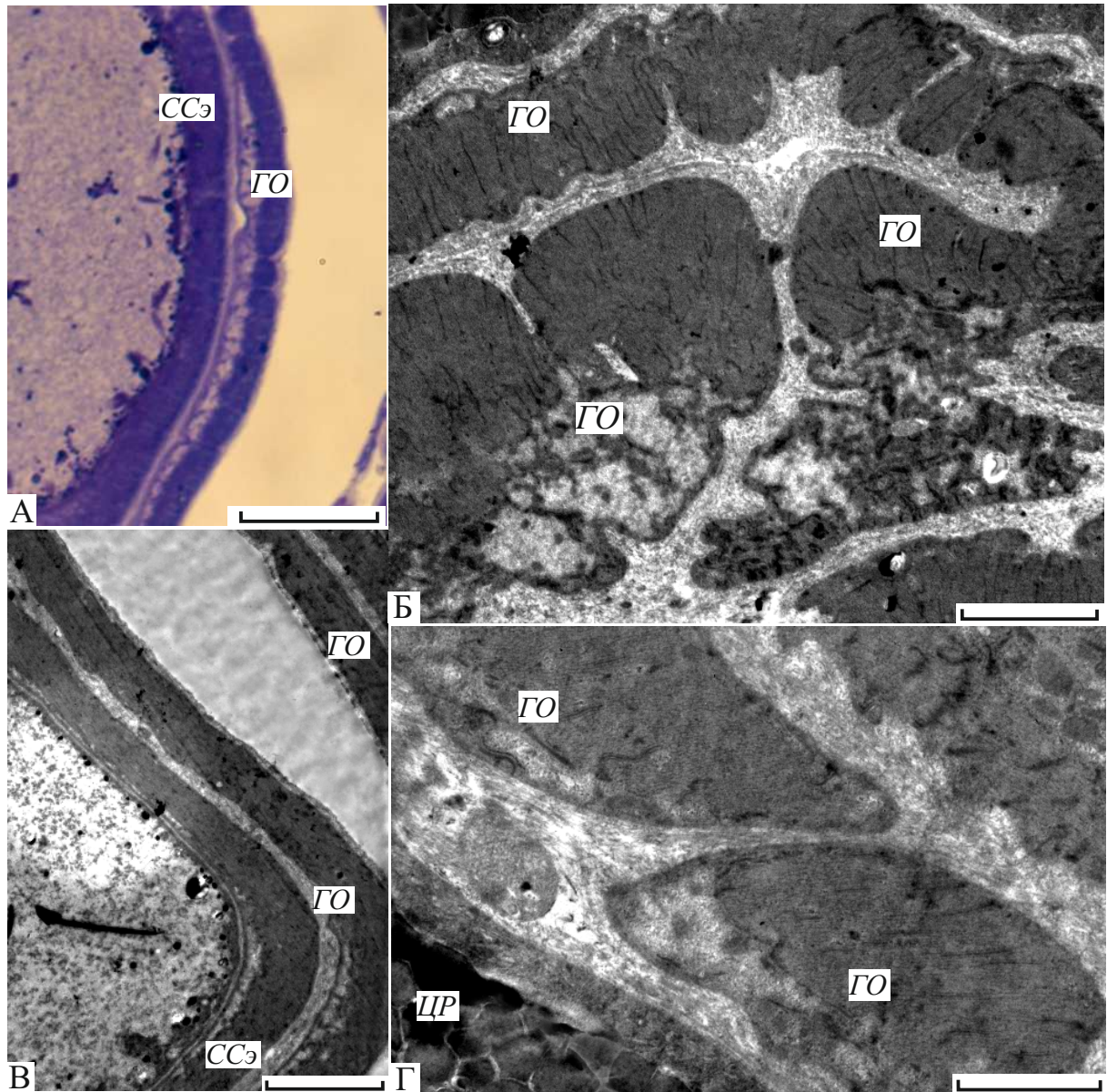


Рисунок 29. Генитальная оболочка самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А – световая микроскопия (полутонкий срез), Б – Г электронная микроскопия. А, В – апикальная часть генитальной оболочки, Б, Г – проксимальная часть генитальной оболочки. ГО – генитальная оболочка, ССэ – сумка Сэффтигена, ЦР – цементный резервуар. Масштаб (мкм): А – 20, Б – 5, В – 10, Г – 2.

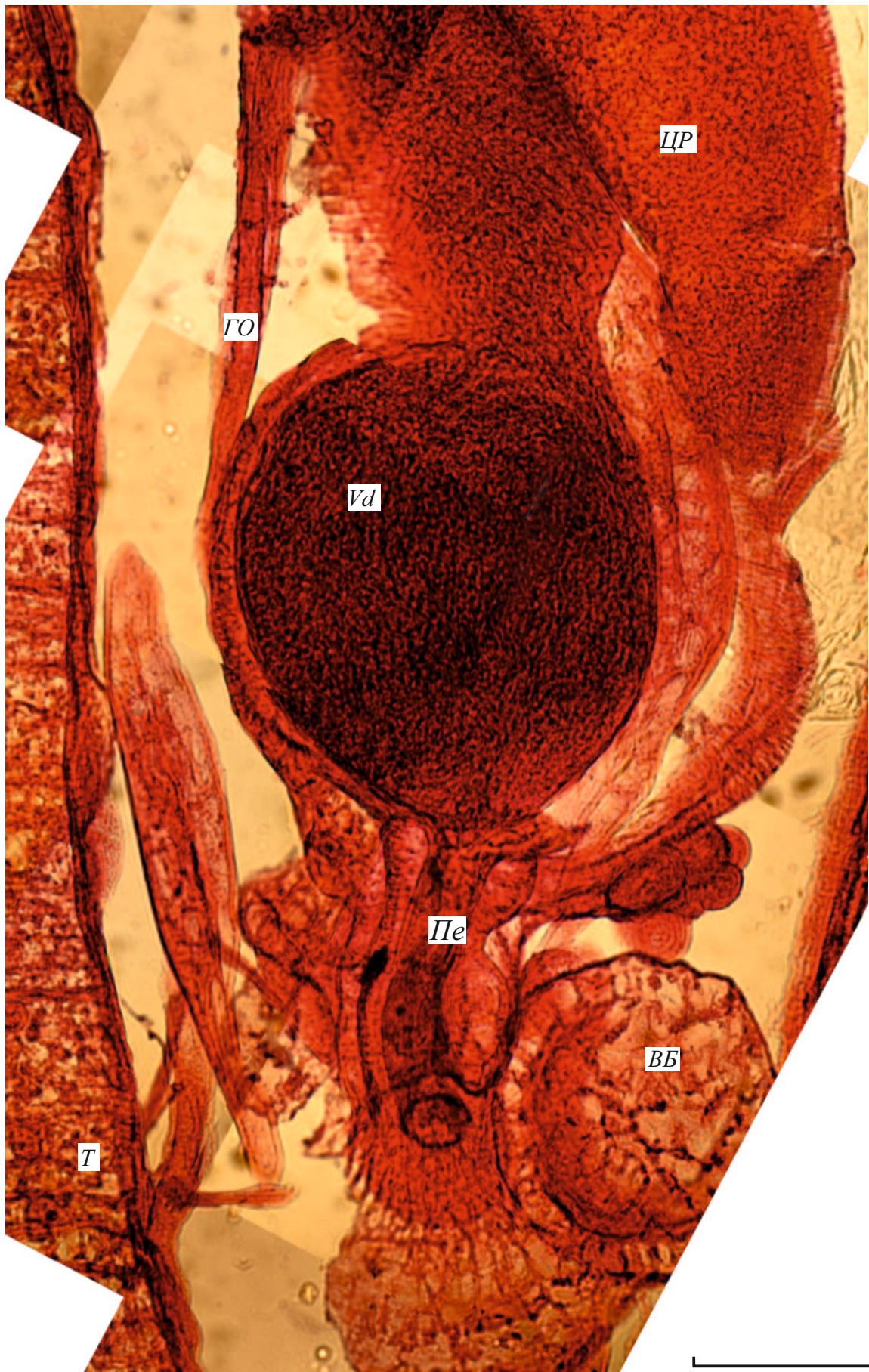


Рисунок 30. Фрагмент задней трети мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (парафиновый срез). ВВ – верхняя часть бursы, ГО – генитальная оболочка, Пе – пенис, Т – тегумент, ЦР – цементный резервуар, Vd – семяпровод (vas deferens). Масштаб: 50 мкм.

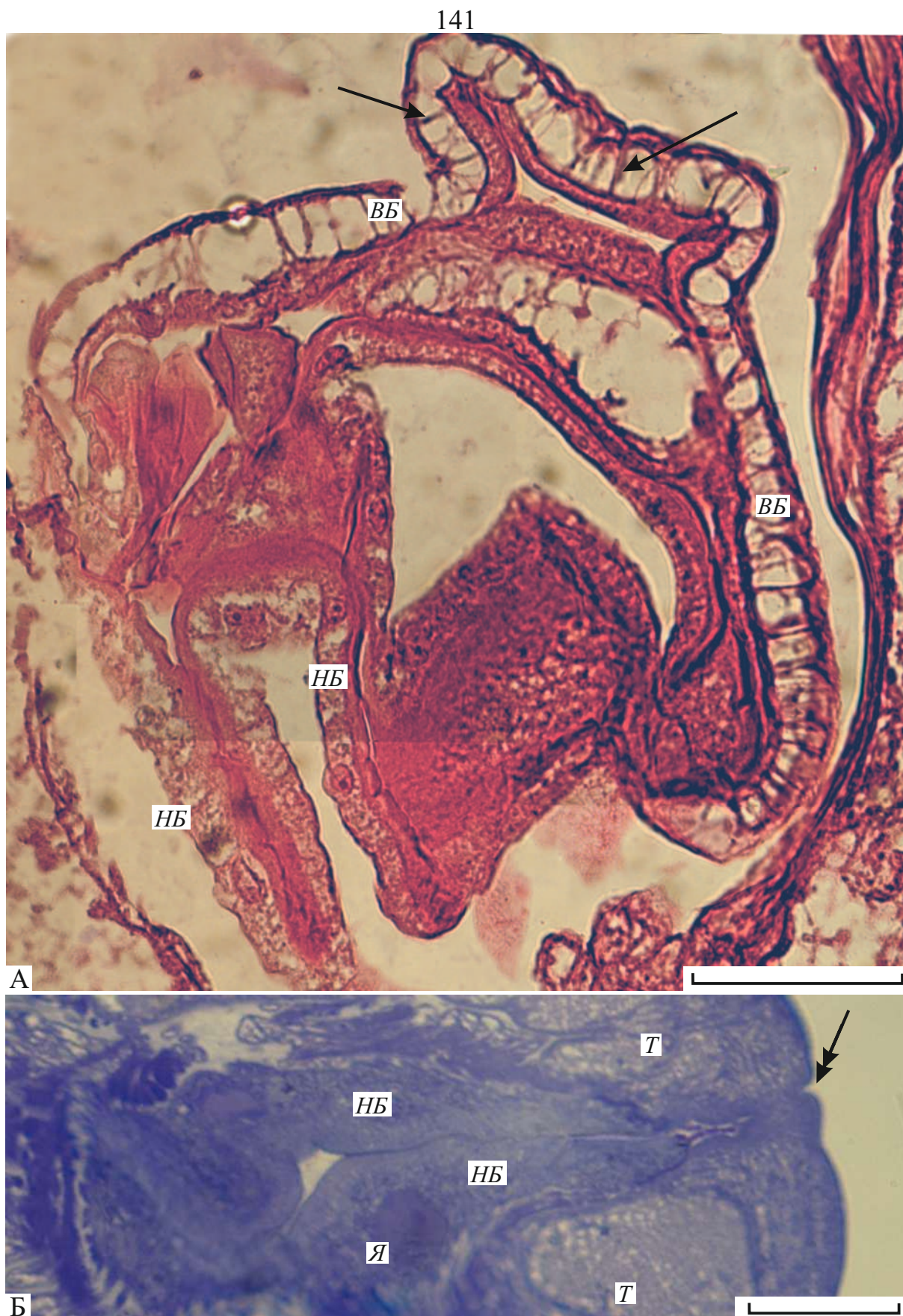


Рисунок 31. Половая бурса самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия. А – парафиновый срез, Б – полутонкий срез. ВВ – верхняя часть бursы, НБ – нижняя часть бursы, Т – тегумент, Я – ядро. Одинарными стрелками показаны мышечные «стойки» верхней части бursы, двойной стрелкой – половое отверстие самца. Масштаб (мкм): А – 50, Б – 20.

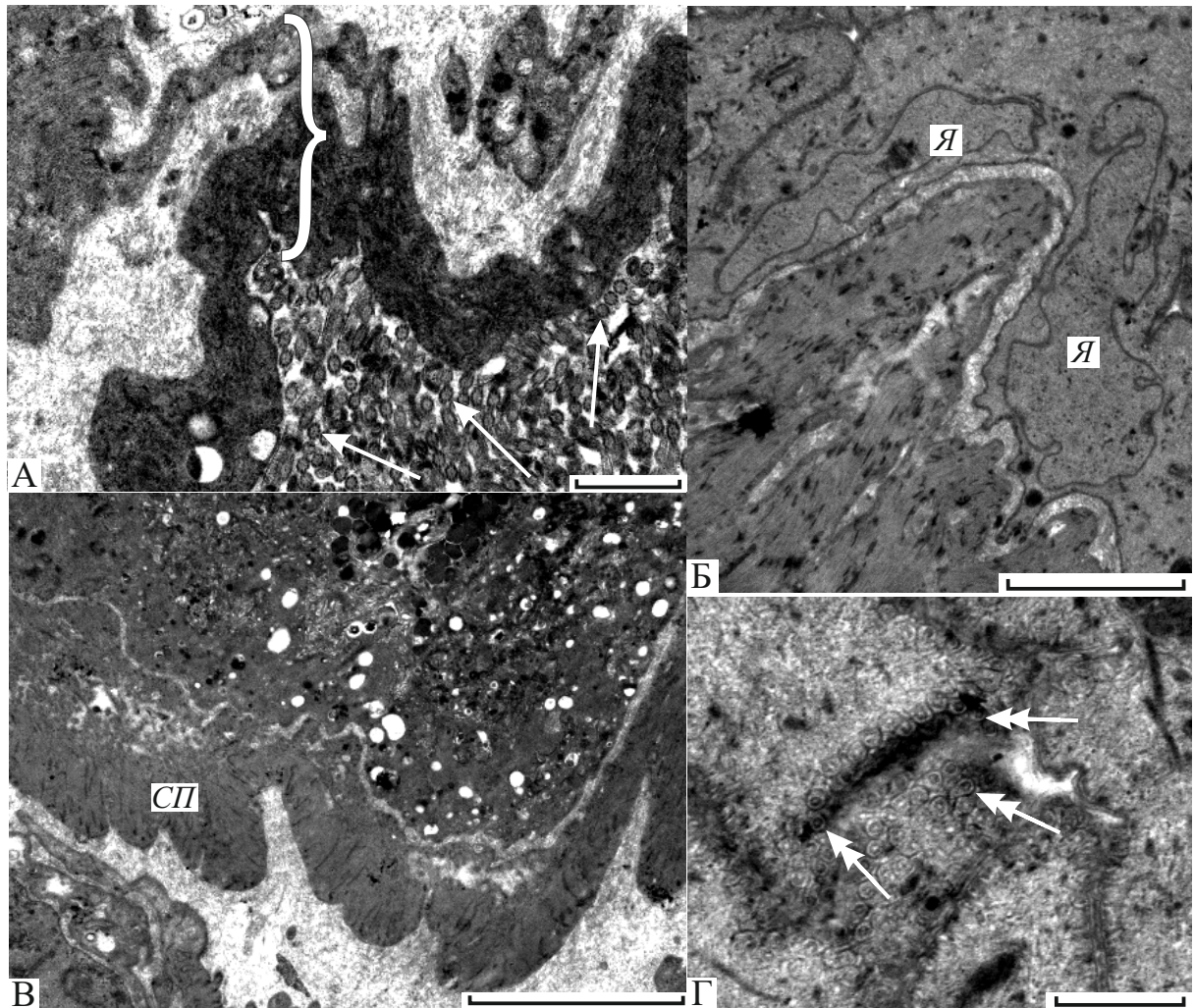


Рисунок 32. Половая бурса самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – стенка семяпровода (vas deferens), Б – ядра в стенке нижней части бурсы, В – фрагмент пениса, Г – нижняя часть бурсы. СП – стенка пениса, Я – ядра. Одинарными стрелками показаны поперечные срезы жгутиков сперматозоидов, двойными стрелками – поперечные срезы предполагаемого поперечно-полосатого слоя стенки бурсы, включающего инвагинаты наружной мембраны. Белой скобкой обозначена стенка семяпровода (vas deferens). Масштаб (мкм): А – 2, Б – 10, В – 5, Г – 1.

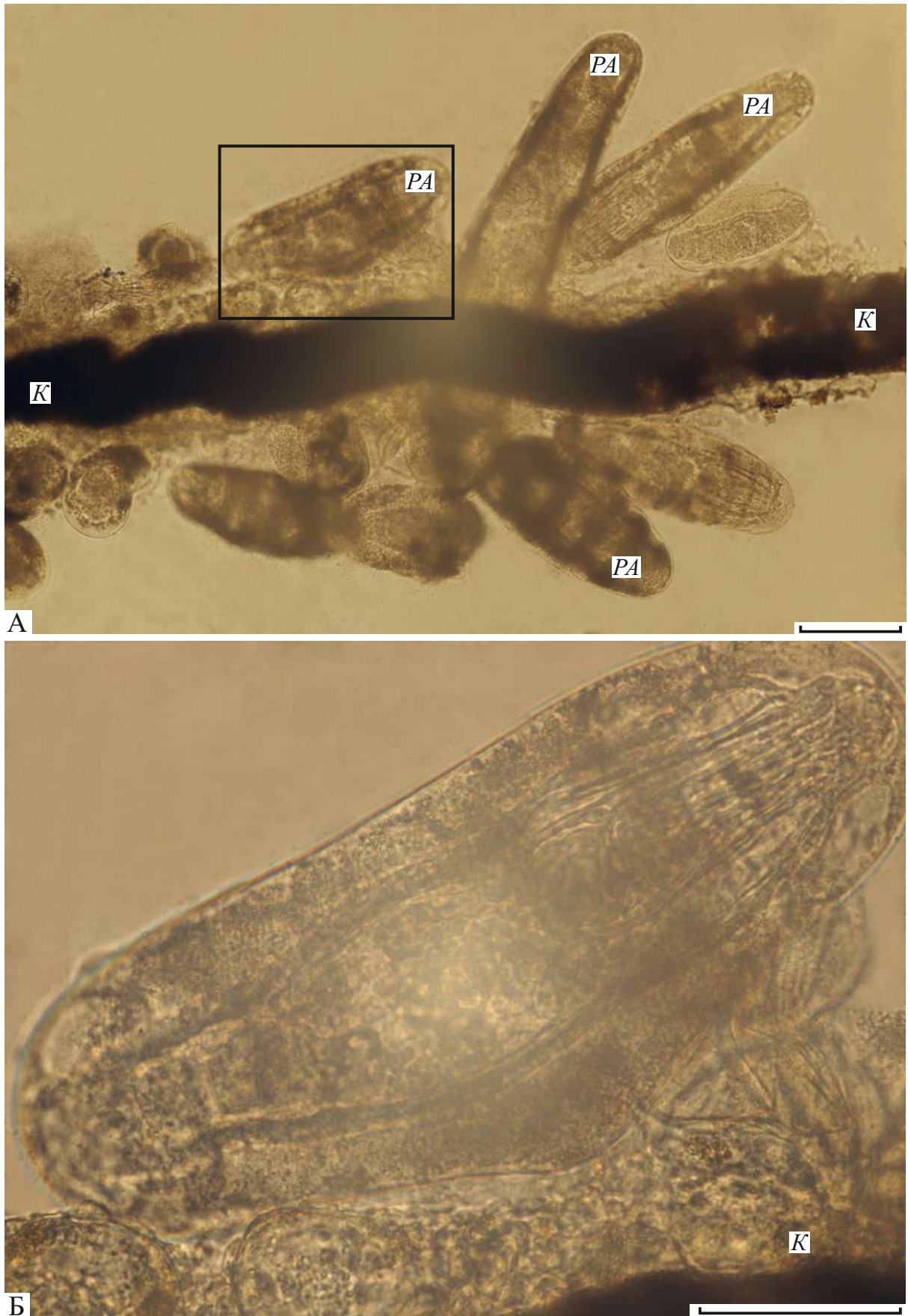


Рисунок 33. Кишечник водяного ослика *Asellus hilgendorfi*, экспериментально инвазированного скребнями *Acanthocephalus tenuirostris* на 35-е сутки после заражения; множественная инвазия. Тотальный препарат. А – общий вид кишечника, Б – фрагмент, выделенный прямоугольником на рисунке А. К – кишечник, РА – развивающиеся акантеллы. Масштаб (мкм): А – 200, Б – 100.

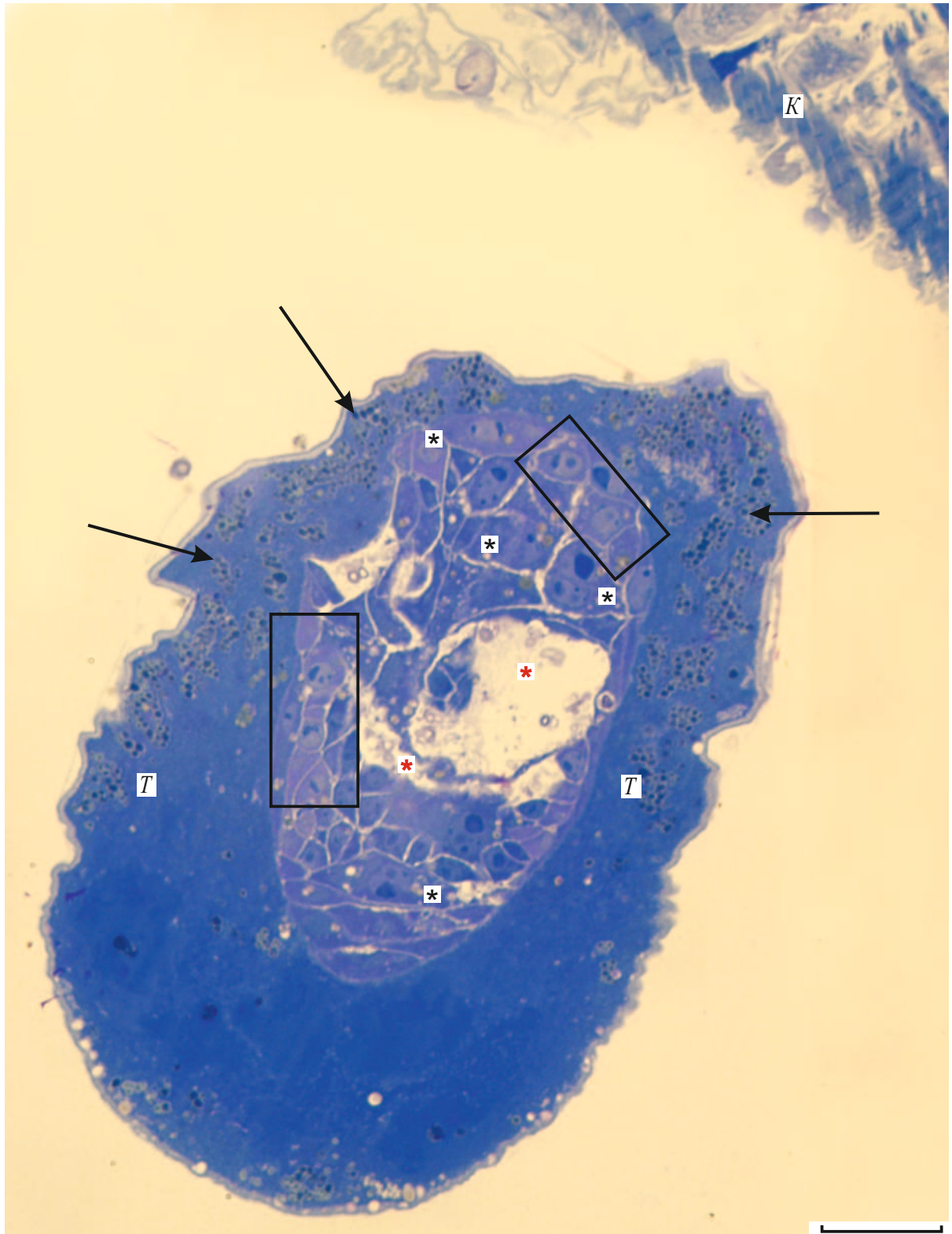


Рисунок 34. Ранняя акантелла скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкий срез). *K* – кишечник водяного ослика *Asellus hilgendorfi*, *T* – тегумент. Черными звездочками показаны клетки в центре ранней акантеллы, красными – пространства между ними. Стрелками показаны вакуоли с темным содержимым. Прямоугольниками выделены фрагменты центральной зоны акантеллы, электронные фотографии которых представлены на рисунке 37. Масштаб: 20 мкм.

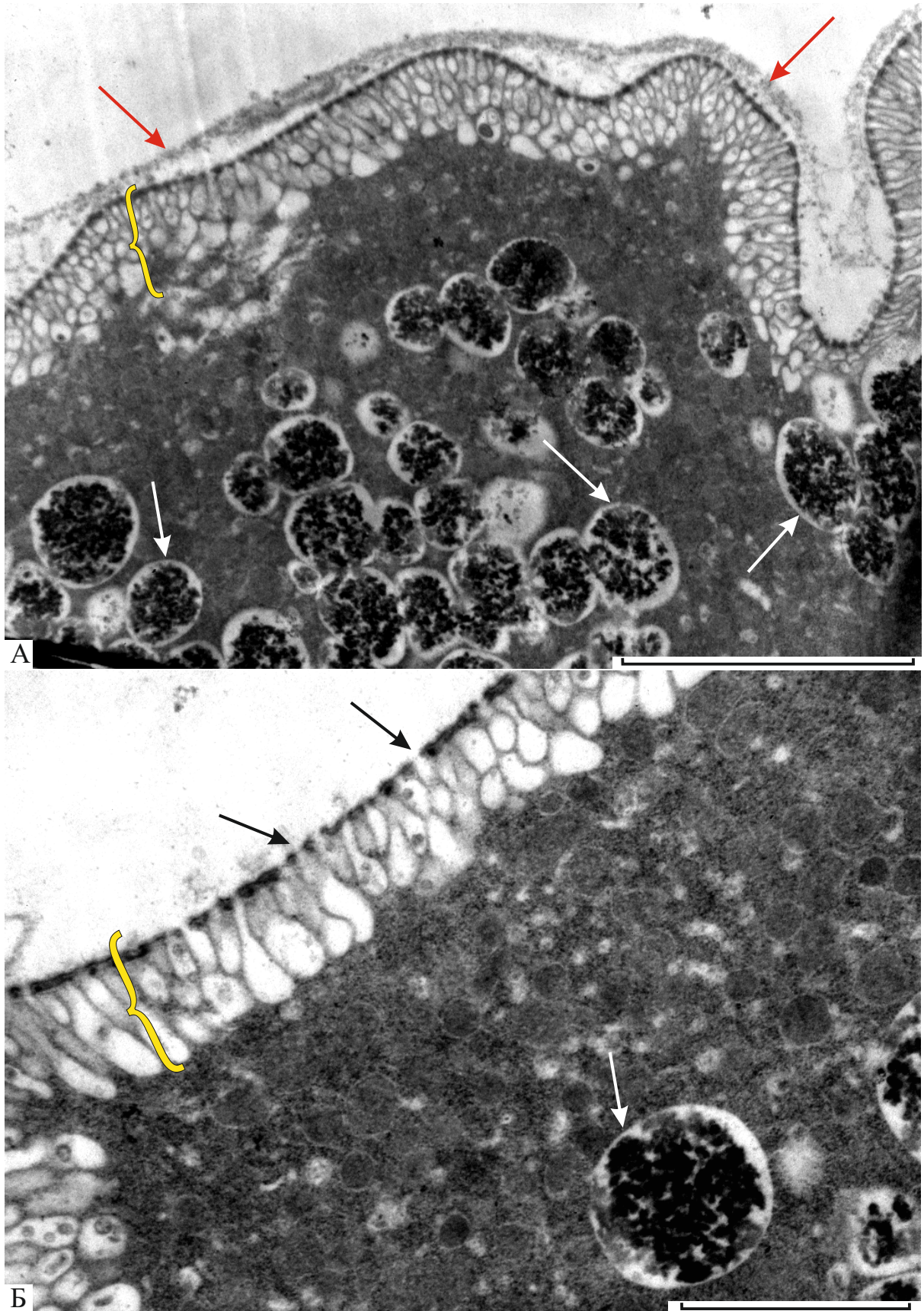


Рисунок 35. Поверхность тегумента ранней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* на разных увеличениях. Электронная микроскопия. Скобками показан везикулярный слой тегумента, образованный инвагинатами его наружной цитоплазматической мембраны. Черными стрелками показаны устья инвагинатов наружной цитоплазматической мембраны тегумента, белыми стрелками – вакуоли в толще тегумента с рыхлым электронно-плотным содержимым, красными стрелками – формирующийся наружный слой цисты. Масштаб (мкм): А – 5, Б – 2.

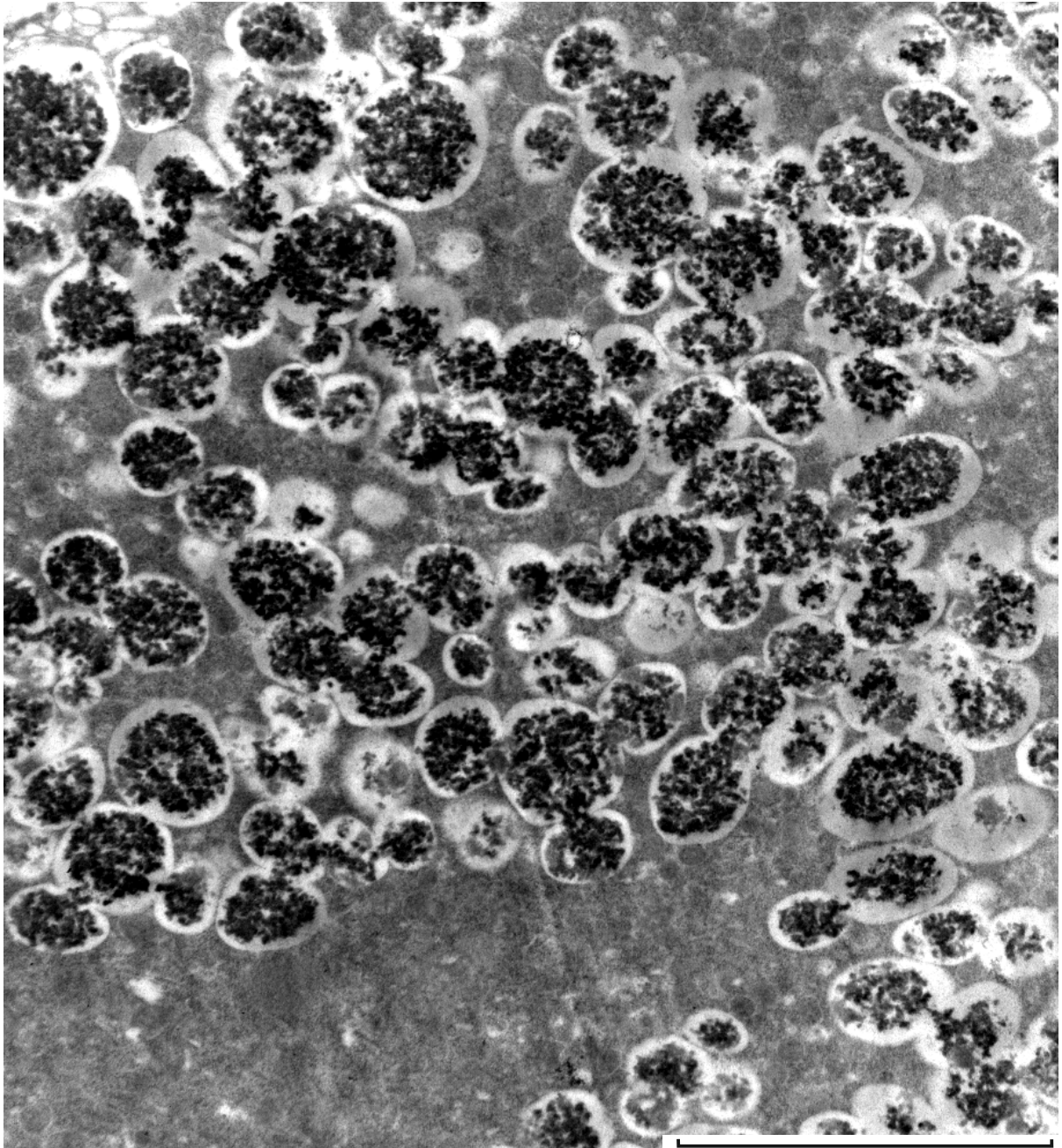


Рисунок 36. Скопление крупных вакуолей с рыхлым электронно-плотным содержимым в тегументе ранней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. Масштаб: 5 мкм.

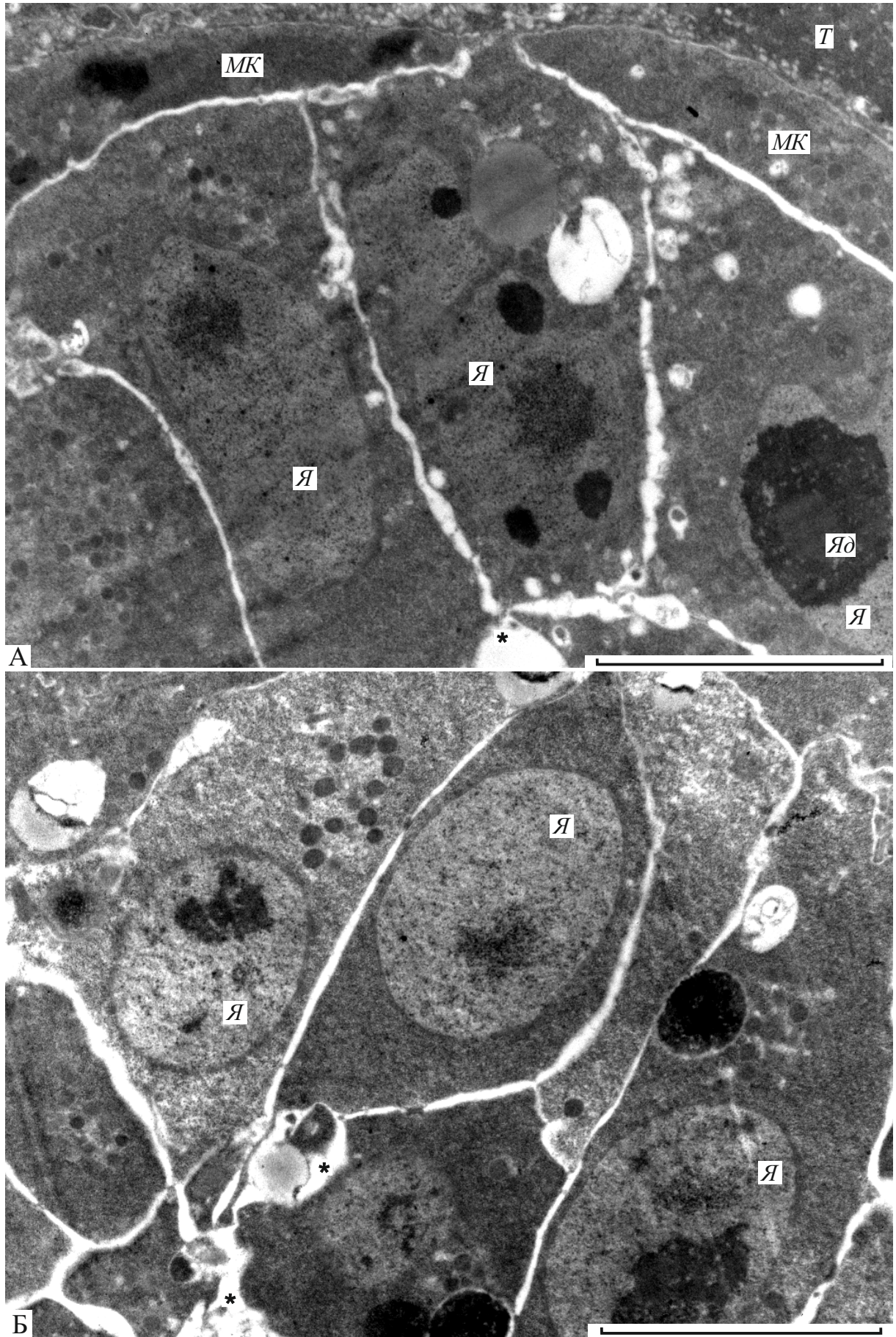


Рисунок 37. Фрагменты центральной зоны ранней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*, выделенные прямоугольниками на рисунке 34. Электронная микроскопия. МК – элементы будущей субтегументальной мускулатуры. Т – тегумент, Я – ядра, Яд – ядрышко. Звездочками показаны пространства между клетками. Масштаб: 5 мкм.

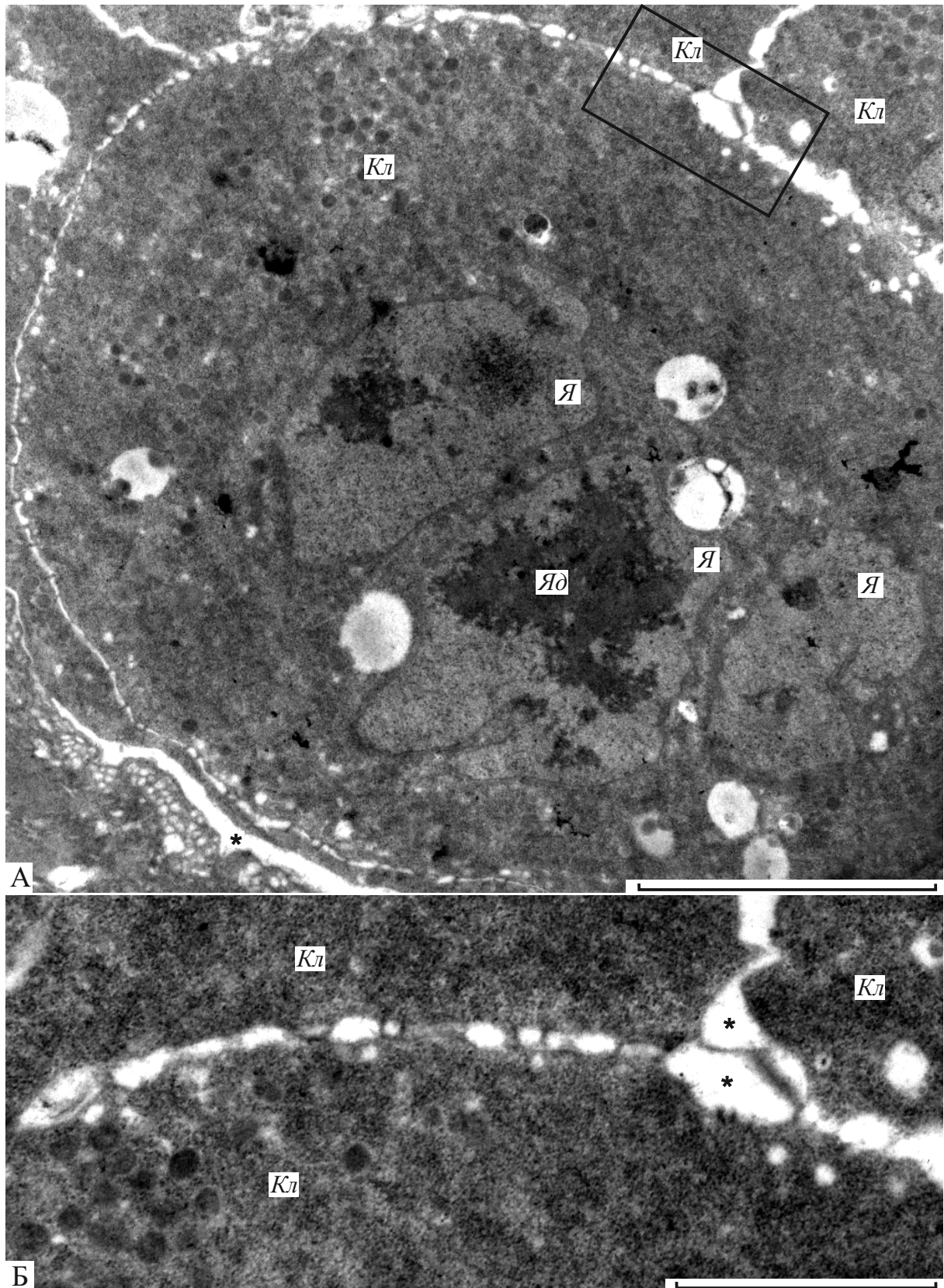


Рисунок 38. Центральная зона ранней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – крупная клетка с тремя видимыми ядрами, Б – фрагмент рисунка А, выделенный прямоугольником, иллюстрирующий межклеточные контакты. Кл – клетка центральной зоны, Я – ядра, Яд – ядрышко. Звездочками обозначены пространства между клетками. Масштаб (мкм): А – 5, Б – 2.

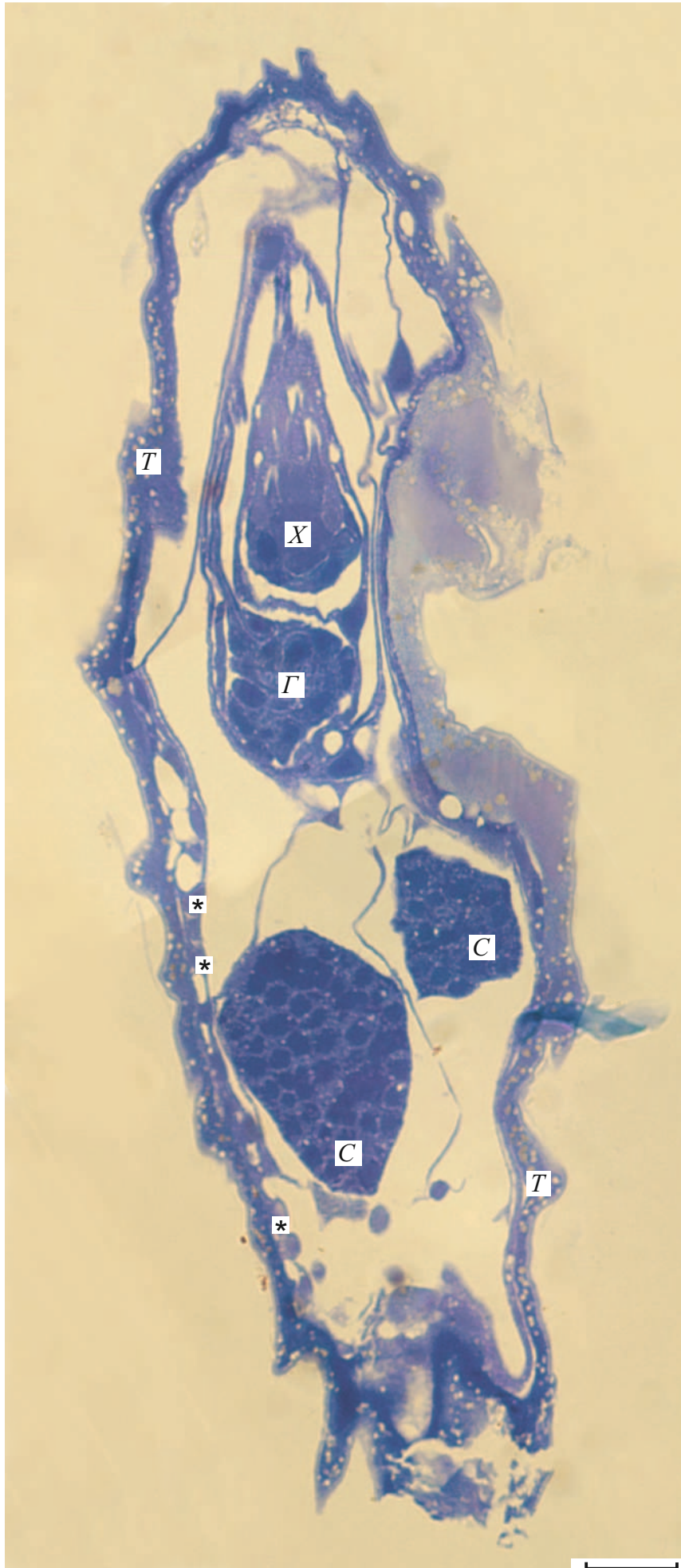


Рисунок 39. Средняя акантелла скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкий срез). Г – нервный ганглий, С – семенники, Т – тегумент, Х – хоботок. Звездочками обозначена цепь элементов формирующейся субтегументальной мускулатуры. Масштаб: 20 мкм.

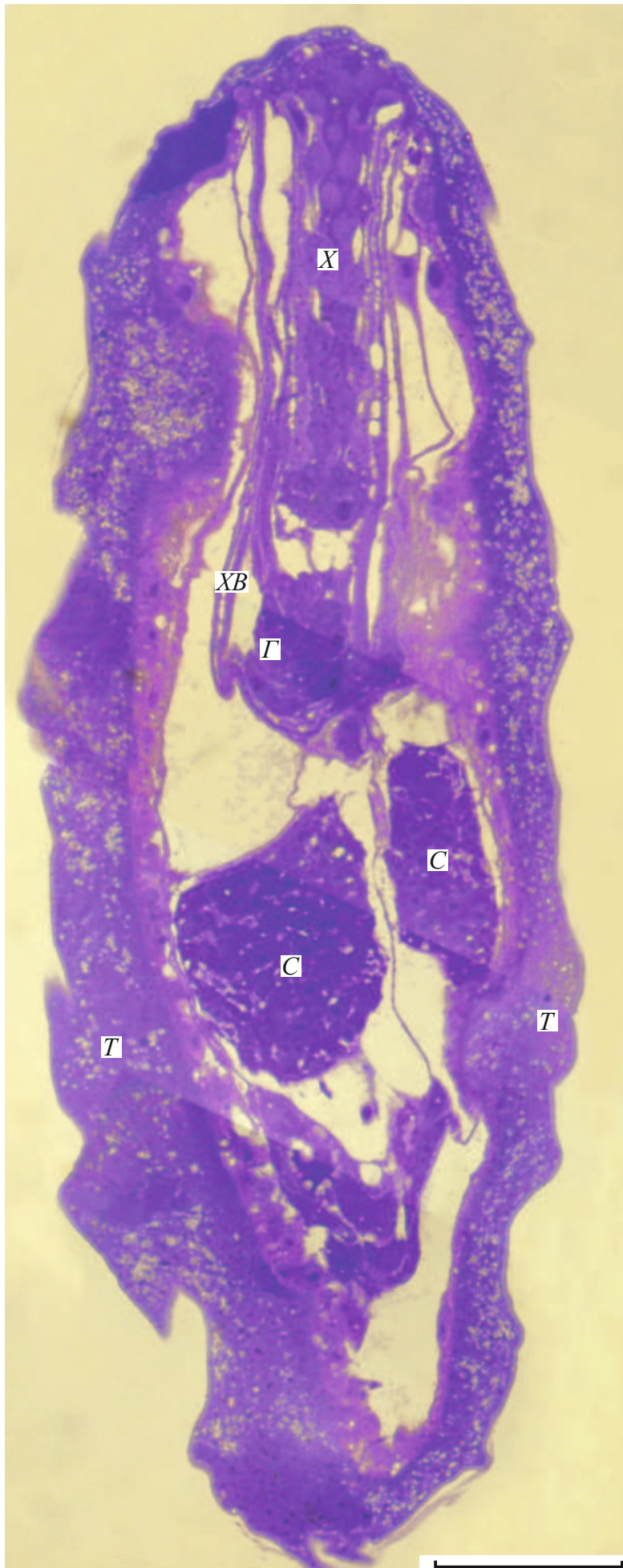


Рисунок 40. Средняя акантелла скребня *Acanthocephalus tenuirostris*, самец. Световая микроскопия (полутонкий срез). Г— нервный ганглий, С— семенники, Т— тегумент, X— хоботок, XB — стенка хоботкового влагалища. Масштаб: 50 мкм.

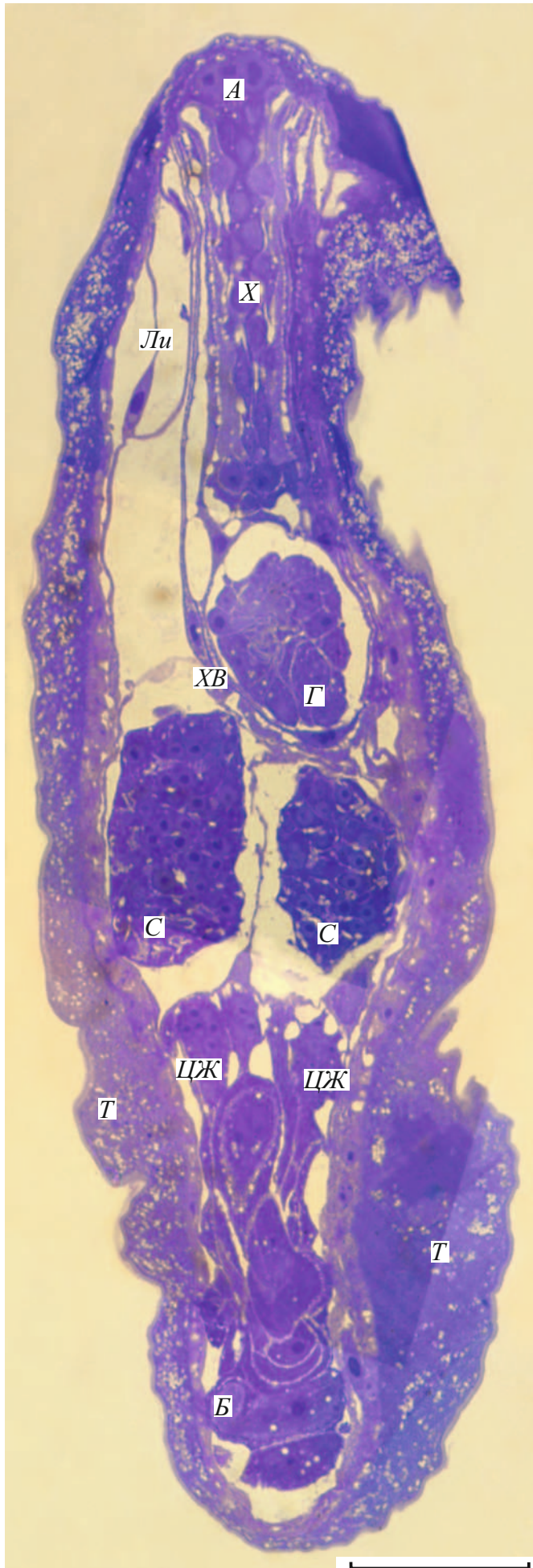


Рисунок 41. Средняя акантелла скребня *Acanthocephalus tenuirostris*, самец (более глубокий срез экземпляра, представленного на рисунке 40) Световая микроскопия (полутонкий срез). *А* — апикальный орган, *Б* — половая бурса, *Г* — нервный ганглий, *Лу* — лигамент, *С* — семенники, *ЦЖ* — цементные железы, *Т* — тегумент, *Х* — хоботок, *ХВ* — стенка хоботкового влагалища. Масштаб: 50 мкм.

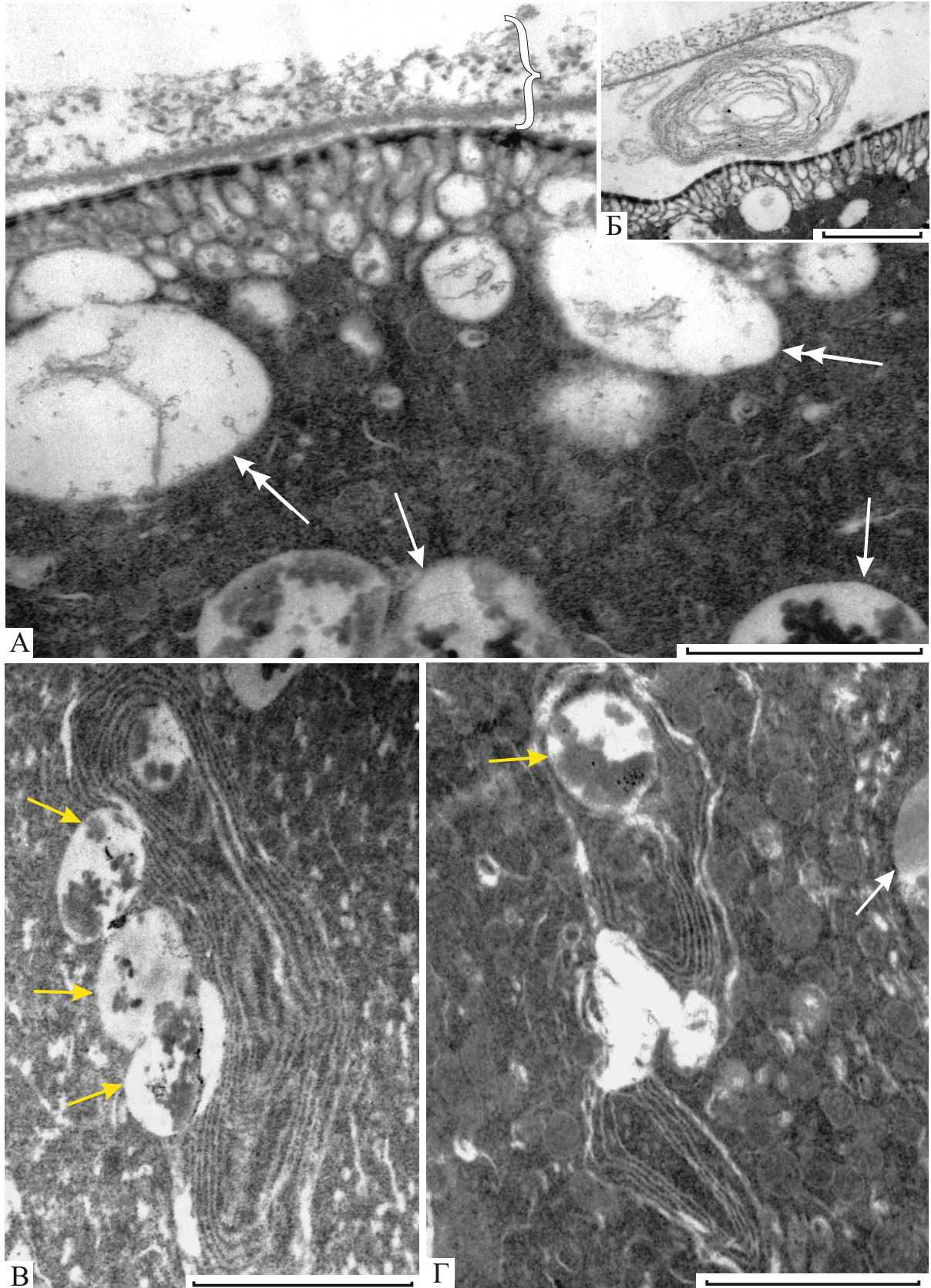


Рисунок 42. Тегумент средней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – циста и поверхность тегумента, Б – концентрические мембраны между цистой и тегументом, В, Г – фрагменты гранулярного эндоплазматического ретикулума в цитоплазме тегумента. Скобкой показана формирующаяся циста, одинарными белыми стрелками – везикулы в толще тегумента с рыхлым электронно-плотным содержимым, двойными белыми – опустошенные вакуоли, желтыми – вакуоли, контактирующие с гранулярным эндоплазматическим ретикулумом. Масштаб: 2 мкм.

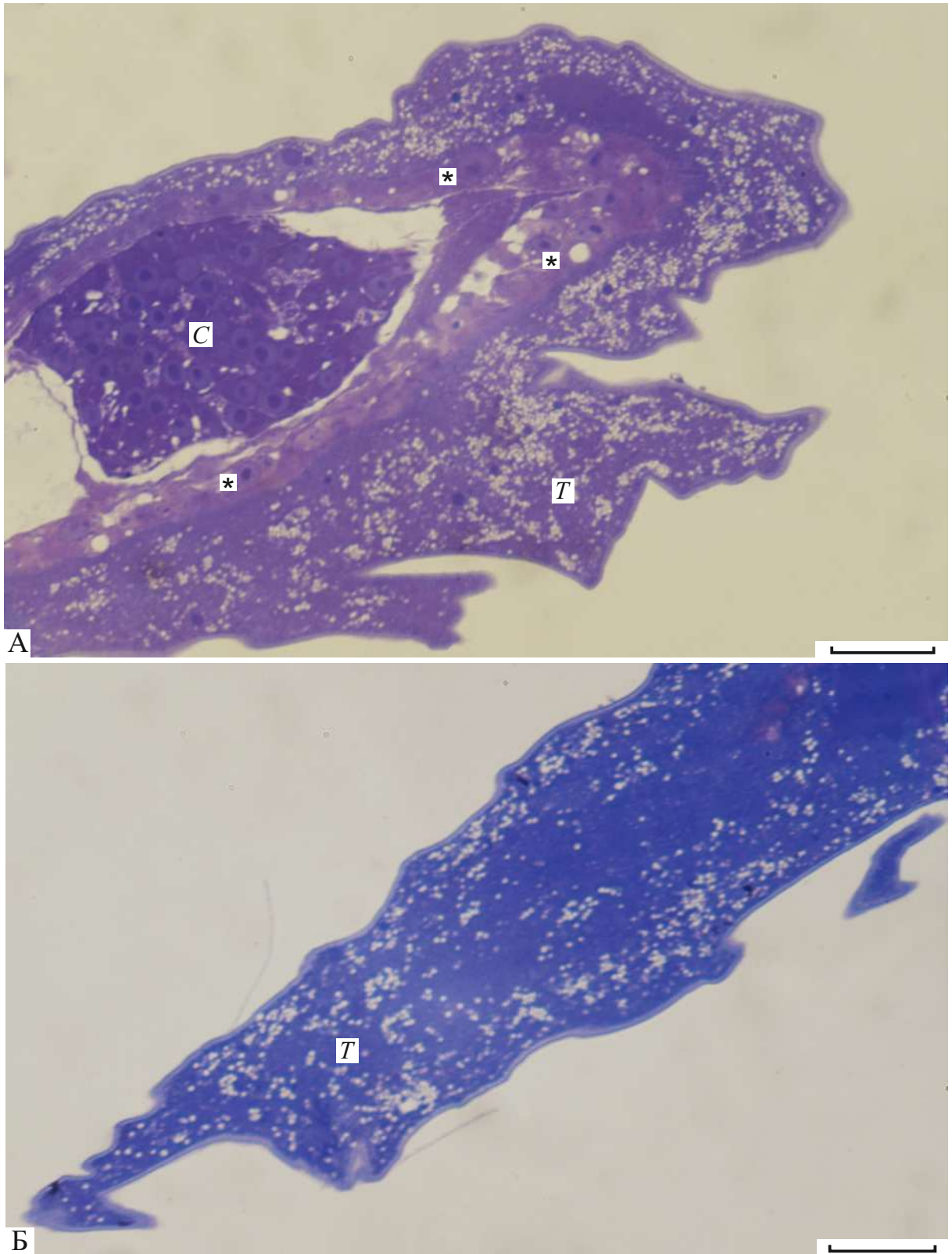


Рисунок 43. Многочисленные вакуоли в тегументе средней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкие срезы). *C* – семенник, *T* – тегумент. Звездочками показана субтегументальная мускулатура. Масштаб: 20 мкм.

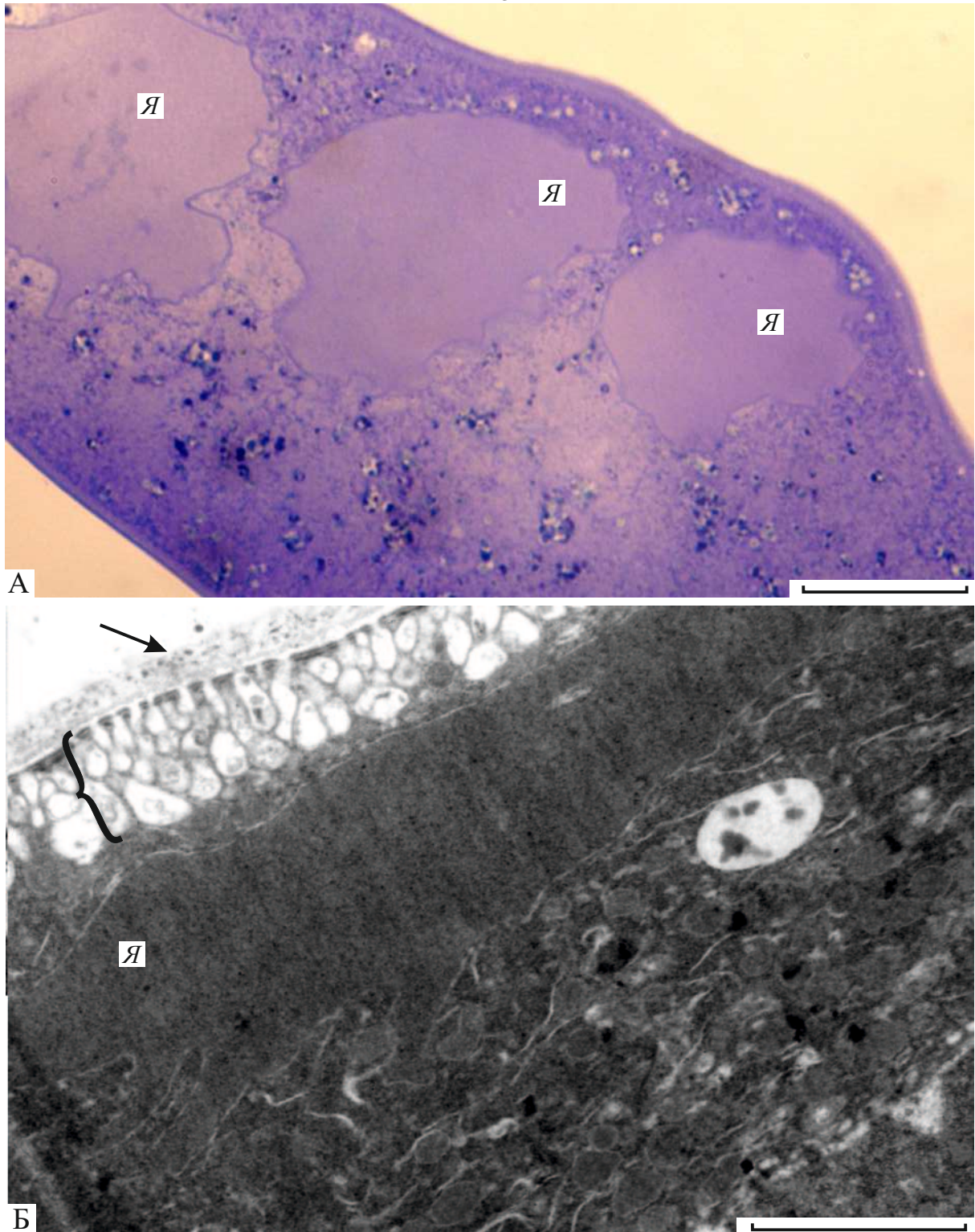


Рисунок 44. Гигантские ядра тегумента средней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А – световая микроскопия (полутонкий срез), Б – электронная микроскопия. Я – гигантские ядра. Скобкой показана поверхностная часть тегумента, образованная инвагинатами его наружной цитоплазматической мембраны. Стрелкой показана формирующаяся циста. Масштаб (мкм): А – 20, Б – 2.



Рисунок 45. Поздняя
акантелла скребня
Acanthocephalus tenuirostris.
Тотальный препарат. X –
хоботок, Л – лемниси.
Масштаб: 100 мкм.

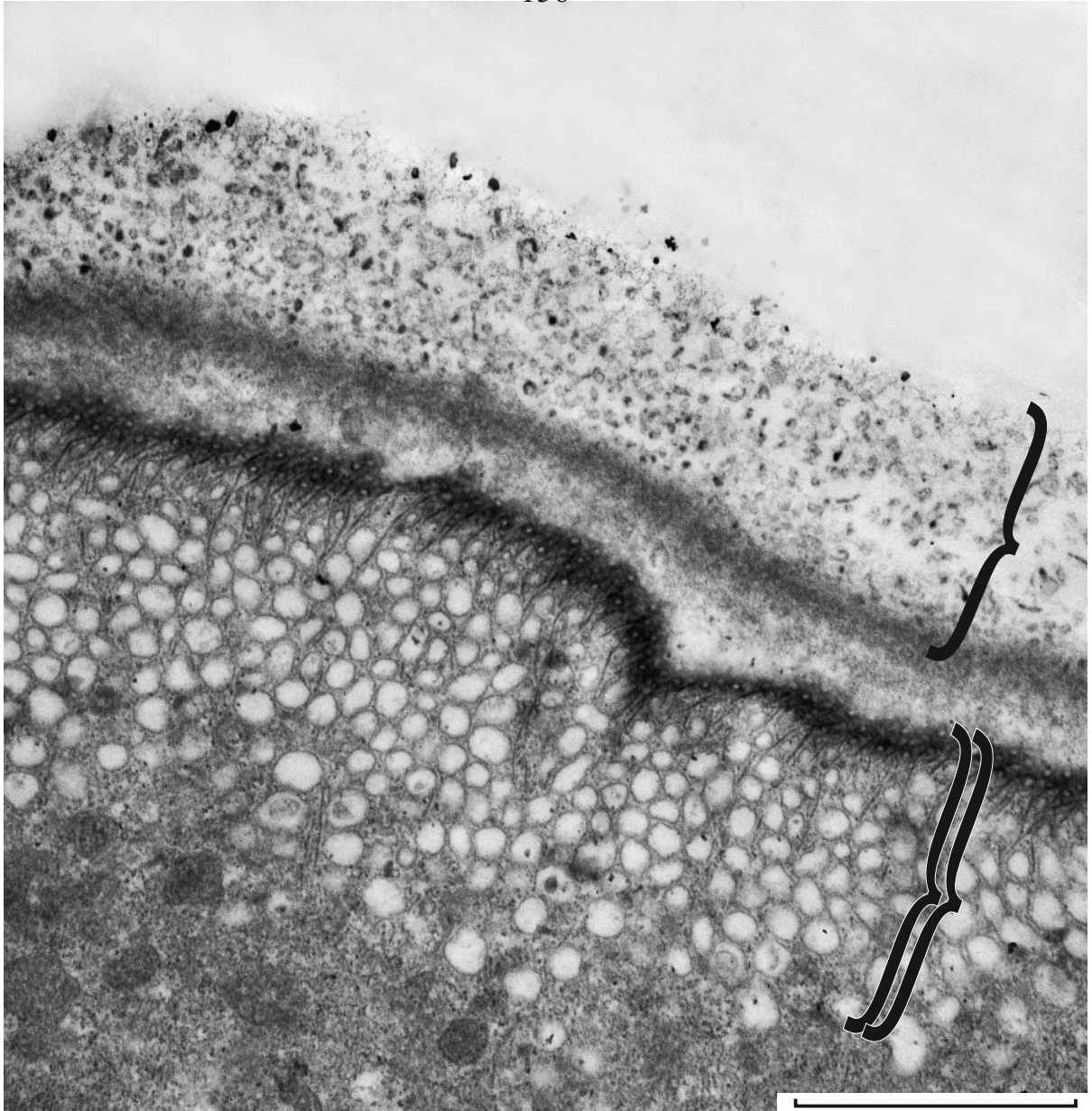


Рисунок 46. Циста и поверхностная часть тегумента поздней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия (косой срез). Одинарной скобкой показана двуслойная циста, двойной скобкой – поверхностная часть тегумента, включающая поперечные срезы инвагинатов его наружной цитоплазматической мембраны. Масштаб: 2 мкм.

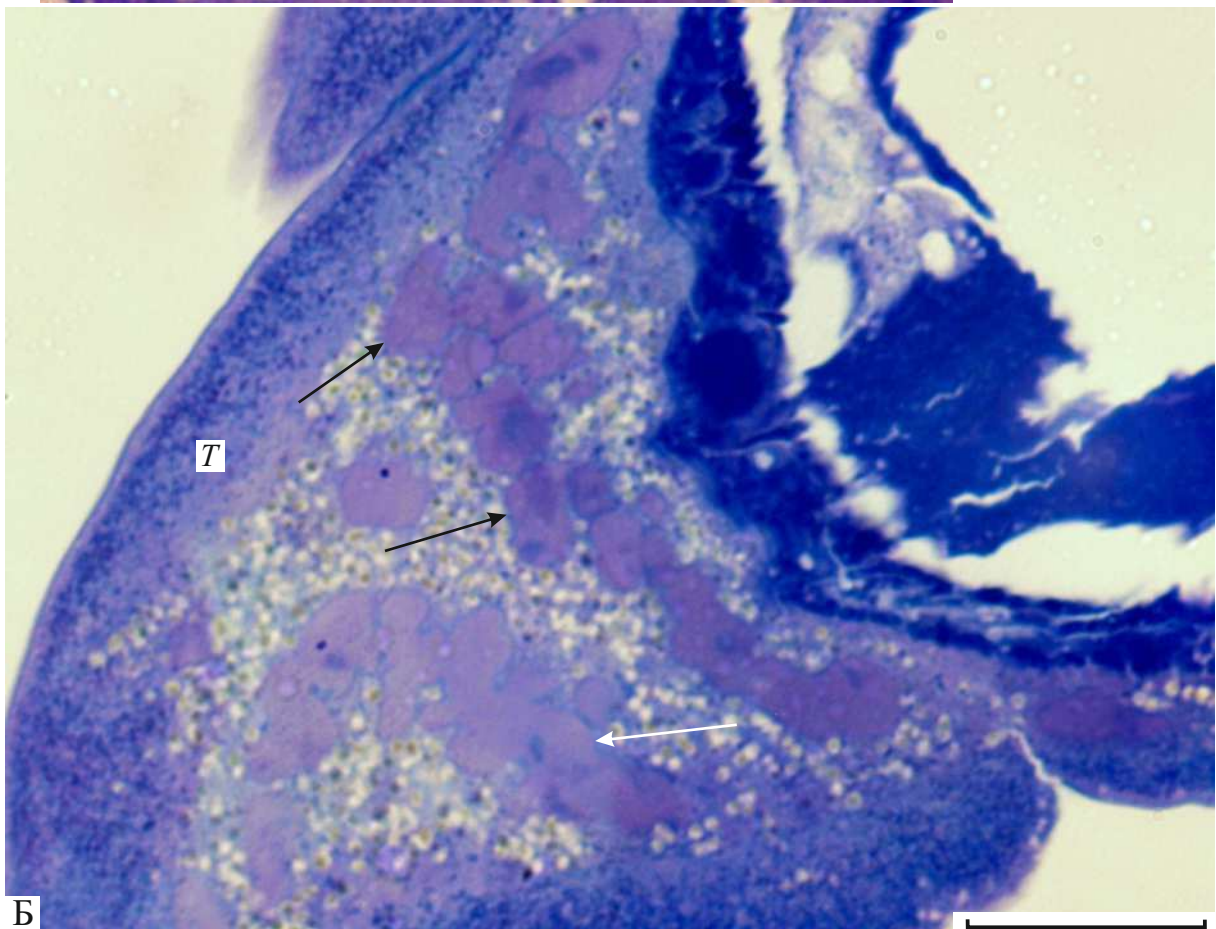
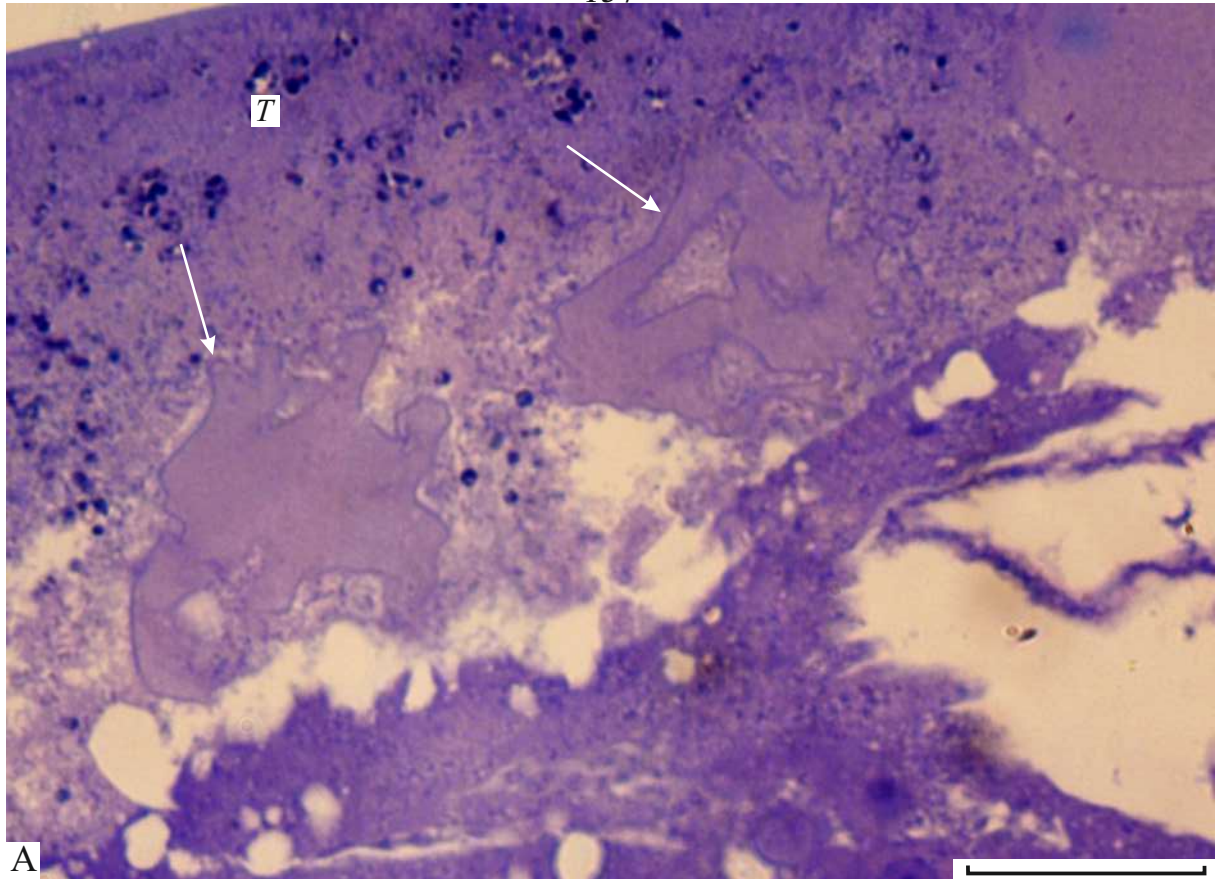
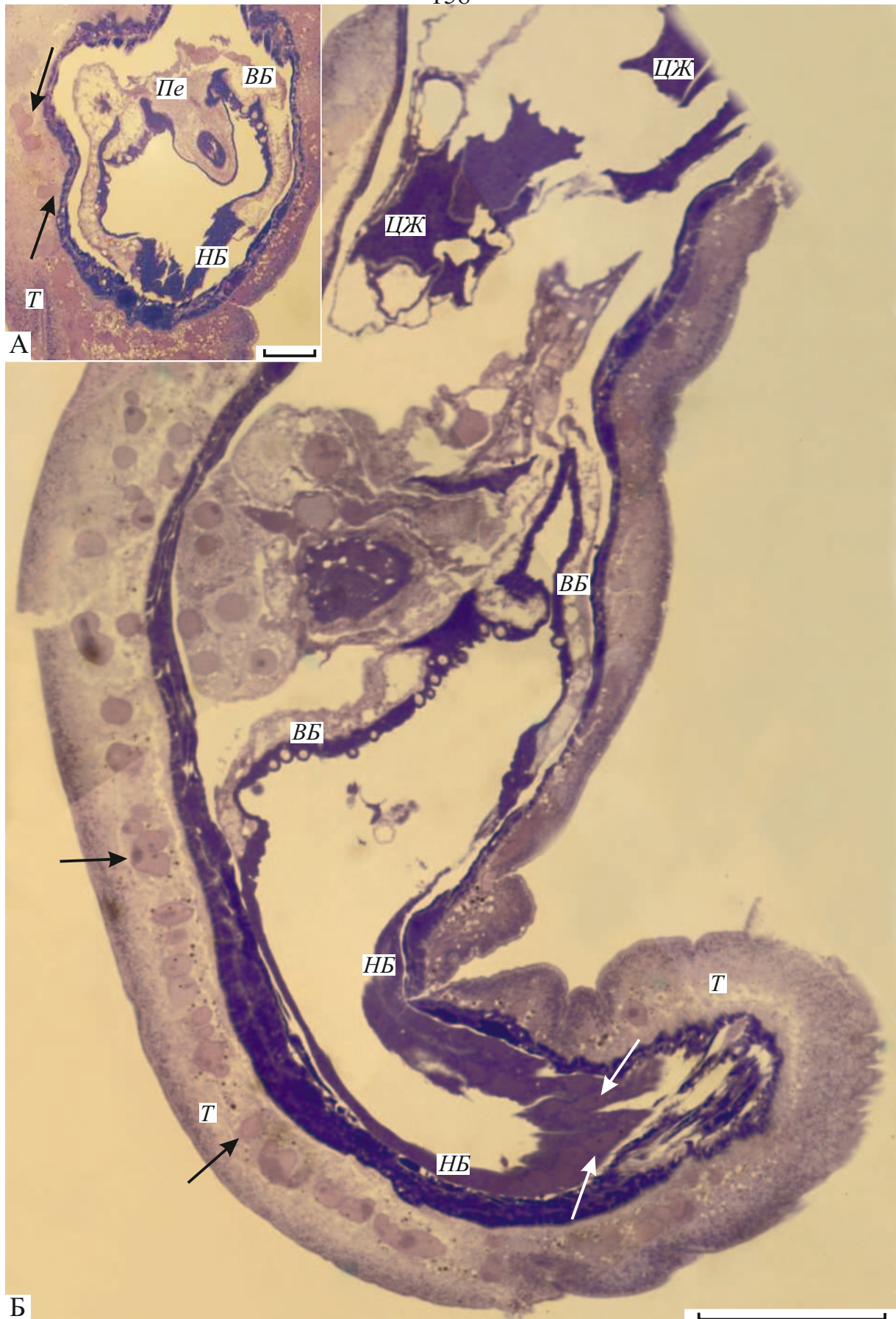


Рисунок 47. Фрагментация ядер тегумента акантелл скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкие срезы). А – средняя акантелла, Б – поздняя акантелла. Т – тегумент. Белыми стрелками показаны гигантские древовидные ядра тегумента, черными стрелками – фрагментированные ядра. Масштаб: 20 мкм.



Б

Рисунок 48. Самец скребня *Acanthocephalus tenuirostris*, стадия поздней акантеллы (задняя часть тела). Световая микроскопия (полутонкие срезы на разной глубине препарата). ВВ – верхняя часть бursы, НБ – нижняя часть бursы, П – пенис, Т – тегумент, ЦЖ – формирующиеся цементные железы. Белыми стрелками показаны ядра бursы, черными стрелками – фрагментированные ядра тегумента. Масштаб (мкм): А – 20, Б – 50.

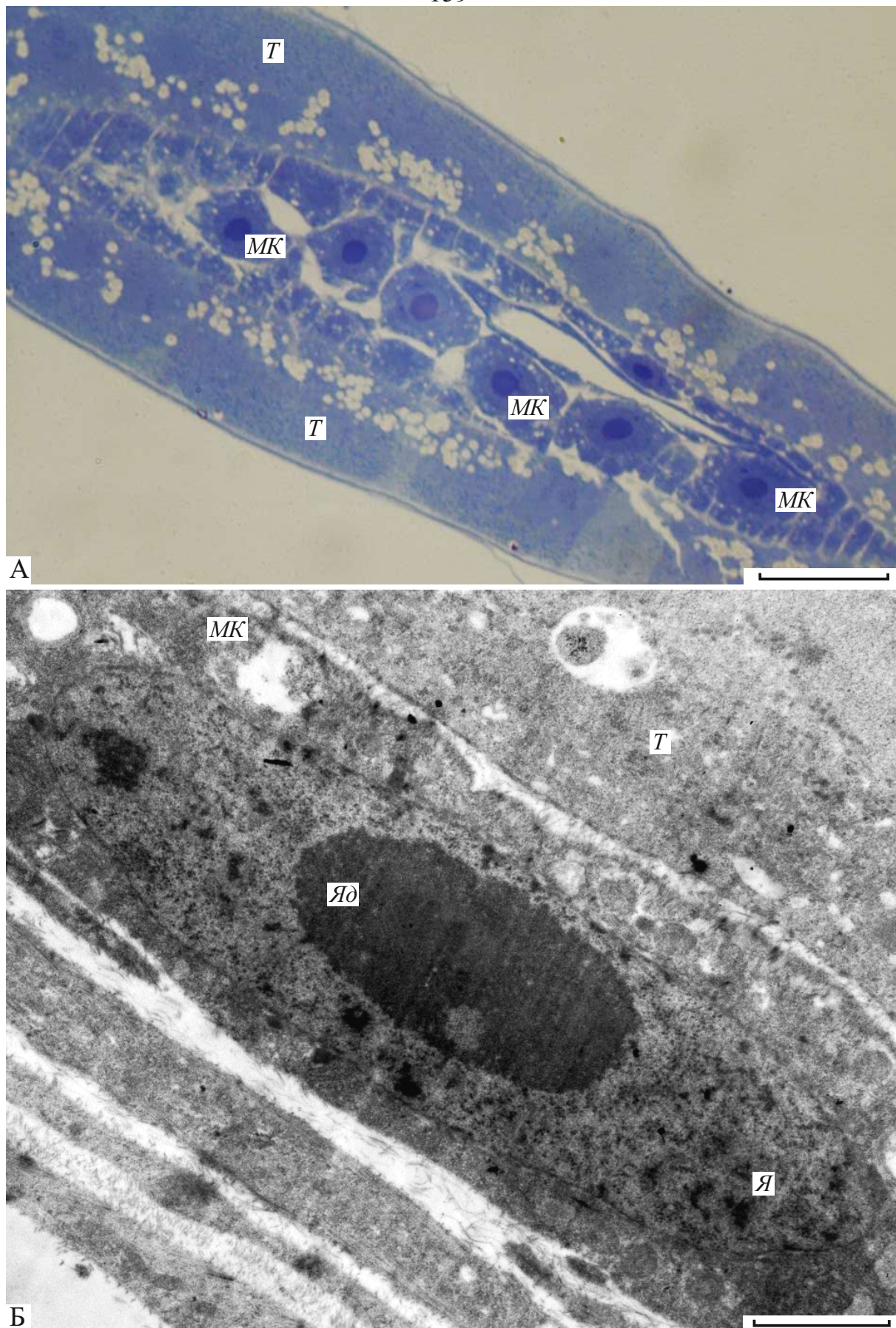


Рисунок 49. Субтегументальная мускулатура поздней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А – световая микроскопия (полутонкий срез), Б – электронная микроскопия. МК – мышечные клетки, Т – тегумент, Я – ядро, Яд – ядрышко. Масштаб (мкм): А – 20, Б – 2.

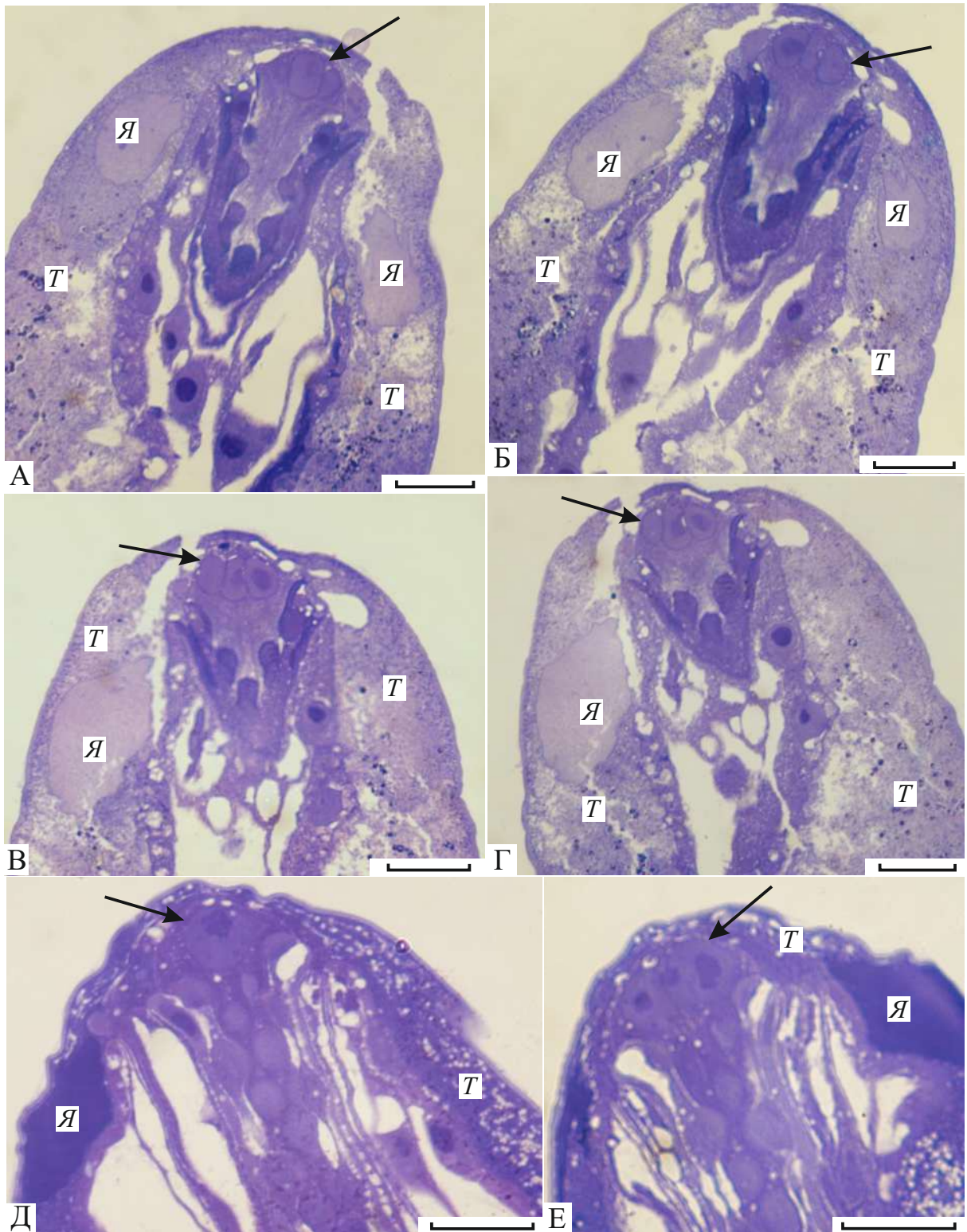


Рисунок 50. Апикальный орган средней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия, полутонкие срезы (А – Г серийные срезы одного экземпляра, Д – Е – другого). Т – тегумент, Я – ядра. Стрелками обозначены ядра апикального органа. Масштаб: 20 мкм.

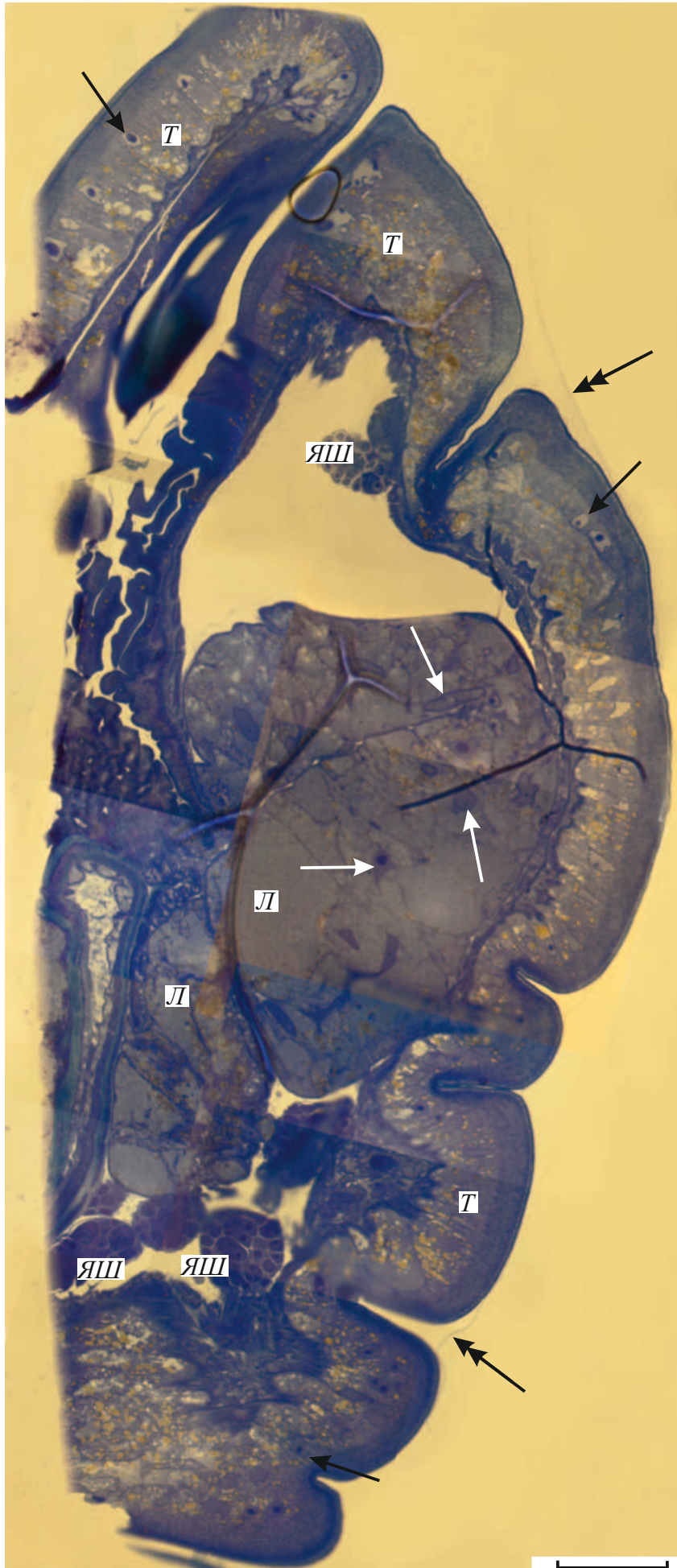


Рисунок 51. Самка скребня *Acanthocephalus tenuirostris*, стадия цистаканта. Световая микроскопия (полутонкий срез). Л – лемниски, Т – тегумент, ЯШ – яйцевые шары. Белыми стрелками показаны фрагментированные ядра лемнисков, двойными черными стрелками – циста, одинарными черными стрелками – фрагментированные ядра тегумента. Масштаб: 50 мкм.

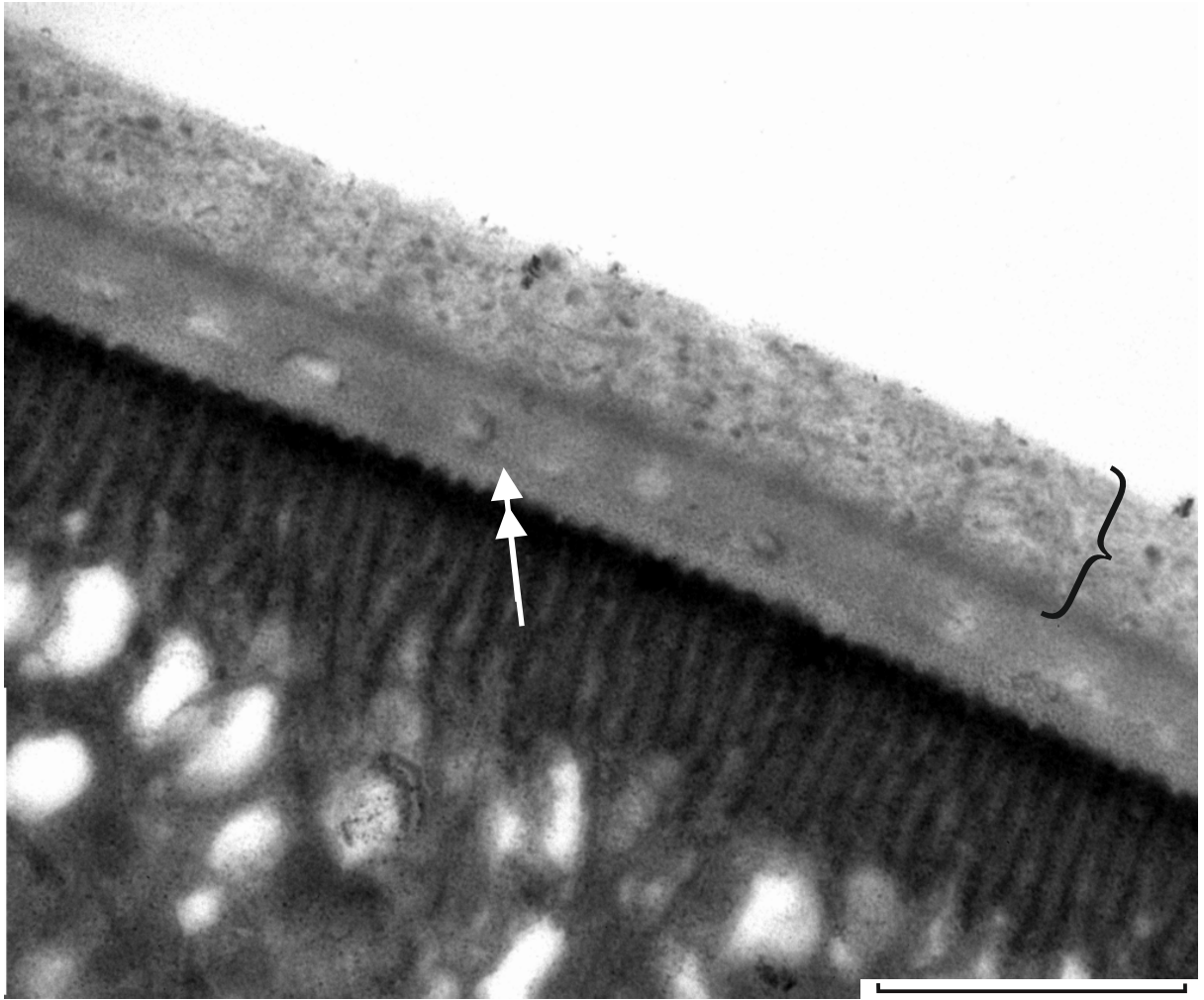


Рисунок 52. Поверхность тегумента цистаканта *Acanthocephalus tenuirostris*. *T* – тегумент. Фигурной скобкой показана двуслойная циста. Стрелкой показан толстый слой гликокаликса. Масштаб: 1 мкм.

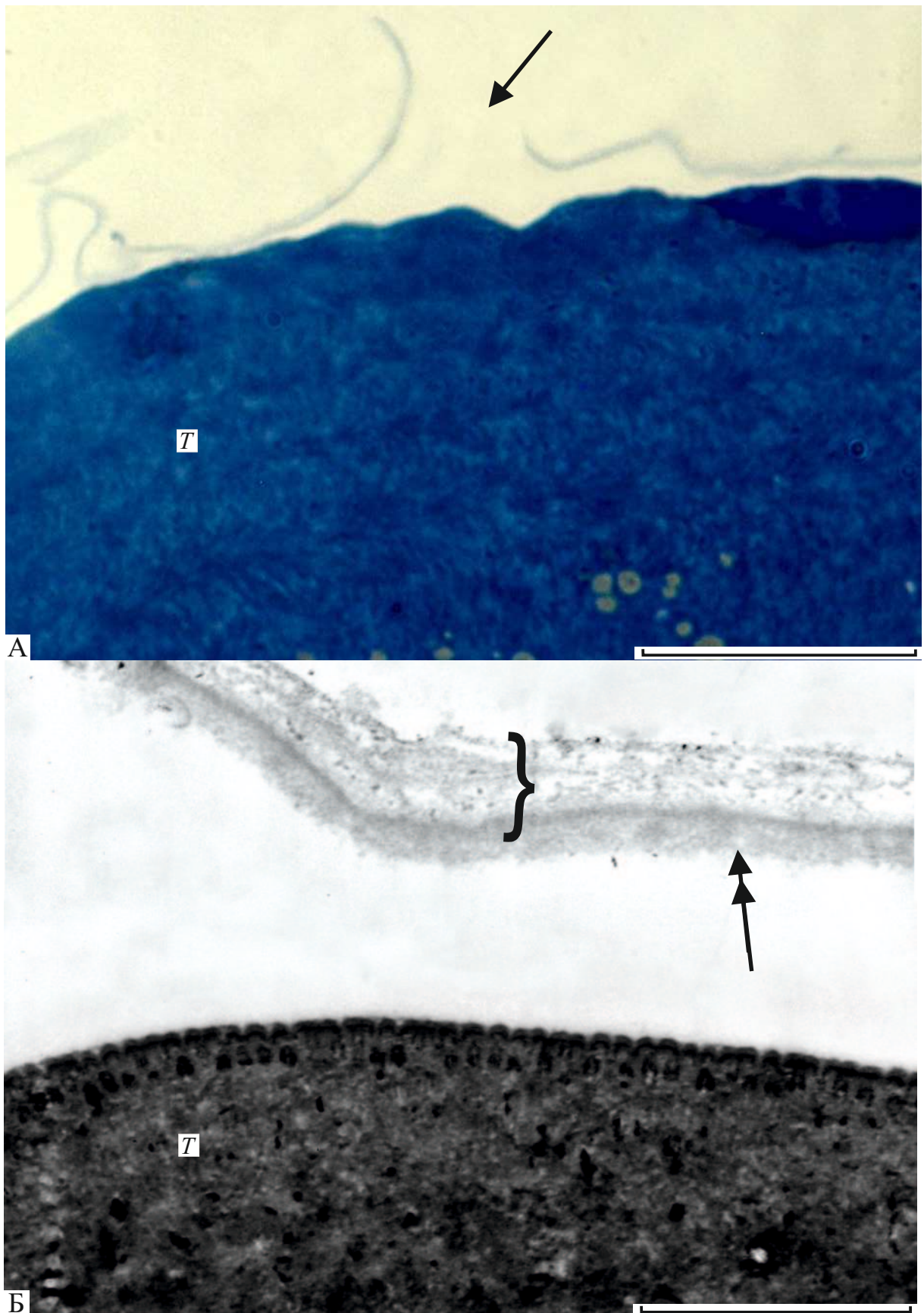


Рисунок 53. Поверхность тегумента цистаканта *Acanthocephalus tenuirostris*. А – световая микроскопия (полутонкий срез), Б – электронная микроскопия. Т – тегумент. Фигурной скобкой показана циста. Стрелкой с одинарным наконечником показан разрыв цисты, с двойным – толстый слой гликокаликса. Масштаб (мкм): А – 20, Б – 2.

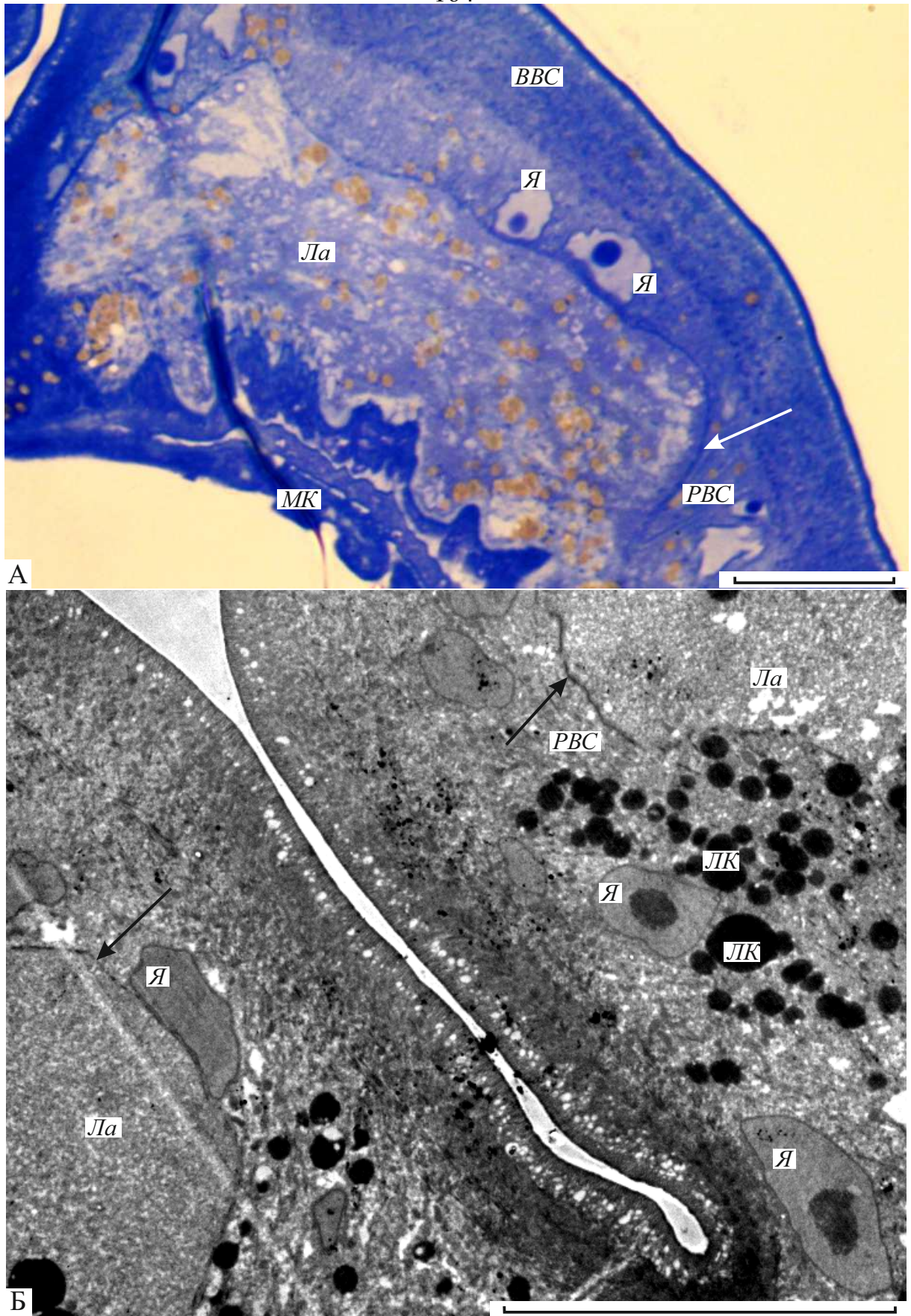


Рисунок 54. Лакуны тегумента цистаканта скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А — световая микроскопия (полутонкий срез); Б — электронная микроскопия. BBC — войлочно-волоknистый слой тегумента, Ла — лакуны, ЛК — липидные капли, МК — мускулатура, PBC — радиально-волоknистый слой тегумента, Я — фрагментированные ядра тегумента. Стрелками обозначены границы лакун. Масштаб: 20 мкм.

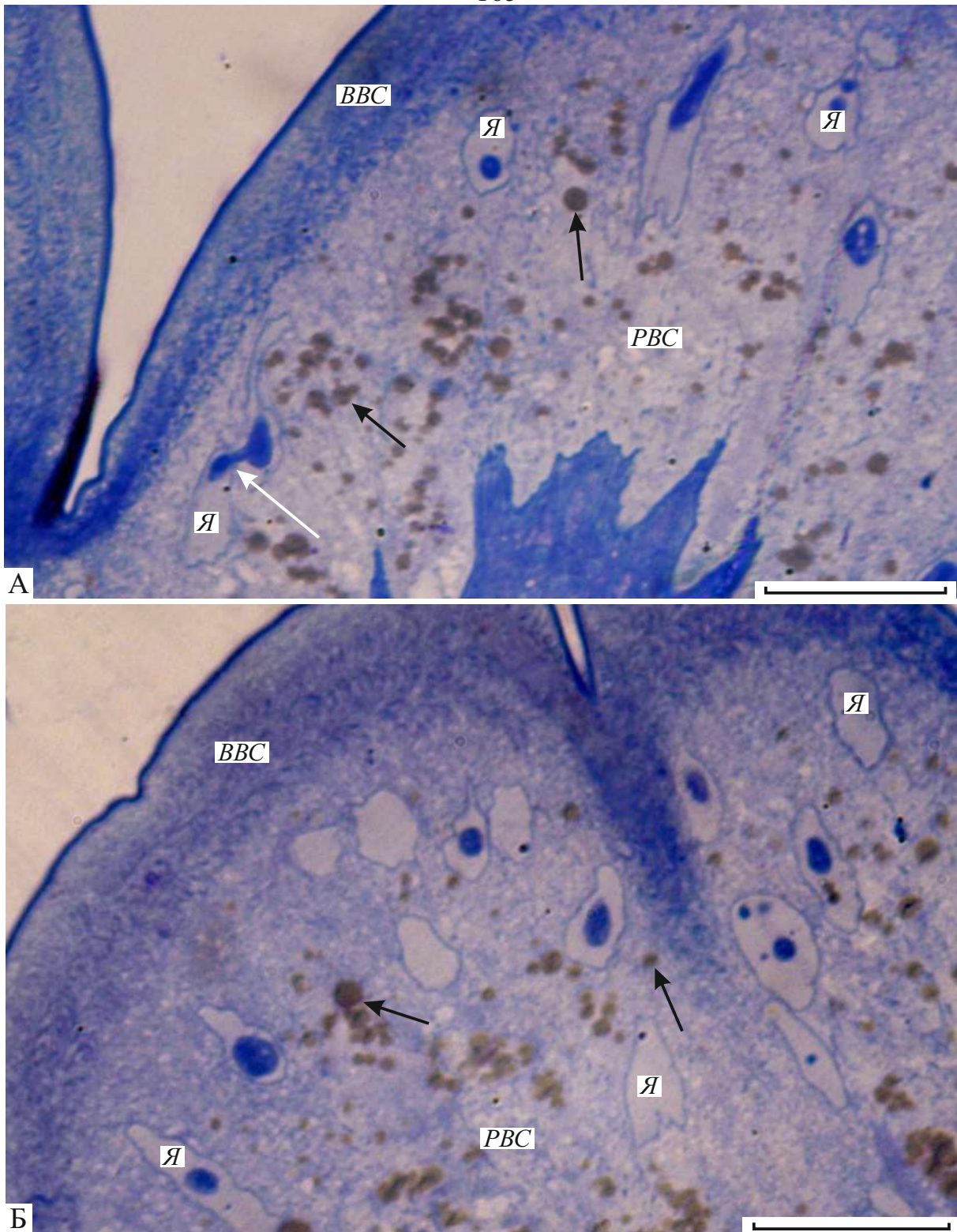


Рисунок 55. Фрагментированные ядра тегумента цистаканта скребня *Acanthocephalus tenuirostris* в разных участках метасомы. Световая микроскопия (полутонкие срезы). BBC – войлочно-волокнистый слой тегумента, PBC – радиально-волокнистый слой тегумента, Я – ядра тегумента. Белой стрелкой показано ядрышко, располагающееся в двух ядерных фрагментах, черными стрелками – липидные капли. Масштаб: 20 мкм.

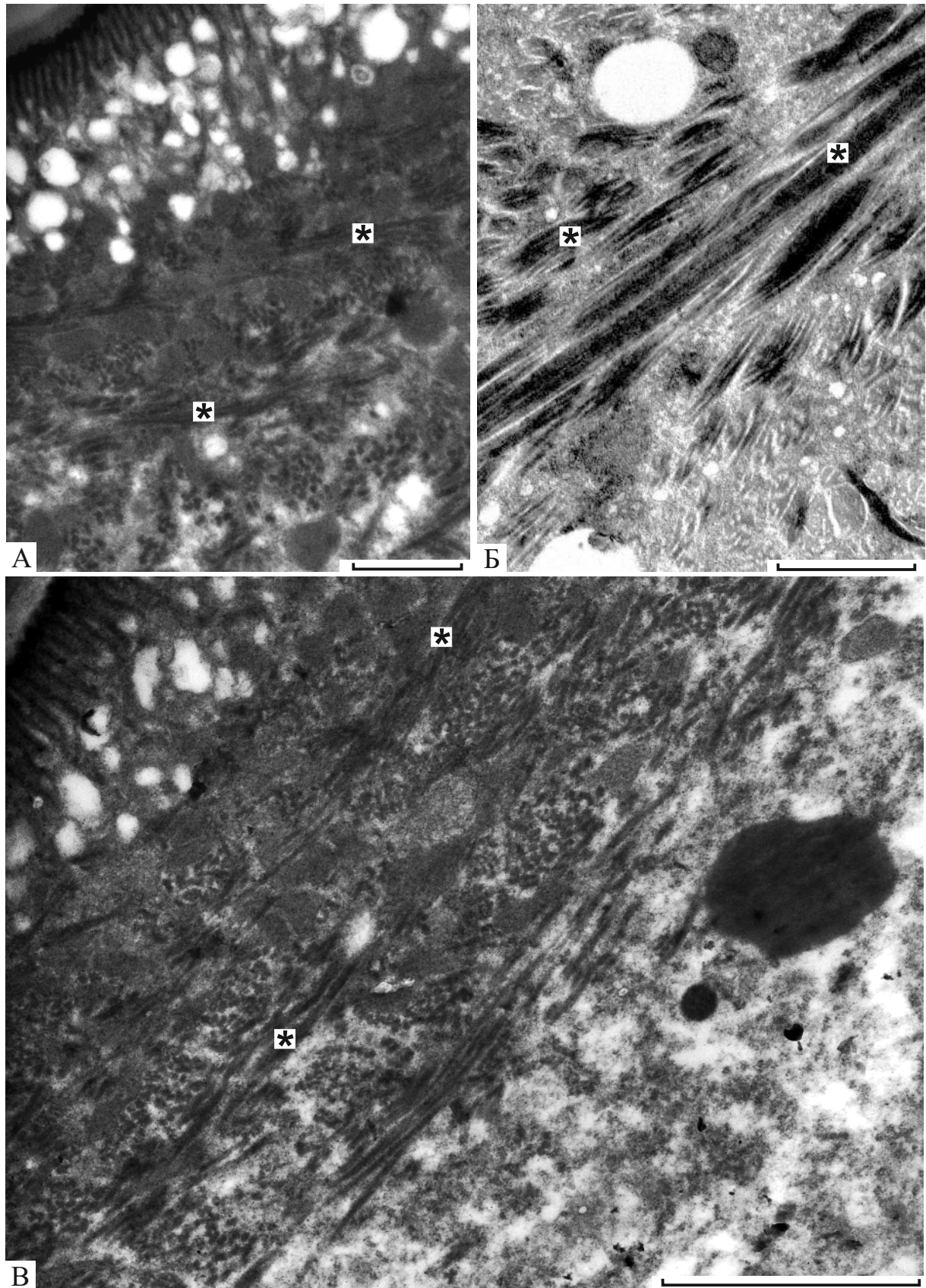


Рисунок 56. Волокна войлочно-волокнистого слоя тегумента цистакантов. Электронная микроскопия. А, В – скребень *Acanthocephalus tenuirostris*. Б – скребень *Polymorphus strumosoides* (для сравнения, по: Никишин, 2004б). Волокна обозначены звездочкой. Масштаб (мкм): А – 5, Б – 1, В – 2.

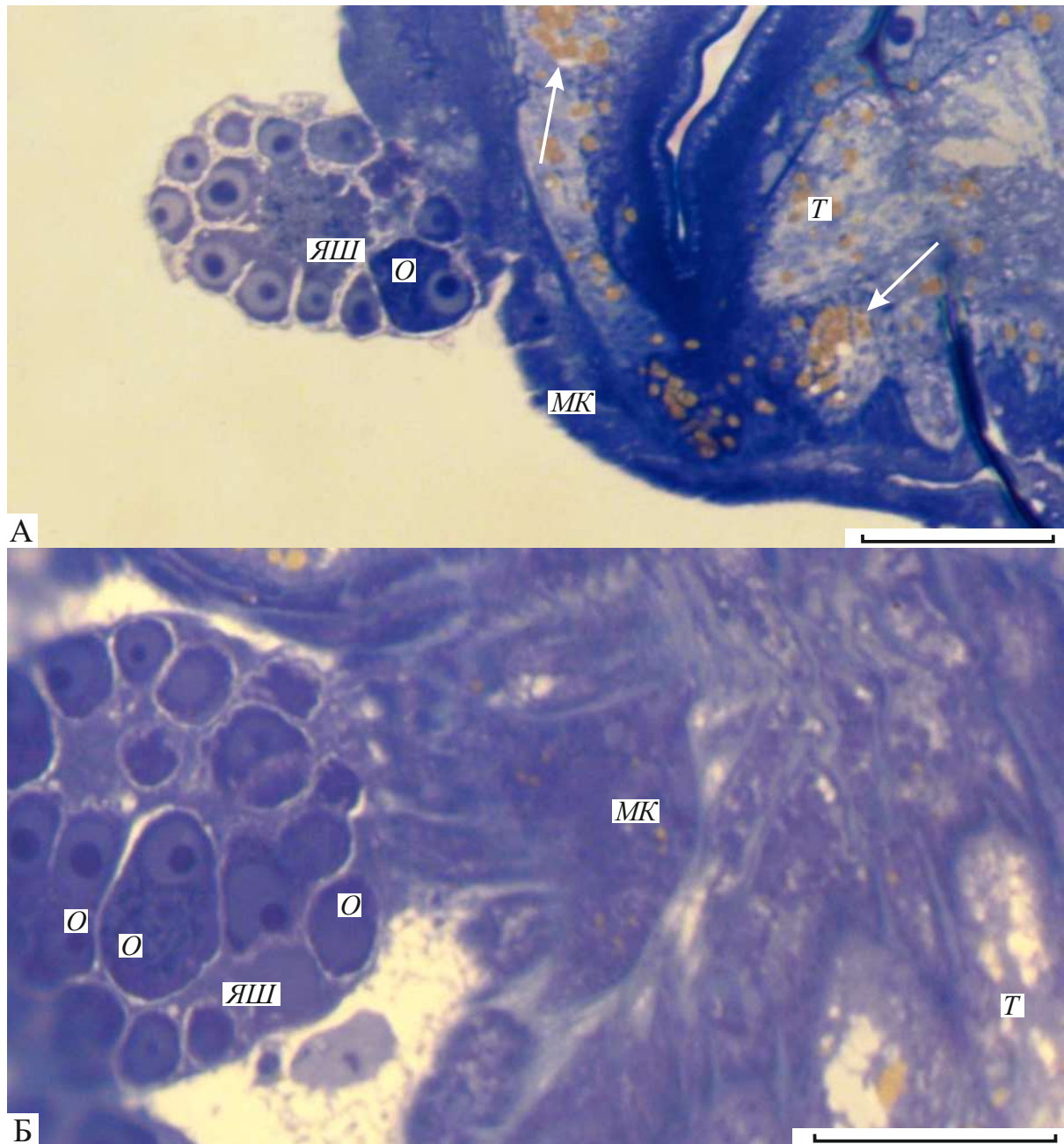


Рисунок 57. Яйцевые шары цистаканта скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Световая микроскопия (полутонкие срезы). МК – субтегументальная мускулатура, О – ооциты, Т – тегумент, ЯШ – яйцевые шары. Стрелками показаны липидные капли. Масштаб: 20 мкм.

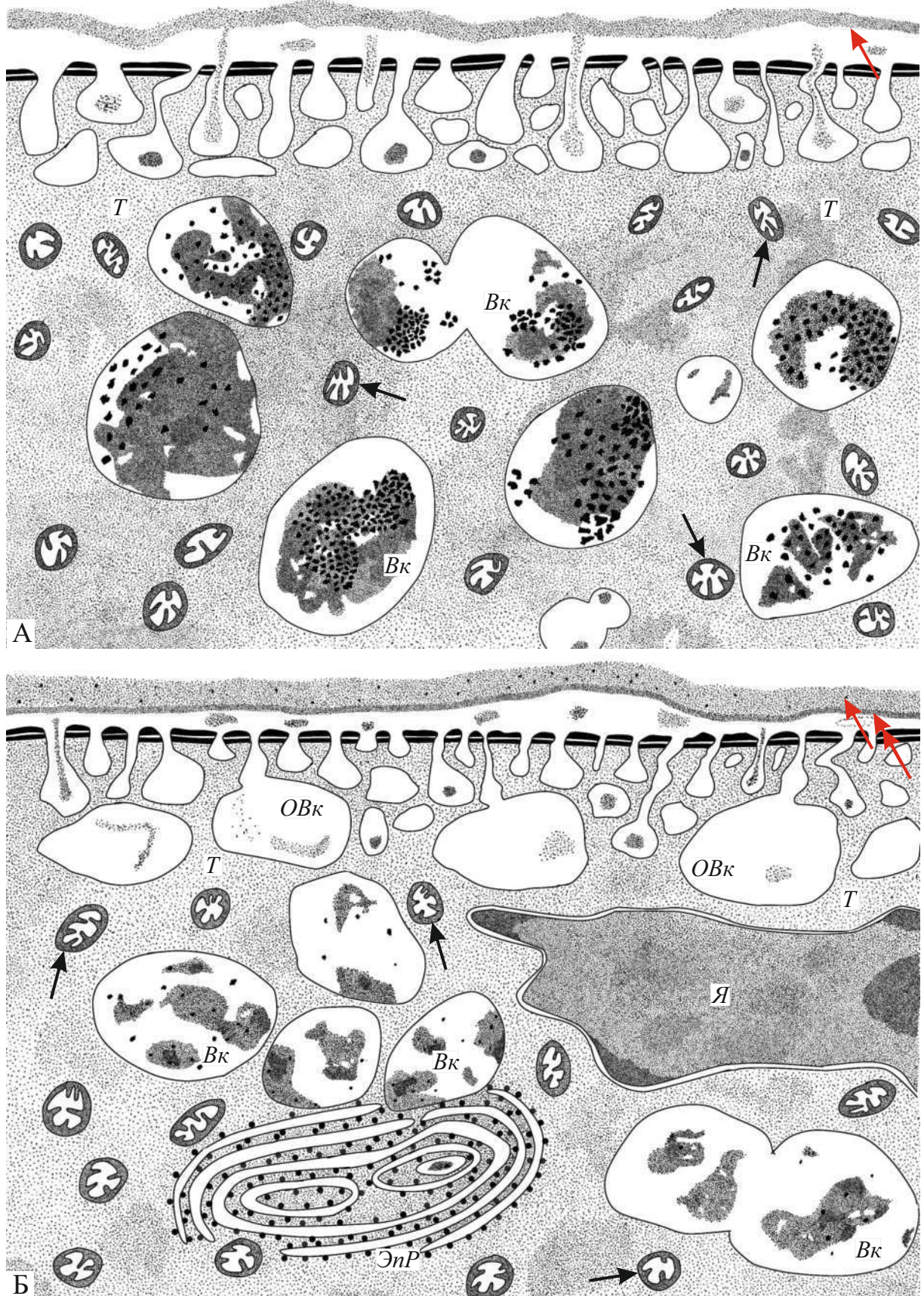


Рисунок 58. Схема формирования цисты скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А – ранняя акантелла, Б – средняя акантелла. Bк – вакуоли, OBк – опустошенные вакуоли, Т – тегумент, ЭнР – эндоплазматический ретикулум, Я – гигантское ядро. Черными стрелками показаны митохондрии, одинарной красной стрелкой – аморфный материал, выделяемый на поверхность тегумента ранней акантеллы и образующий наружный слой цисты на более поздних стадиях, двойными красными стрелками – внутренний слой цисты.



Рисунок 58. Схема формирования цисты скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (продолжение). В – поздняя акантелла, Г – цистакант. Т – тегумент, Я – фрагментированные ядра. Одинарными черными стрелками показаны митохондрии, двойными черными – волокна, одинарными красными стрелками – наружный слой цисты, двойными красными стрелками – внутренний слой цисты, тройной красной стрелкой – гликокаликс, зелеными стрелками – липидные капли.