

На правах рукописи

ДАВЫДЕНКО ТАТЬЯНА ВЛАДИМИРОВНА

**ТКАНЕВАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ ЗАЩИТНЫХ
СТРУКТУР СКРЕБНЯ *ACANTHOSERHALUS TENUIROSTRIS*
(PALAEACANTHOSERHALA, ECHINORHYNCHIDAE)**

1.5.17 – Паразитология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Магадан – 2025

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук» (ИБПС ДВО РАН).

Научный руководитель: **Никишин Владимир Павлович**

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии гельминтов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук»

**Официальные
оппоненты:**

Кутырев Иван Александрович

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории паразитологии и экологии гидробионтов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук»

Рысс Александр Юрьевич

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории по изучению паразитических червей и протистов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Зоологический институт Российской академии наук»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук»

Защита состоится «___» _____ 2026г. в ___ часов _____ минут на заседании диссертационного совета 24.1.109.03 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук» по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 11907, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу: www.vak.minobrnauki.gov.ru

Автореферат разослан «___» _____ 2026г.

Учёный секретарь диссертационного совета,
к.б.н.

Малютина Татьяна Анатольевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 Охотоморского 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 (Поспехов и др., 2020). Несмотря на распространение и значение этого скребня для рыбозаведения и промысла, сведения о его строении и морфологии на протяжении жизненного цикла отсутствуют.

Анализ литературы свидетельствует, что в целом наши знания о тонкой и, в особенности, ультратонкой организации взрослых 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. 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.

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-хозяйных 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. Буянда. 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. Буянда 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. Стенки половых органов 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, 2025).

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 7 статей в 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.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении обоснованы актуальность, теоретическая и практическая значимость работы, а также поставлена цель и определены задачи исследования.

Глава 1. Обзор литературы

В главе приводится общая характеристика типа *Acanthocephales* (Rudolphi, 1808) Skrjabin et Schulz, 1931, включая сведения о морфологии отдельных тканей, органов и систем органов изученных представителей трех общепринятых классов типа (по: Amin, 2013): *Archiacanthocephala* (Meyer, 1931), *Palaeacanthocephala* (Meyer, 1931), и *Eoacanthocephala* (Van Cleave, 1936). В частности, подробно рассматриваются тегумент и субтегументальная мускулатура (первый раздел), нервная система (второй раздел), женская (третий раздел) и мужская (четвертый раздел) половые системы. Также в обзоре литературы приводятся известные данные о морфологии разных стадий развития скребней (пятый раздел). В конце первой главы подводятся краткие итоги, где обозначены основные вопросы по морфологии скребней на разных стадиях развития, требующие решений (шестой раздел).

Глава 2. Характеристика скребня *Acanthocephalus tenuirostris*

В главе приводится описание скребня *A. tenuirostris*, обозначается его практическая значимость и иные критерии, послужившие для выбора объекта исследования.

Глава 3. Материал и методика

Взрослые скребни *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti, 1963 были получены в результате неполного гельминтологического вскрытия восточносибирских хариусов *Thymallus arcticus pallasii* Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1848 и ленков *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), отловленных в р. Буюнда – притоке р. Колыма в период с 2013 по 2022 г.

В период с 2018 по 2021 годы было проведено 8 экспериментов по заражению скребнями *A. tenuirostris* водяных осликов *Asellus hilgendorfi*. Инвазионный материал (яйца скребня) был извлечен из полости тела оплодотворенных самок. Зрелых самок извлекали из девятииглых колюшек *Pungitius pungitius*, пойманных в оз. Глухое; из ленков, пойманных в р. Буюнда; из хариусов из р. Эльген (приток р. Буюнда); из хариусов, пойманных в р. Эльген (приток р. Колыма). Дальневосточные водяные ослики были отловлены в озере «Ослиное» близ Ольской лагуны и в р. Амутты. В каждом эксперименте были использованы по 40 водяных осликов.

Во всех экспериментах водяных осликов содержали в водопроводной воде, которую регулярно меняли и предварительно отстаивали, с добавлением мха рода *Calliergon*, взятого из естественных мест обитания. В качестве корма для водяных осликов использовали сухие листья листопадных деревьев. Всего было получено 212 скребней на разных стадиях развития.

Для гистологических исследований скребней фиксировали в 70% спирте или в растворе Буэна, затем применяли классическую схему заливки в парафин. Полученные препараты были нарезаны на санном микротоме МС-2, окрашены гематоксилин-эозином и изучены при помощи светового микроскопа Olympus CX41. Также свето-микроскопически изучались полутонкие срезы с препаратов, приготовленных для электронной микроскопии, полученные с помощью микротомы LKB IV (Швеция) и окрашенные смесью красителей метиленового синего и кристаллического фиолетового в соотношении 1:1.

Для электронно-микроскопических исследований скребней фиксировали в 2% растворе глутарового альдегида на 0.1М фосфатном буфере, после чего использовали стандартную методику заливки в смесь смол эпона и аралдита в модификации, адаптированной к объекту исследования. В процессе обезвоживания объекты контрастировали 1% раствором уранилацетата на 70% спирте. Тонкие срезы изготавливали стеклянным ножом на ультрамикротоме РТ-РС (США). Одна часть срезов была контрастирована цитратом свинца по Рейнольдсу (Reynolds, 1963), другая – 1% раствором уранилацетата на 70% спирте. Исследования проводили с помощью трансмиссионных электронных микроскопов JEM1011 и JEM1400PLUS.

Всего свето-микроскопически и электронно-микроскопически было изучено 42 взрослых самки, 27 взрослых самцов, 3 ранние акантеллы, 35 средних акантелл, 13 поздних акантелл и 24 цистаканта.

Глава 4. Результаты

4.1. Строение тегумента и субтегументальной мускулатуры взрослых *Acanthocephalus tenuirostris*. Тегумент исследованных скребней снаружи и изнутри ограничен цитоплазматическими мембранами. В его составе можно выделить четыре морфологически различающихся слоя: поперечно-полосатый, войлочно-волокнистый, радиально-волокнистый и трубчатый. Поперечно-полосатый слой образован инвагинатами наружной цитоплазматической мембраны тегумента, которые большей частью окружены более плотной цитоплазмой – интрасимпластным уплотнением. Войлочно-волокнистый слой образован волокнами, ориентированными в направлениях, параллельных поверхности тела, и организован в несколько подслоев. Радиально-волокнистый слой тегумента содержит волокна, ориентированные перпендикулярно поверхности тела, фрагментированные ядра, органоиды и лакуны. В

отдельных участках ядер на их поверхности наблюдаются выпуклости или эвагинаты (Рис. 1), а на небольшом расстоянии от ядер обнаруживаются небольшие везикулы. Структура оболочек этих везикул и электронная плотность их содержимого совпадают с таковыми оболочки и кариоплазмы рядом располагающегося ядра. Обнаружена некая ячеистость ядерной оболочки (Рис. 1).

Инвагинаты внутренней цитоплазматической мембраны образуют трубчатый слой тегумента. Некоторые из этих инвагинатов заканчиваются небольшими расширениями, которые включают мелкие плотные гранулы. Подобные гранулы

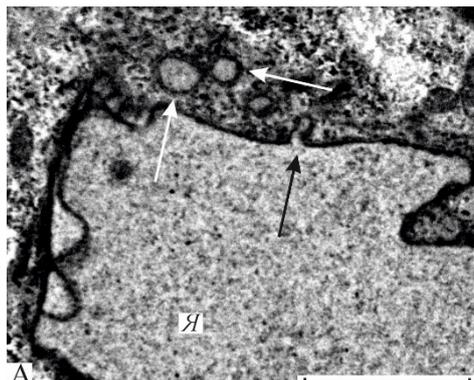
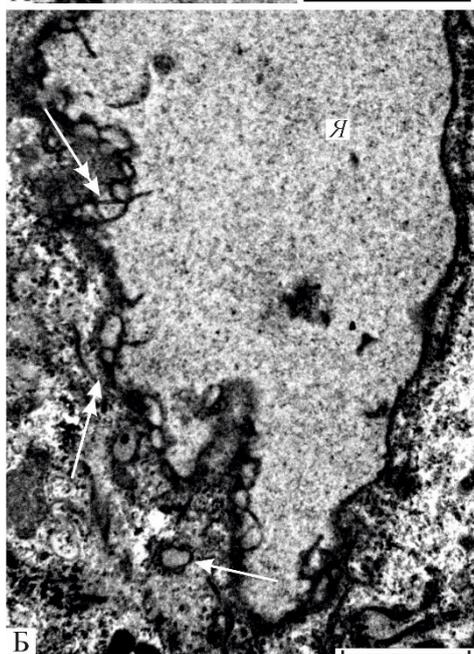


Рисунок 1. Участки фрагментированного ядра тегумента взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. Одинарными белыми стрелками показаны отделившиеся фрагменты ядра, двойными белыми – ячеистость ядерной оболочки, черными – момент «отшнуровки» фрагмента ядра. Масштаб: 2 мкм



наблюдаются и в межклеточном матриксе за пределами тегумента в «полости» тела.

Субтегументальная мускулатура представлена двумя разнонаправленными слоями мышц: кольцевыми, располагающимися непосредственно под тегументом, и продольными, лежащими глубже. Кольцевая мускулатура организована в виде слоя мышечных клеток, в которых отчетливо выделяются две зоны: дистальная сократимая, включающая миофиламенты, и проксимальная цитоплазматическая, содержащая ядра и органоиды. Продольная мускулатура представлена длинными узкими, иногда расширяющимися мышечными тяжами. В таких расширениях обнаруживаются ядра неправильной формы. Все элементы субтегументальной мускулатуры окружены слоем межклеточного матрикса в виде рыхло организованных филаментов.

4.2 Органы пресомы взрослых *A. tenuirostris*. Хоботок с крючьями, двуслойное хоботковое влагалище и головной нервной ганглий, по данным светомикроскопических исследований, устроены типично для представителей класса Palaeacanthocephala.

4.3 Женская половая система взрослых *A. tenuirostris*. В составе женской половой системы скребня *A. tenuirostris* можно выделить яйцевыводящие пути (маточный колокол, яйцеводы, матку, влагалище) и многочисленные яйцевые шары,

свободно плавающие в полости тела (Рис. 2). Яйцевые шары состоят из соматического и оогониального синцитиев, а также ооцитов. Соматический синцитий располагается по периферии яйцевого шара и выполняет поддерживающую функцию. Оогониальный синцитий, напротив, занимает центральную часть шара, содержит ядра и кортикальные гранулы, которые впоследствии с частью цитоплазмы отделяются от синцития и превращаются в ооциты. После оплодотворения ооцита эти гранулы выделяются на поверхность зиготы и образуют оболочку оплодотворения, которая впоследствии трансформируется в наружные эмбриональные оболочки.

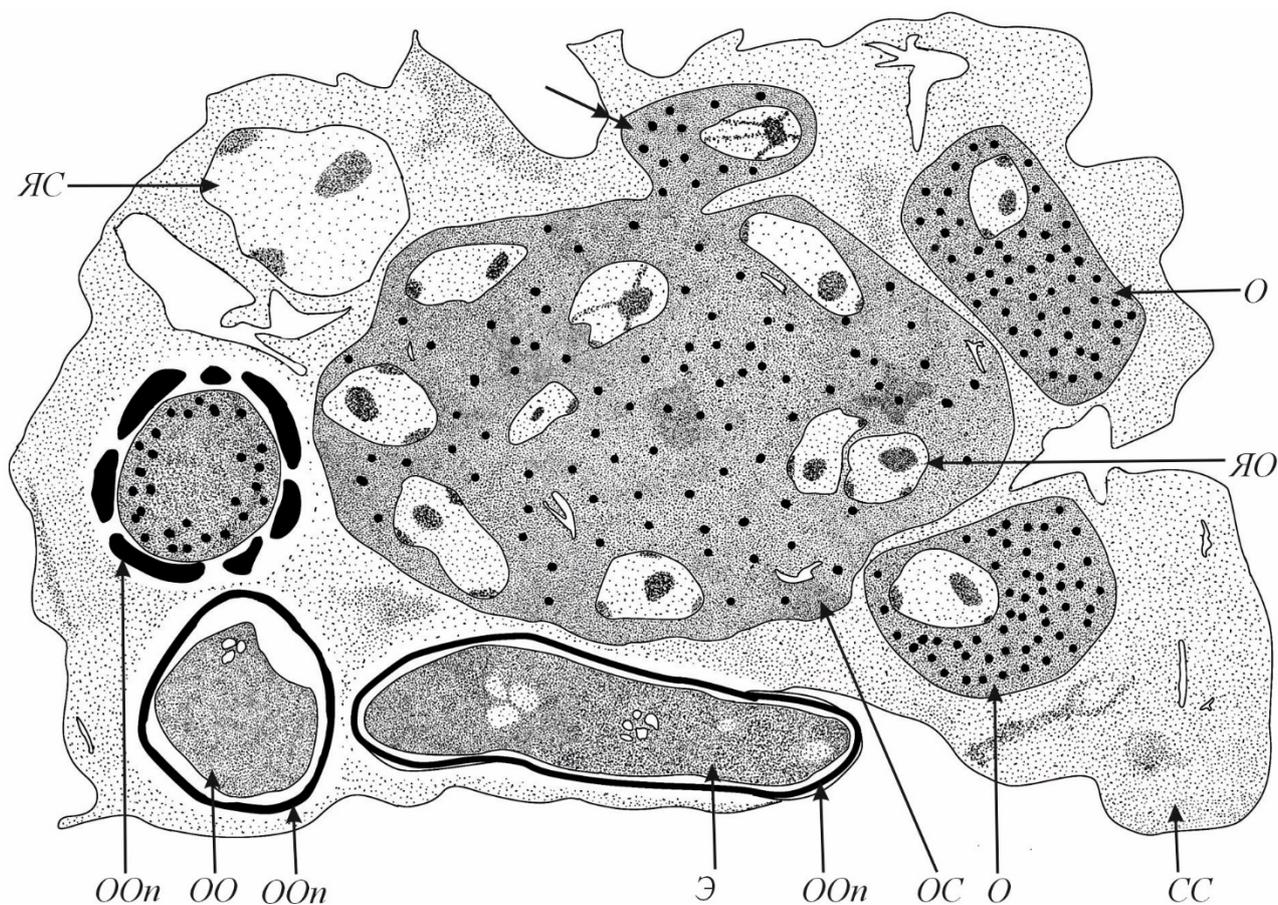


Рисунок 2. Обобщающая схема яйцевого шара самки скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Обозначения: *О* – ооциты, *ОО* – оплодотворенные ооциты, *ООН* – оболочка оплодотворения, *ОС* – оогониальный синцитий, *СС* – соматический синцитий, *Э* – развивающийся эмбрион, *ЯО* – ядро оогониального синцития, *ЯС* – ядро соматического синцития. Двойной стрелкой показан ооцит, отделяющийся от оогониального синцития.

Стенки всех отделов яйцевыводящих путей, за исключением влагалища, состоят из модифицированной мышечной ткани, наружная часть которой образована миофиламентами, а внутренняя – цитоплазмой с органеллами. В стенке матки было обнаружено только одно ядро (Рис. 3). К внутренней поверхности внутренней ядерной мембраны прилежит узкий слой плотного материала. Слой похожего материала наблюдается также в цитоплазме вокруг ядра.

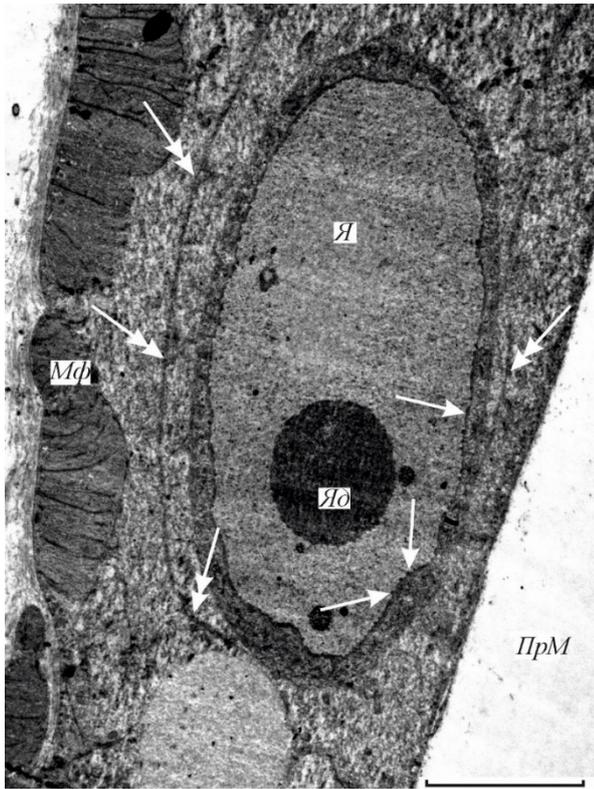


Рисунок 3. Ядро в стенке матки скребня *A. tenuirostris*. Электронная микроскопия. Обозначения: Мф – миофиламенты, ПрМ – просвет матки, Я – ядро, Яд – ядрышко. Одинарными стрелками показан материал, прилегающий к внутренней поверхности ядерной оболочки; двойными – сходный материал в окружающей цитоплазме. Масштаб: 5 мкм.

В полости тела самок находились как зрелые яйца, так и развивающиеся эмбрионы, в то время как в матке – только зрелые яйца веретенообразной формы. Показателем зрелости является наличие в яйце эмбриональной личинки (акантора), которая содержит на переднем конце оформленную «железу проникновения» и окружена четырьмя полностью развитыми эмбриональными оболочками. В середине яйца находится «центральная ядерная

масса»; в ее составе преобладают «фибриллярные тельца», среди которых определяются редкие, мелкие, предположительно герминативные, ядра.

4.4 Мужская половая система взрослых *A. 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. У самцов исследованного скребня наблюдали два семенника, располагающиеся в передней половине тела, каждый из которых имеет двуслойную оболочку. От каждого семенника отходит отдельный семяпровод с трехслойной стенкой.

Шесть цементных желез с отдельными протоками располагаются позади семенников. Каждая железа представлена симпластом с несколькими ядрами и окружена двуслойной оболочкой. В цитоплазме желез обнаруживаются цементные гранулы и относительно небольшое количество органелл, связанных с их синтезом.

Нижняя треть мужской репродуктивной системы (Рис. 4) включает в себя генитальную оболочку, в которую заключены общий семяпровод (после объединения двух, отходящих от семенников) и его расширенная часть – семенной пузырек, цементные резервуары – расширенные части цементных протоков, заполненные гранулами секрета, пенис, в который впадают семяпровод и цементные протоки, сумка Сэффтигена – орган с мышечной стенкой, заполненный хлопьевидным

материалом, а также бурсу, состоящую из двух морфологически различающихся отделов – верхнего и нижнего.

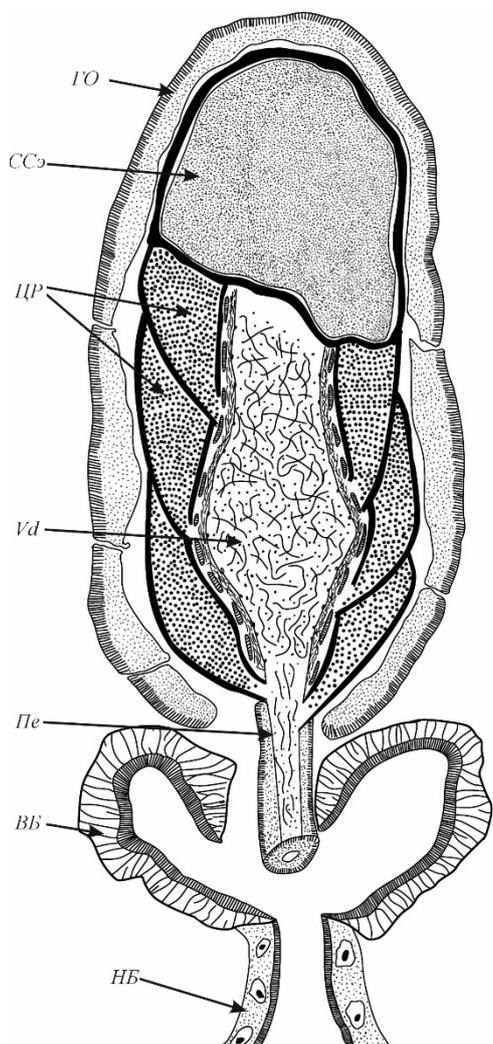


Рисунок 4. Схема нижней трети мужской половой системы взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Обозначения: ВБ – верхняя часть бursae, ГО – генитальная оболочка, НБ – нижняя часть бursae, Пе – пенис, ССэ – сумка Сэффтигена, ЦР – цементные резервуары, Vd – vas deferens. Относительные размеры не соблюдены.

Генитальная оболочка образована модифицированной мышечной тканью, в которой наружная часть содержит миофиламенты, а внутренняя – цитоплазму с органеллами.

Стенка верхней части бursae, куда проникает пенис, состоит из рыхлой вакуолизированной ткани. Стенка нижней части бursae тоньше, представляет собой модифицированный тегумент и включает многочисленные ядра, по форме и размерам аналогичные ядерным фрагментам тегумента.

4.5 Тканевая организация ранней акантеллы. Самая ранняя исследованная стадия, ранняя акантелла, была получена при вскрытии дальневосточного водяного ослика на пятнадцатые сутки после заражения. Она окружена слоем аморфного рыхлого материала умеренной электронной плотности. В теле ранней акантеллы отчетливо распознаются две зоны: периферическая (тегумент) и центральная (клеточная) зона. Тегумент характеризуется ярко выраженной асимметрией. В нем отчетливо выделяются лишь поверхностный слой, будущий поперечно-полосатый и везикулярный, образованный расширенными терминальными участками инвагинатов наружной цитоплазматической мембраны, остальная часть тегумента

представляется единым пластом. Наиболее многочисленными элементами тегумента являются крупные округлые вакуоли, которые ограничены мембраной и содержат скопления электронно-плотных гранул, а также небольшое количество аморфного материала умеренной электронной плотности.

Клеточная зона ранней акантеллы неоднородна, между отдельными клетками наблюдаются пространства. В центре ранней акантеллы располагается скопление мелких клеток, межклеточные пространства между которыми относительно узкие. Это скопление окружено более крупными клетками, межклеточные пространства

между которыми заметно шире. Клетки, располагающиеся в непосредственной близости к тегументу и, вероятно, представляющие собой формирующуюся мускулатуру, связаны с тегументом многочисленными межклеточными контактами.

4.6 Тканевая организация средней акантеллы. Средняя акантелла была получена на 30 – 35-е сутки со дня начала эксперимента. По сравнению с ранней акантеллой эта стадия характеризуется более удлиненной формой и формирующейся двуслойной цистой. Внутренний слой цисты, состоящий из рыхлого электронно-плотного материала, только начинает формироваться (Рис. 5А). В пространстве между цистой и поверхностью акантеллы в отдельных участках наблюдаются концентрические замкнутые мембраны произвольной формы (Рис. 5Б). В составе

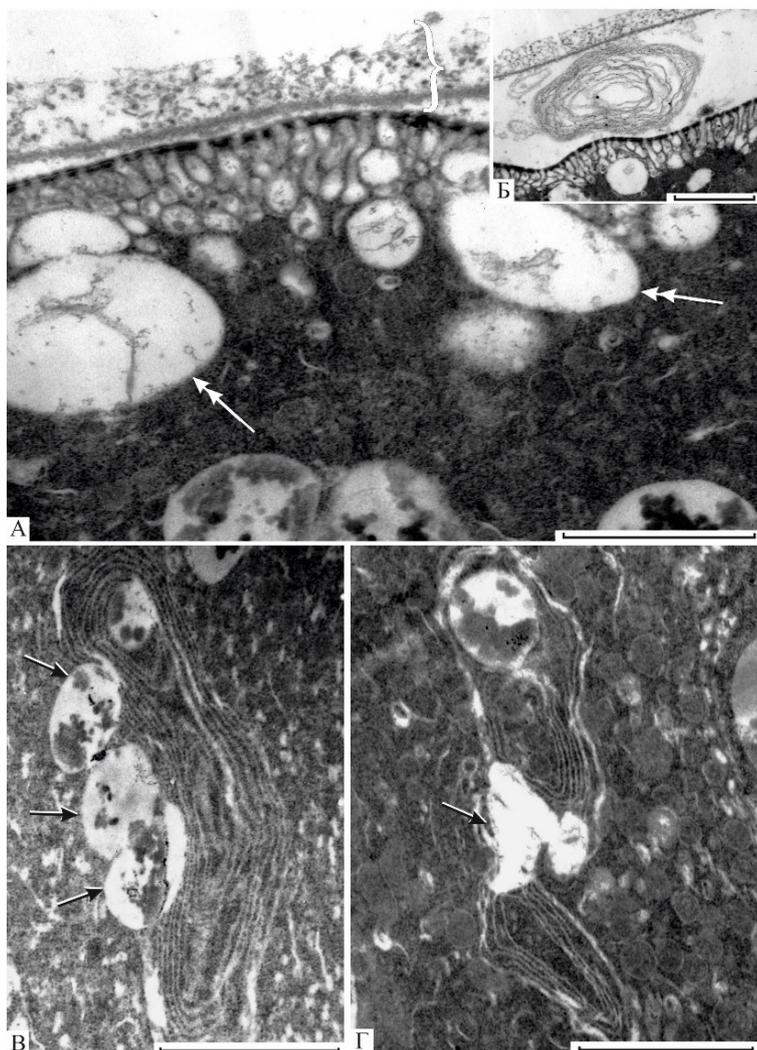


Рисунок 5. Тегумент средней акантеллы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. А – циста и поверхность тегумента, Б – концентрические мембраны между цистой и тегументом, В, Г – фрагменты гранулярного эндоплазматического ретикулума в цитоплазме тегумента. Скобкой показана формирующаяся циста, белыми стрелками – опустошенные вакуоли, черно-белыми – вакуоли, контактирующие с гранулярным эндоплазматическим ретикулумом. Масштаб: 2 мкм.

тегу­мен­та рас­по­зна­ют­ся по­пер­ечно-по­ло­са­тый и ве­зи­ку­ляр­ный сло­и, об­ра­зо­ван­ные ин­ва­гин­ата­ми на­ру­ж­ной пла­зматичес­кой мем­бра­ны. В ам­пу­ло­вид­ных рас­ши­ре­ниях по­гру­жен­ных уча­ст­ков ин­ва­гин­атов за­мет­ны ско­пле­ния рых­ло­го ма­те­ри­ала у­мерен­ной плот­но­сти.

Ва­куо­ли за­пол­не­ны не пол­но­стью, не­ко­то­рые из них вы­гля­дят ча­стич­но опусто­шен­ны­ми (Рис. 5А). По­хо­жие ва­куо­ли, но без со­дер­жи­мо­го или с ми­ни­маль­ным его ко­ли­че­ством, от­ме­ча­ют­ся вб­ли­зи ве­зи­ку­ляр­но­го сло­я, при­чем не­ред­ко они сли­ва­ют­ся с его рас­ши­рен­ны­ми эле­мен­та­ми. Во мно­гих слу­чаях в тол­ще форми­ру­юще­го­ся те­гу­мен­та ва­куо­ли, за­пол­нен­ные лишь ча­стич­но, кон­так­ти­ру­ют с

концентрическими цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулула (Рис. 5В, Г).

В тегументе средних акантелл были отмечены преимущественно гигантские ядра вытянутой формы, но также были найдены ядра, отличающиеся неправильной формой и наличием многочисленных лопастных отростков.

На стадии средней акантеллы мышечные цитоны располагаются по периметру акантеллы сразу под тегументом. На переднем конце тела становятся заметны зачатки хоботка, хоботкового влагалища и головного ганглия. У самцов зачатки семенников располагаются непосредственно под хоботковым влагалищем и имеют характерную овальную форму, слегка деформированную на срезах. Под семенниками располагаются многоядерные зачатки цементных желез. В нижней трети половой системы заметны зачатки верхней и нижней частей бурсы, и их расположение характерно для взрослых скребней.

4.7 Тканевая организация поздней акантеллы. Поздняя акантелла (39 – 40 суток с начала эксперимента) окружена цистой, состоящей из двух четких слоев. В составе наружного слоя цисты определяются рыхлый материал, пузырьки и мелкие электронно-плотные гранулы. Внутренний слой цисты аморфный, электронно-плотный. Некоторые инвагинаты наружной плазматической мембраны содержат небольшие скопления плотного аморфного материала, сходного с материалом внутреннего слоя цисты, а также мелкие пузырьки, по морфологии сходные с пузырьками, обнаруженными в наружном слое цисты.

На стадии поздней акантеллы уже определяются формирующиеся слои тегумента будущего цистаканта. Отдельные фрагменты тегументных ядер уже отделились от «родительского» гигантского древовидного ядра. Субтегументальная мускулатура на этой стадии организована в виде синцития. У самцов определяются зачатки некоторых органов половой системы, таких как семенники, цементные железы, половая бурса и пенис.

4.8 Тканевая организация цистаканта. Цистакант (60 – 65 суток с начала эксперимента) характеризуется втянутыми передним и задним концами, из-за чего внутренние органы сжаты и в некоторой степени деформированы. Цистаканты окружены двуслойной цистой, более плотной по сравнению с цистой, наблюдаемой на предыдущих стадиях (Рис. 6А). Тегумент метасомы покрыт слоем гликокаликса, образованным аморфным материалом умеренной электронной плотности. В некоторых случаях гликокаликс располагается на некотором расстоянии от тегумента, но сохраняет непрерывный контакт с цистой (Рис. 6Б); изменения в строении тегумента этих цистакантов не обнаружены.

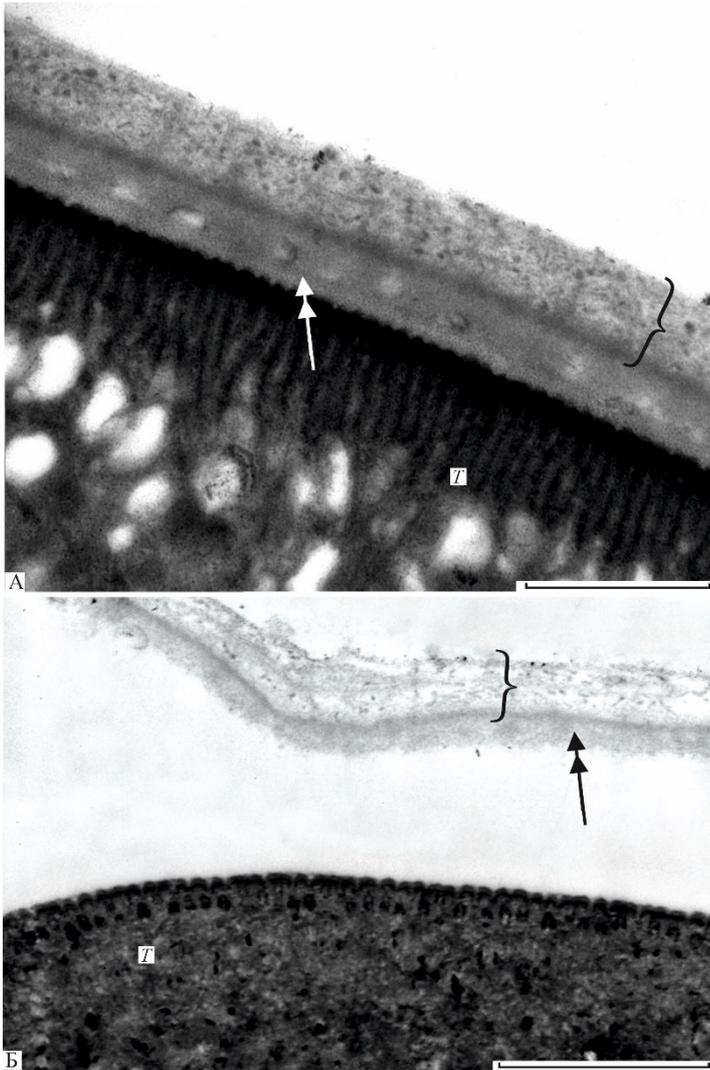


Рисунок 6. Поверхность тегумента цистаканта *Acanthocephalus tenuirostris*. А – циста и гликокаликс, прилегающие к поверхности скребня, Б – циста и гликокаликс в отдалении от поверхности скребня. Электронная микроскопия. Обозначения: Т – тегумент. Фигурной скобкой показана циста, стрелкой – толстый слой гликокаликса. Масштаб (мкм): А – 1, Б – 2.

В тегументе выделяются все морфологически различающиеся слои, характерные для акантоцефалов, а также лакуны и уже фрагментированные ядра.

Инвагинаты наружной мембраны тегумента приобретают форму ампул с узким горлышком: на большем своем протяжении они не расширены. Основу войлочного-волокнутого слоя представляют многочисленные волокна, организованные, как у взрослых скребней, в четыре подслоя. В радиально-волокнутом слое тегумента уже хорошо определяются радиальные волокна, а также фрагментированные ядра, мелкие липидные капли и лакуны. Ядерные фрагменты сконцентрированы в дистальной и центральной частях слоя и часто граничат с лакунами. В некоторых из ядер определяются от 1 до 4 ядрышек. В ряде случаев во фрагментах ядер наблюдается удлинение ядрышек и образование

своеобразной центральной «перетяжки» между двумя их половинами.

У цистакантов-самцов обнаруживаются яйцевые шары с их характерной морфологией: наблюдаются оба синцития (соматический и оогониальный) и ооциты.

Глава 5. Обсуждение полученных результатов

В главе приводится анализ полученных результатов, а также сравнение таковых с литературными данными.

5.1 Тегумент. Тегумент скребней *A. tenuirostris* в целом устроен так же, как и у других представителей класса *Palaeacanthocephala* за исключением некоторых особенностей. Более рыхлое расположение волокон войлочного-волокнутого слоя

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 других представителей класса *Palaeacanthocephala* паразитируют в теплокровных животных, в желудочно-кишечном тракте которых паразит испытывает существенно бóльшие механические воздействия, чем в рыбе.

Биологический смысл явления фрагментации ядер тегумента остается неясным. Возможно, случаи «типичной фрагментации» можно рассматривать как механизм оптимизации контроля над обменными процессами, происходящими в тегументе в период существенного увеличения его объема по мере формирования и роста 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 некоторые 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). В то же время нами впервые отмечен 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.

5.2 Женская половая система. Полученные результаты подтверждают существующие представления о составе яйцевых шаров из оогониального (герминативного) и соматического компонентов, а также о наличии в них 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.

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.

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 (Meuer, 1933; Иванова-Казас, 1975; Crompton, 1985; и др.). Во всех случаях формирование оболочки оплодотворения начинается с выделения на поверхность зиготы содержимого кортикальных гранул в виде массивных отложений. При этом механизм выделения этого содержимого остается неясным. В дальнейшем электронная плотность материала, который образует оболочку оплодотворения, несколько снижается, а на его поверхности образуется тонкий слой более высокой электронной плотности. Двуслойный характер оболочки оплодотворения, окружающей развивающиеся эмбрионы, отмечен нами впервые. Таким образом, можно отметить, что, по крайней мере, в некоторых случаях у скребней исследуемого вида эмбриональные оболочки начинают формироваться еще в период нахождения развивающегося эмбриона в составе яйцевого шара.

Стенки выводных путей *A. tenuirostris* образованы модифицированной мышечной тканью. Характерной особенностью этой ткани является организация миофиламентов в виде пласта в ее внешней половине. Похожее строение имеют и стенки лигаментных мешков (Asaolu, 1980). У стенок выводных путей обнаружены скопления межклеточного матрикса. Было показано, что его синтез, при известном отсутствии у скребней соединительной ткани, характерен для клеток кожной мускулатуры (Никишин, 2004a) и для лигамента (Кусенко, Никишин, 2017). Основываясь на этом, можно выдвинуть предположение, что мышечная ткань скребней специализирована не только к сократительной функции, но и к синтезу межклеточного матрикса.

5.3 Мужская половая система. Мужская половая система скребня *A. tenuirostris* по своим количественным и качественным характеристикам сходна с таковой других представителей класса Palaeacanthocephala (Петроченко, 1956; Miller, Dunagan, 1985).

Для некоторых скребней, в частности видов рода *Acanthocephalus*, в литературе описаны случаи односемянности (монорхизма); в нашем исследовании все самцы имеют по два семенника, каждый из которых заключен в двуслойную оболочку. Внешний слой оболочки образован межклеточным волокнистым материалом; при

этом волокна характеризуются легкой поперечной исчерченностью, предполагающей их коллагеновую природу. Структура внутреннего слоя оболочки не определяется.

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, вероятно, связана с их возрастом или же носит периодический характер и регулируется по принципу обратной связи.

У исследованных скребней в составе оболочек всех органов мужской половой системы, включая цементные железы, помимо волокнистого (фиброзного) материала обнаружены мышечные элементы. Не удалось подтвердить имеющиеся в литературе сведения о связи лигамента с оболочками цементных желез, равно как и с оболочками других органов половой системы исследованных скребней.

Полученные результаты подтверждают мнение о мускулатуре скребней как ткани, выполняющей не только сократительную функцию, но и синтезирующую межклеточный материал. При этом если ранее обе функции связывались с субповерхностной 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.

5.4 Личиночные стадии. Известно, что ядра тегумента фрагментируются преимущественно на стадиях средней и поздней акантеллы. Van Cleave (1928) отмечает, что на этих стадиях кортикальные ядра увеличиваются в размере и числе, а также становятся древовидными или делятся amitozom. На стадии средней акантеллы у этих ядер появляются отростки, а на стадии поздней акантеллы происходит фрагментация, и отростки впоследствии образуют множество мелких ядер, между которыми сохраняются тонкие связи. Таким образом, 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*. 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 существенно 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*.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что тегументы метасомы цистаканта и взрослого червя различаются не только количественными, но и качественными характеристиками. В тегументе цистакантов наблюдается везикулярный слой, образованный терминальными расширениями инвагинатов наружной плазматической мембраны, тогда как у взрослых особей подобные расширения отсутствуют. Эти расширения можно рассматривать как механизм увеличения активной поверхности, через которую происходит обмен веществами между тегументом и организмом хозяина. Эта гипотеза основывается на том, что вероятными функциями инвагинатов наружной мембраны тегумента является питание паразита и 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 миоциты были связаны друг с другом, что позволяет поддерживать имеющееся предположение о синцитиальном строении субтегументальной мускулатуры скребней (Crompton, Lee, 1965; Miller, Dunagan, 1978), по крайней мере в период органогенеза (Никишин, 2004б).

У 15-дневного самца акантеллы *Echinorhynchus lageniformis* были обнаружены симметрично расположенные семенники, в то время как на 20-й день они приобрели тандемное положение, характерное для взрослых скребней (Olson, Pratt, 1971). Семенники скребня *A. tenuirostris* к 30-му дню развития сохраняли симметричное расположение. У скребней *Neoechinorhynchus beringianus* было показано опережающее развитие половых систем (Mikhailova, Kusenko, 2018). Самец этого скребня на стадии цистаканта уже имел в семенном пузырьке зрелые сперматозоиды и в цементном резервуаре цементные гранулы, в то время как у самки яичники распались на яйцевые шары. Самки скребня *A. tenuirostris* на стадии цистаканта также имели сформированные яйцевые шары.

5.5 Структура и формирование цисты. Одной из особенностей сформированных цистакантов скребней классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala* является наличие не клеточной двух- или трехслойной цисты, полностью окружающей у поздних акантелл *Arhythmorhynchus petrochenko* и *Filicollis anatis* (Никишин, 1985; Nikishin, 1992). Исследованные нами акантеллы и цистаканты скребня *A. tenuirostris* заключены в двуслойную цисту. Ее наружный слой идентичен везикулярному слою цист других скребней и образован, преимущественно,

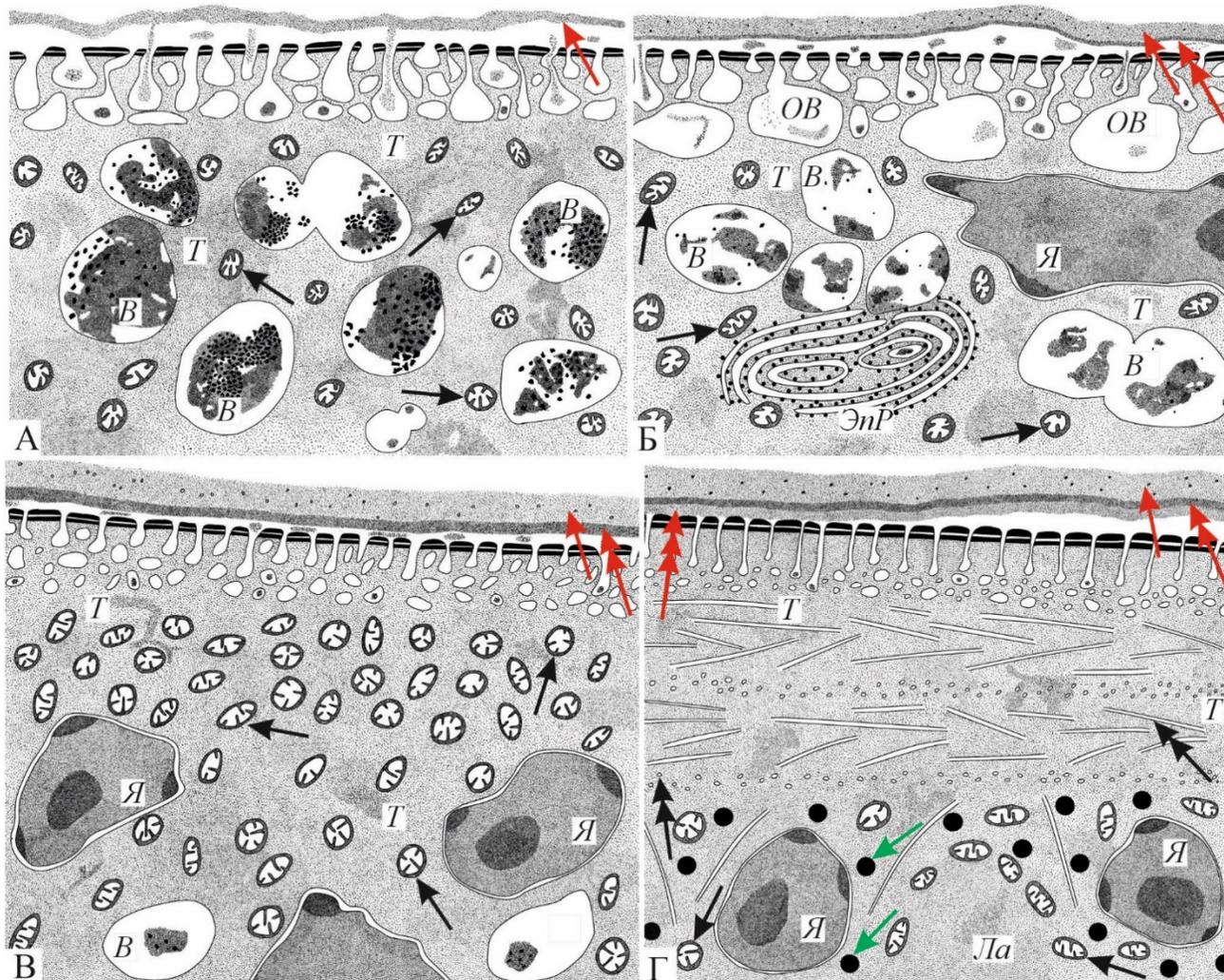


Рисунок 7. Схема формирования цисты скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. А – ранняя акантелла, Б – средняя акантелла, В – поздняя акантелла, Г – цистакант. Обозначения: В – вакуоли, Ла – лакуна, ОБ – опустошенные вакуоли, Т – тегумент, ЭнР – эндоплазматический ретикулум, Я – ядра. Одинарными черными стрелками показаны митохондрии, двойными черными – волокна, одинарными красными стрелками – аморфный материал, выделяемый на поверхность тегумента ранней акантеллы и образующий наружный слой цисты на более поздних стадиях, двойными красными стрелками – внутренний слой цисты, тройной красной стрелкой – гликокаликс, зелеными стрелками – липидные капли.

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

Другой особенностью большинства исследованных скребней, развивающихся в промежуточном хозяине, но не достигших стадии цистаканта, являются микроворсинки на поверхности тегумента. Впервые они были обнаружены у акантеллы *Moniliformis moniliformis* на восьмой день развития в промежуточном (Rotheram, Crompton, 1972), а позднее у акантелл *Pomphorhynchus laevis* из естественных инвазий (Dezfuli et al., 1992), *Corynosoma strumosum* (Skorobrekhova, Nikishin, 2019) и у других видов. Было высказано предположение об участии микроворсинок в формировании цисты (Lackie, Rotheram, 1972), экспериментально подтвержденное на примере вида *Filicollis anatis* (Nikishin, 1992). У всех исследованных 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 вакуоли, ограниченные мембраной, в своем большинстве содержащие аморфный материал умеренной электронной плотности и электронно-плотные гранулы. Наиболее многочисленны эти вакуоли у ранней акантеллы, и, по мере развития скребня, их количество визуальное уменьшается. Можно предположить миграцию вакуолей из толщи тегумента и высвобождение их содержимого на его поверхность с последующим включением в состав цисты.

Происхождение вакуолей остается неясным, однако, их явная связь с гипертрофированным гранулярным эндоплазматическим ретикулумом предполагает участие этого органоида в их формировании. Полученные результаты позволяют реконструировать процесс формирования цисты следующим образом (Рис. 7).

5.6 Явление сбрасывания гликокаликса. 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. 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 паразитических организмов. 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 др. 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 электронно-микроскопические изображения поверхности тегумента цистаканта, утрачивающей гликокаликс, до недавнего времени не документировались.

Среди скребней впервые утрата гликокаликса электронно-микроскопически была подтверждена у скребня *Corynosoma strumosum*, 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 вновь покрыты толстым слоем гликокаликса. Это дало основания предположить его вторичное образование. У коринозом, паразитирующих в палтусах, тегумент вместе с толстым слоем гликокаликса утрачивал наружную мембрану, одновременно на ее месте формировалась новая мембрана (Скоробрехова, Никишин, 2023). Представленные в данной работе случаи отделения гликокаликса от тегумента цистакантов в промежуточных хозяевах нами описаны впервые.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

В целом, покровы взрослых скребней *A. tenuirostris* заметно отличаются от покровов изученных представителей класса Palaeacanthocephala более рыхлой организацией волокон войлочного-волокнистого слоя тегумента и слабым развитием сократительного аппарата в клетках субтегументальной мускулатуры, что характерно для представителей класса Eoacanthocephala, паразитирующих преимущественно у рыб.

У взрослого скребня *A. tenuirostris* обнаружены тонкие цитоплазматические связи между ядерными фрагментами тегумента. Это подтверждает уже имеющиеся

данные и дает основания использовать в дальнейшем термин «неполная фрагментация» вместо устоявшегося «фрагментация» применительно к процессу распада гигантских ядер тегумента на отдельные фрагменты. Процесс неполной фрагментации начинается на стадии средней акантеллы и продолжается до стадии цистаканта.

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

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

На стадии ранней акантеллы начинает формироваться наружный слой цисты. Крупные вакуоли мигрируют из глубины тегумента к его поверхности, сливаются с расширенными терминальными участками инвагинатов наружной плазматической мембраны тегумента, и их содержимое выделяется в просветы этих инвагинатов и, в дальнейшем, на поверхность тегумента. На стадии поздней акантеллы таким же образом из инвагинатов реализуется материал, формирующий внутренний слой цисты. На стадии цистаканта поверхность тегумента уже покрыта толстым слоем гликокаликса, который вплотную прилегает к внутреннему слою цисты, а инвагинаты наружной цитоплазматической мембраны сужены, и поперечно-полосатый слой тегумента приобретает характерный для взрослых скребней вид. Гликокаликс вместе с цистой может сбрасываться. Явление сбрасывания гликокаликса у цистакантов в промежуточном хозяине описано впервые.

Таким образом, морфология скребня *A. tenuirostris* соответствует таковой представителей класса Palaeacanthocephala, в частности рода *Acanthocephalus*, однако имеется ряд особенностей. Многие из них описаны впервые как для исследуемого вида, так и для представителей типа в целом.

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. Стенки половых органов 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 ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science, RSCI WoS:

1. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Особенности тканевой организации женской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 9. С. 963 – 974. <https://doi.org/10.31857/S0044513422070030>

Англоязычная версия: Davydenko T.V., Nikishin V.P. Features of the tissue organization of the female reproductive system of *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida) // Biology Bulletin. 2023. Vol. 50. No. 7. pp. 1556–1566. <https://doi.org/10.1134/S106235902307004X>

2. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Особенности организации тегумента у цистаканта и взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Биология внутренних вод. 2023. № 2. С. 164 – 172. <https://doi.org/10.31857/S0320965223020043>

Англоязычная версия: Davydenko T.V., Nikishin V.P. Features of the Organization of the Tegument in Cystacanth and Adult Acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941). Inland Water Biology. 2023. Vol. 16. No. 2. pp. 185–192. <http://dx.doi.org/10.1134/S1995082923020049>

3. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Неполная фрагментация гигантских ядер тегумента у акантелл скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida) // Паразитология. 2023. Т.57. № 4. С. 337 – 343. <https://doi.org/10.31857/S003118472304004X>

Англоязычная версия: Davydenko, T.V., Nikishin, V.P. Incomplete Fragmentation of Giant Tegument Nuclei in Acanthellae of *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida). *Biology Bulletin Reviews*. 2024. Vol. 14 (Suppl 2). pp. 87–90 <https://doi.org/10.1134/S2079086424700099>

4. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Сбрасывание толстого слоя гликокаликса у цистакантов скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaya – Achmerova, 1941) // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2023. № 6. С. 716–720. <https://doi.org/10.31857/S1026347023600103>

Англоязычная версия: Davydenko T.V., Nikishin V.P. Shedding of a thick layer of glycocalyx in cystacanth of the acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941). *Biology Bulletin*. 2023. Vol. 50. No. 6. pp. 1417–1421. <https://doi.org/10.1134/S1062359023602392>

5. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Тканевая организация мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida) // *Зоологический журнал*. 2023. Т. 102. № 11. С. 1217–1227. <https://doi.org/10.31857/S0044513423110041>

Англоязычная версия: Davydenko, T.V., Nikishin, V.P. Tissue Organization of the Male Reproductive System of the Acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida). *Biology Bulletin*. 2024. Vol. 51. pp. 1974–1983. <https://doi.org/10.1134/S1062359024700493>

6. **Davydenko T.V.**, Nikishin V.P. Cyst formation around *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala) in its intermediate host, the aquatic sowbug *Asellus hilgendorfi*. *Zoomorphology*. 2024. Vol. 143. No. 3. pp. 603–611. <https://doi.org/10.1007/s00435-024-00669-0>

7. Nikishin V.P., **Davydenko T.V.**, Skorobrekhova E.M. Morphological variety and mechanisms of formation of acanthocephalan cysts in intermediate host. *Journal of Helminthology*. 2025. Vol. 99:e49. <https://doi.org/10.1017/S0022149X25000306>

Статьи в сборниках:

1. **Климова Т.В.**, Никишин В.П. Первые данные о тканевой организации скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // *Систематика и экология паразитов. Труды центра паразитологии*. Т. XLVIII. Отв.ред.: С.О. Мовсесян. М.: 2014. С. 122 – 124.

2. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Организация женской и мужской половых систем скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // *Биоразнообразие паразитов. Труды Центра паразитологии / Т. L: Отв.ред.: С.О. Мовсесян. М.: 2018. С. 78 – 79.*

Тезисы и материалы конференций:

1. **Климова Т.В.**, Никишин В.П. Морфология скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala): результаты предварительных исследований // Новые знания о паразитах. Материалы V Межрегиональной научной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке»: 14 – 16 сентября 2015 г. Новосибирск: «Издательство Гарамонд», 2015. С. 59 – 60.
2. **Климова Т.В.**, Никишин В.П. Тканевая организация скребня *Acanthocephalus tenuirostris*: постановка задач // Всероссийская научная конференция «Чтения памяти академика К.В. Симакова». Магадан, 24 – 25 ноября 2015 г. Магадан: ООО «Типография», 2015. С. 140 – 141.
3. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Исследование половой системы самки скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Чтения памяти академика К.В. Симакова: Материалы докладов Всероссийской научной конференции. Магадан, 22 – 24 ноября 2017 г. / СВКНИИ ДВО РАН. – Магадан, 2017. – 300 с.
4. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Морфология пресомы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Международная научная конференция «Биологические проблемы Севера». Магадан, 18 – 22 сентября 2018 г.: сборник аннотаций. Магадан, 2018. 97 с.
5. **Давыденко Т.В.**, Никишин В.П. Первые данные о половой системе самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Материалы VI Съезда Паразитологического общества: Международная конференция. Ред. К.В. Галактионов. Санкт-Петербург: издательство «Лема», 2018. 298 с.
6. **Давыденко Т.В.** Сравнительная морфология тегумента скребня *Acanthocephalus tenuirostris* на разных этапах гистогенеза // Материалы конференции «Научная молодежь – Северо-Востоку России» 1 – 2 декабря 2022 г.
7. Никишин В.П., Скоробрехова Е.М., **Давыденко Т.В.** О новых находках в морфологии скребней и их взаимоотношениях с хозяевами: старые вопросы, новые ответы, открытия, интерпретации // Тезисы докладов VII Съезда паразитологического общества: итоги и актуальные задачи. 16 – 20 октября 2023. Петрозаводск. КарНЦ РАН. С. 236 – 237.
8. **Давыденко Т.В.** Механизм формирования цисты вокруг скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala) в промежуточном хозяине – водяном ослике *Asellus hilgendorfi* // Международная научная конференция «Биологические проблемы Севера». Магадан, 07 – 10 октября 2024 г. С. 76 – 77.