

Б.И. КУПЕРМАН

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ
НИЗШИХ ЦЕСТОД**



АКАДЕМИИ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
INSTITUTE OF BIOLOGY OF INLAND WATERS

B. I. KUPERMAN

**FUNCTIONAL
MORPHOLOGY
OF LOWER CESTODES**

**ONTOGENETIC
AND EVOLUTIONARY
ASPECTS**



LENINGRAD
Publishing house «N A U K A»
LENINGRAD BRANCH
1988

Б. И. КУПЕРМАН

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ
НИЗШИХ ЦЕСТОД

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ
И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ
АСПЕКТЫ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЦЕНТРАЛЬНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

Куперман Б. П. Функциональная морфология нижних цестод: Онтогенетический и эволюционный аспекты. — Л.: Наука, 1988. — 167 с. и 72 с. ил.

В книге обобщены результаты морфофункционального исследования основных систем органов большой группы плоских цестод — опасных паразитов рыб, промысловых животных и человека. Детально изучены ультраструктура, функции и закономерности развития тегумента, железистого аппарата, протоцефидальной и нервной систем цестод на каждой стадии их онтогенетического развития и в филогенезе. Показано участие тегумента в пищеварительно-транспортных, осморегуляторных, секреторных и экскреторных процессах; протоцефидальной системы — в распределительной функции, осуществляющей циркуляцию питательных веществ и метаболитов по телу червя с последующим выведением их через тегумент; железистого аппарата — в реализации жизненных циклов и в защитной функции. Рассмотрены пути эволюции жизненных циклов цестод как формы экологической адаптации к среде обитания.

Библиогр. 435 назв. Ил. 84. Табл. 5.

Ответственные редакторы

Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ, А. В. МОНАКОВ

Editors-in-chief

Y. I. POLJANSKI, A. V. MONAKOV

Рецензенты

В. Л. КОНТРИМОВИЧУС, В. Н. ЯКОВЛЕВ



К 2005000000-582
042(02)-88 274-87-III

© Издательство «Наука», 1988 г.

ISBN 5-02-025746-X

Ленточные черви (цестоды) — обширная глубоко специализированная группа червей, адаптированных к эндопаразитическому образу жизни. Хозяевами многочисленных видов цестод служат позвоночные животные всех классов. Этим определяется и очень большое практическое значение исследования цестод как паразитов человека, домашних животных, а также промысловых рыб. Постоянно огромная литература посвящена систематике, фаунистике и морфологии цестод, а также влиянию и терапии цестодозов. С тех пор как алектронная микроскопия широким фронтом вошла в биологические исследования, немало работ посвящено ультраструктуре и ленточных червей. В этом плане изучалась преимущественно вышние цестоды (отряд *Scolecophyllida*), тогда как название группы их изучены слабо. Между тем для решения ряда принципиальных вопросов сравнительной морфологии и эволюции цестод, а также форм паразито-хозяйских отношений на разных стадиях онтогенеза (а следовательно, и механизмов патогенного влияния на хозяина) настоятельно требовалось большее сравнительное электроно-микроскопическое (в сочетании с другими методами) исследование охватывающее не единичные виды, а представителей цестод крупных таксонов. Именно этому требованию удовлетворяет монография Б. И. Купермана, в которой охват материала очень широк. Монография основана на более чем 20-летних исследованиях автора, в которые были включены представители 6 отрядов так называемых низших цестод (отряды *Saurophylloidea*, *Pseudophylloidea*, *Tyranophryncha*, *Diphylloidea*, *Tetraphylloidea*, *Proteocephalidea*), причем лично автором изучены 34 вида. Материал по своему объему и глубине проработки, а бы сказано, впечатляющий, дающий автору основания для ряда важных и оригинальных обобщений морфофизиологического, а также филогенетического плана.

Характерной чертой исследования Б. И. Купермана является стремление связать электроно-микроскопические картины с функцией, для чего им применены ряд физиологических методов. Так, всестороннее изучение покровов цестод (так называемого тегумента) позволило автору показать, что покровы ленточных червей представляют собою уникальной сложности с многообразными функциями: барьерно-защитной, пищеварительно-абсорбционной, опорной, секреторной, экскреторной и осморегуляторной. Тегумент является метаболически активной тканью, способной осуществлять ряд важных физиологических и биохимических процессов, которые составляют сущность взаимоотношений между цестодами и их хозяевами.

Оригинальные те выводы, к которым приходит автор в отношении функций протонефридального аппарата. Автор убедительно доказывает, что функция протонефридальной системы цестод состоит не только, вернее, не столько в экскреции и осморегуляции, сколько в распределении и циркуляции веществ по телу червей. Здесь происходит как бы частичная смена функций протонефридальной системы, что связано с глубокой адаптацией к хозяину и с относительно крупными размерами ленточных червей. Столь не детально в монографии рассматриваются и другие системы органов цестод.

Особо следует обратить внимание читателя на многочисленные иллюстрации, составленные существенно важную часть монографии. Электронограммы, в большом количестве приведенные в книге, показывают, что автор прекрасно владеет методами электронной микроскопии, которые положены в основу исследования.

Автор подходит к изучению цестод как зоолог широкого профиля, как исследователь, интересующийся вопросами закономерностей эволюционного процесса. Рассуждая в этом плане пути эволюционного развития цестод, автор вполне, как нам кажется, справедливо утверждает, что ленточные черви и в настоящее время идут по пути биологического прогресса, чему способствуют глубокое и многочисленное адаптации, затрагивающие почти все стороны организации этих червей.

Монография Б. И. Купермана не ориентирована специально на гельминтологов-цестодологов. Она представляет бесспорный интерес для широкого круга зоологов и паразитологов, интересующихся общими проблемами становления и эволюции паразитизма.

Важной положительной стороной работы является также и то, что автор не ограничивается исследованием организации половозрелых червей. Он изучил также и личиночные стадии, что позволяет рассматривать особенности тканевой организации цестод в их онтогенетическом развитии. Б. И. Куперман не рассматривает цестод изолированно от других групп плоских червей, как свободнживущих, так и паразитических. Это дает возможность представить пути возникновения особенностей тканевой организации цестод в эволюционно-филогенетическом аспекте.

Все сказанное выше в этом кратком предисловии позволяет рекомендовать монографию Б. И. Купермана широкому кругу паразитологов и зоологов и расценить ее как весомое событие в изучении плоских червей.

Ю. И. Полянский

Цестоды — наиболее специализированная группа паразитических плоских червей, в морфологии, биологии и жизненных циклах которых ярко выражены черты адаптации к двойственной среде обитания — организму хозяина (среда I порядка) и окружающей его внешней среде (среда II порядка). Принципиально иной способ адаптации цестод к своеобразной внешней среде — живому организму (по сравнению со свободноживущими плоскими червями) является причиной различий в таких важных физиологических процессах, как питание, дыхание, размножение, осморегуляция, экскреция и др. Это нашло отражение и в структурных и функциональных преобразованиях ряда систем органов цестод — покровных тканях, протонефридальной, нервной и других системах.

Сведения о механизмах, лежащих в основе морфофункциональных и экологических адаптаций ленточных червей к паразитизму, чрезвычайно важны для понимания путей эволюции данной группы, положения ее в системе плоских червей и взаимоотношений цестод с их хозяевами. Сравнительно-морфологический анализ цестод и представителей плоских червей других классов (турбеллярии, моногенеи, асидогастриды, трематоды) позволяет проследить эволюцию основных систем органов в филогенезе.

Наряду с тем, что изучение ленточных червей необходимо для решения многих общепаразитических вопросов, исследование этой группы гельминтов играет важнейшую роль в жизни и хозяйственной деятельности человека. Данные о функциональной морфологии цестод имеют существенное значение для медицины и ветеринарии, так как лежат в основе разработки целенаправленных мер борьбы с этими опасными гельминтами и вызываемыми ими заболеваниями.

За два последних десятилетия благодаря успехам электронной микроскопии получено много новых данных об ультратонкой организации цестод. Работы в этом направлении, посвященные в основном изучению покровных тканей (тегументу), проводились преимущественно на представителях высших цинклофаллидных цестод (обзоры: Lee, 1966, 1972; Smyth, 1972; Lumsden, 1975b; Краснощенок, 1979, и др.). Исследование покровов низших цестод осуществлялось недостаточно: у ограниченного числа видов на отдельных стадиях онтогенеза — личиночных или взрослых. Другим важным системам и органам низших цестод уделено значительно меньше внимания. При этом несмотря на наличие морфологических описаний отдельных структур и органов многих представителей цестод вопросы их функциональной морфологии разработаны чрезвычайно слабо. Имеются лишь немногочисленные обзоры, посвященные этим вопросам (Smyth, 1972; Slais, 1973). Таким образом, характеристика функциональной морфологии основных систем органов низших цестод с использованием современных методов исследования необходима.

Следует отметить, что низшие цестоды распространены чрезвычайно широко и охватывают все отряды ленточных червей, кроме отряда Cyclophyllidea. Эти гельминты обитают в организме морских, пресноводных и наземных животных, связанных с водной средой.

Работа выполнена на большой группе низших цестод, относящихся к 6 отрядам: Pseudophyllidea, Trypanorhyncha, Diphyllidea, Tetrphyllidea, Caryophyllidea, Proteocephalidea (см. приложение). Кроме того, нами была исследована ультраструктура покровов турбеллярий *Monocelis* sp. (отряд Seriata) и трех видов низших моногеней — *Dactylogyrus extensus*, *Tetraonchus monenteron*, *Ancyrocephalus paradoxus*. При проведении исследования мы ставили своей

задачей изучить морфофункциональные основы адаптации ряда систем органов низших цестод к паразитизму. С этой целью выявлены основные закономерности становления и этапы развития покровных тканей, железистых аппаратов, протонефридиальной и нервной систем низших цестод в процессе их онтогенеза. Для выяснения функциональной значимости этих систем в реализации важных метаболических процессов, определяющих сложные отношения между паразитом и хозяином, был использован комплексный подход, в котором сочетались морфологические (сканирующая и трансмиссионная электронная микроскопия, гистология, гистохимия), а также некоторые физиологические и биохимические методы исследования. В результате получены новые данные о смене функций некоторых систем органов цестод. Экспериментально показано, что тегумент наряду с барьерно-защитной, пищеварительно-абсорбционной и опорной выполняет секреторную, осморегуляторную и экскреторную функции. Протонефридиальная система становится частично распределительной, обеспечивая циркуляцию питательных веществ и метаболитов по телу червей с последующим выведением их через тегумент. Железистый аппарат способствует осуществлению жизненных циклов и участвует в защите цестод от воздействия хозяина.

Настоящая монография представляет собой первую попытку всесторонне охарактеризовать функциональную морфологию основных систем органов большой группы цестод. Книга базируется на анализе мировой литературы и многолетних исследованиях автора, посвятившего изучению цестод два последних десятилетия. Хочу надеяться, что работа окажется полезной для развития дальнейших исследований этой весьма интересной в теоретическом и важной в практическом отношении группы гельминтов и будет представлять интерес не только для паразитологов и зоологов, но и специалистов в области медицины и ветеринарии.

Польаюсь случаем выразить свою глубокую признательность всем тем, кто способствовал появлению этой книги. С чувством глубокой благодарности и вспоминаю своего учителя акад. Б. Е. Быховского, который проявлял постоянную заинтересованность в завершении этой работы. Искренне признателен С. С. Шульману за многолетнюю дружескую поддержку и постоянные консультации. От души благодарен коллегам, принявшим участие в проведении совместных работ, и сотрудникам кабинета электронной микроскопии за активное содействие в подготовке рукописи к печати. Сердечно признателен Е. И. Матей и В. Е. Матей за неоценимую помощь в выполнении и оформлении работы. Автор искренне благодарен Т. А. Гипецкой, А. А. Добровольскому, В. Л. Коштримавичусу, Ю. И. Полянскому и А. А. Спасскому за критические замечания и ценные советы при чтении рукописи. Особая благодарность — дирекции Института биологии внутренних вод АН СССР за содействие и предоставленную возможность проведения этой работы.

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ НИЗШИХ ЦЕСТОД В ОНТОГЕНЕЗЕ

Цестоды (класс ленточных червей) — высокоспециализированные организмы, в биологии и морфологии которых проявляются многие важные черты адаптации к паразитическому образу жизни. Наиболее характерный пример этому — сложноорганизованные покровные ткани (тегумент) цестод, отличающиеся от тегумента других паразитических плоских червей рядом особенностей. В отличие от покровов большинства других животных тегумент цестод выполняет не только защитную и опорную, но и секреторную, экскреторную, осморегуляторную и, что особенно важно, пищеварительно-абсорбционную функцию, возникновение которой связано с утратой пищеварительной системы. Покровы осуществляют ряд физиологических и биохимических процессов, лежащих в основе сложных взаимодействий между цестодами и их хозяевами. Соответственно тегумент рассматривается как единственная метаболически активная ткань, способная обеспечить молекулярный обмен между паразитом и хозяином (Smyth, 1972).

К настоящему времени описанию архитектоники поверхности тела цестод посвящено много работ, которые легли в основу ряда обзоров (Lee, 1972; Smyth, 1972; Lumsden, 1975b; Краснощеков, 1979). Однако большинство из них выполнено на отдельных стадиях развития — взрослой или личиночной и на ограниченном числе видов (преимущественно высшие цестоды). Дальнейшие перспективы в этом направлении заключались в изучении генезиса и эволюции покровных тканей в онтогенезе; в выявлении основных закономерностей их формирования у представителей цестод разных групп; в исследовании структурных и функциональных преобразований тегумента на разных этапах онтогенеза в результате изменения их экологии при смене хозяев и локализации; в детальном выяснении морфофункциональной дифференциации покровов отдельных участков тела цестод; в сравнительно-морфологическом сопоставлении тегумента цестод разных систематических групп; в углубленном изучении функциональной роли покровных тканей. Несомненный интерес представляет также сравнительный морфофункциональный анализ покровных тканей цестод и представителей других классов плоских червей (как паразитических, так и свободновживущих).

Решению этих вопросов и было посвящено наше исследование, проведенное на 35 видах низших цестод — представителей отрядов: Pseudophyllidea, Diphylloidea, Tetracanthocephala, Tetraphyllidea, Caryophyllidea, Proteocephalidea и Proteocephalidea изучены на всех этапах онтогенеза. Для сравнения с цестодами нами была исследована ультраструктура покровов турбеллярий одного вида и монотемей трех видов. Ниже приводятся собственные данные и сведения, приведенные в литературе, касающиеся ультраструктурной организации тегумента и связанных с ним структур у цестод и плоских червей других групп.

1.1. УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ОБОЛОЧЕК И ОНКОСФЕРЫ КОРАЦЦИИ

Формирование тегумента и связанных с ним структур происходит в период развития онкосферы в процеркоид в полости тела первого промежуточного хозяина (Гимозеев, Куверман, 1967, 1968, 1972, 1973; Grammelvedt, 1973; Lumsden et al., 1974; Euzet, Mokhtar-Masmouri, 1978). В связи с этим большой интерес

представляет детальное изучение ультраструктуры личинок цестод на ранних этапах их онтогенеза. Вопросы эмбрионального развития и ультраструктуры яиц высших цестод в отличие от низших разработаны значительно позднее (Ogren, 1962, 1968; Morseth, 1965; Rybicka, 1966, 1972, 1973; Coil, 1967, 1979; Pence, 1967, 1970; Collin, 1968, 1969, 1970; Swiderski, 1976; Furukawa et al., 1977; Fairweather, Threadgold, 1981; Gabrion, 1982; Chew, 1983, и др.).

1.1.1. ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ОБОЛОЧКИ

Рассмотрим вначале основные черты строения эмбриональных оболочек циклофиллидных цестод, основываясь на данных указанных выше авторов. В обозначении оболочек нами использована терминология, предложенная Рыбичкой (Rybicka, 1966, 1972).

Эмбрион *Cyclophyllidea* окружают три основные оболочки различного происхождения: 1 — капсула (скорлуповая оболочка), 2 — наружная эмбриональная и 3 — внутренняя эмбриональная оболочки. Скорлуповая оболочка в виде тонкого наружного слоя образуется за счет секрета желточных клеток путем откладки материала на внутренней поверхности капсулы. Существует предположение, что материал скорлупы секретируется либо в наружной оболочке, либо в матке червей. В отличие от псевдофаллидных цестод у большинства циклофиллидных яйцевая скорлупка тонкая, мягкая, часто разрушается и не играет существенной роли в защите развивающегося эмбриона. Лишь у некоторых видов она имеет плотную структуру.

Основные эмбриональные оболочки высших цестод — наружная и внутренняя — образованы разными группами клеток и представлены синацитиальными цитоплазматическими слоями. Каждая оболочка ограничена плазматическими мембранами. Наружная оболочка образуется путем слияния макромеров, отделившихся от поверхности эмбриона. Она представляет собой узкий слой, в цитоплазме которого содержится гранулярный материал, гликоген, рибосомы и митохондрии. Гистохимические исследования указывают на то, что наружная оболочка выполняет важную функцию в питании и защите эмбриона. В дальнейшем ее поверхностный слой у некоторых видов (*Moniezia expansa*) сильно уплотняется, образуя твердый покров, состоящий из кератина. У цестод (Taeniidae) она дегенерирует и полностью исчезает. Капсула и наружная оболочка у большинства циклофиллидных цестод сохраняется на протяжении развития яиц, но утрачивается, когда они попадают во внешнюю среду. Внутренняя эмбриональная оболочка формируется почти одновременно с наружной на счет другой группы макромеров, отделившихся от поверхности развивающегося эмбриона и окружающих его толстым синацитиальным слоем. Дальнейшая дифференцировка этой оболочки приводит к образованию в ней двух слоев — эмбриофора и онкосферной мембраны. Первоначально эмбриофор формируется под наружной плазматической мембраной и состоит из коротких блоков, которые затем сливаются и увеличиваются в объеме, образуя сплошную ленту из материала высокой электронной плотности.

Эмбриофор сформирован из белковых структур, часто кератина, что показано с помощью гистохимических методов. На синтез белка в цитоплазме внутренней оболочки у цестод некоторых видов (*H. nana*) указывает присутствие гранулярного ретикулума и обилие свободных рибосом и полирибосом. У ряда видов циклофиллид (*Diphylidium caninum*, Taeniidae) эмбриофор разрастается внутрь и заполняет базальную часть внутренней оболочки, окружая эмбрион. При этом он сильно уплотняется, приобретает твердость и становится основным защитным образованием яйца. В цитоплазме внутренней оболочки содержится множество рибосом, частиц глуконена, митохондрия, липидные тела и отдельные ядра. Онкосферная мембрана возникает в результате расслоения базальной части внутренней оболочки. При этом от последней отделяется тонкий слой, представляющий регулярную расположенными гранулами высокой плотности и ограниченный на обеих поверхностях пластинами. В целом онкосферная мембрана имеет вид темноокрашенной пластинки, чем существенно отличается от обычной плазматической мембраны. Она обволакивает онкосферу, функционируя

как защитный слой после исчезновения эмбриофора. Благодаря развитию эмбриофора и отсутствию свободноплавающего корацидия в жизненном цикле большинство высших цестод смогло оторваться от водоемов, освоить сушу и расширить круг первых промежуточных хозяев за счет представителей беспозвоночных и позвоночных. В связи с этим особенности развития высших и низших цестод на ранних этапах онтогенеза значительно отличаются.

Эмбриональное развитие низших цестод изучено значительно слабее, чем высших. Полное развитие зародыша в яйце у большинства Pseudophyllidea (Diphyllbothrium, Bothrioccephalus, Triaenophorus, Ligulidae и др.) протекает в водной среде под защитой толстостенной яйцевой скорлуповой оболочки и лишь у немногих (виды рода Eubothrium) — в матке червей, как у протеоцефалидных и циклофаллидных цестод. Наружная эмбриональная оболочка у Pseudophyllidea формируется в результате обособления нескольких крупных клеток (макромеров) от поверхности эмбриона и вместе с желточным материалом окружает его в виде толстого цитоплазматического слоя. Гистохимически показано, что желточный материал содержит белки (Brand, 1952; Johri, 1957) и образует запасы резервных питательных веществ. Следовательно, в процессе эмбриогенеза наружная оболочка цикло- и псевдофаллидных цестод выполняет сходную функцию. Однако клетки наружной оболочки псевдофаллид рано дегенерируют, желточный материал быстро расходуется, и к моменту полного формирования эмбриона в яйце эта оболочка выражена весьма слабо.

Внутренней эмбриональной оболочке циклофаллидных цестод у Pseudophyllidea соответствует по своему происхождению своеобразная оболочка, несущая на своей наружной поверхности реснички, что принципиально отличает эти две группы цестод.

Сформировавшаяся под защитой скорлуповой оболочки ресничная личинка — корацидий выдвигается из яйца и попадает в воду. В процессе выдвигания корацидия наружная оболочка отслаивается и остается в яйце, а внутренняя, снабженная ресничками оболочка у свободноплавающего корацидия становится по своему положению наружной, что вносит определенную путаницу в терминологию. Поэтому в дальнейшем мы будем именовать ее ресничной оболочкой корацидия. Корацидий — свободноживущая ресничная расселительная личинка, характерная для жизненных циклов большинства цестод отряда Pseudophyllidea, многих представителей Tetraphyllidea и Trypanorhyncha, тесно связанных в своем развитии с водной средой. Корацидии обеспечивают распространение инвазионного начала и заражение первых промежуточных хозяев — ракообразных, которое происходит пассивно в результате поедания ими личинок.

Первые и наиболее полные сведения об эмбриональном развитии некоторых псевдофаллидных цестод и о строении их корацидиев на светооптическом уровне получены в конце прошлого и начале этого века (Schauinsland, 1885; Vogel, 1890; Michajlow, 1933). Несмотря на детальность и тщательность этих работ, возникла необходимость в уточнении многих особенностей структуры корацидия и его оболочек с использованием современных методов исследования и расширением круга изучаемых видов из разных отрядов низших цестод. К настоящему времени ультраструктура корацидия известна лишь для псевдофаллидных цестод трех видов: *T. nodulosus* (Тимофеев, Куперман, 1967), *D. dendriticum* (Grammeltvedt, 1973) и *Spirometra mansonioides* (Lumsden et al., 1974). Учитывая это, мы исследовали ультраструктуру яиц со сформированными зародышами у видов *Eubothrium rugosum*, *Bothrioccephalus achelognathi* (отряд Pseudophyllidea), *Proteocephalus osculatus* (отряд Proteocephalidea) и свободноплавающих корацидиев цестод *Triaenophorus crassus*, *T. nodulosus*, *Diphyllbothrium latum*, *B. achelognathi* (отряд Pseudophyllidea) и *Grillotta erinaceus* (отряд Trypanorhyncha).

Развитие инвазионных яиц *E. rugosum* завершается в матке червей, где образуются онкосфера и эмбриональные оболочки. Яйца не имеют крышечки, средний размер их 109×65 мкм (Куперман, 1978а). Яйцевая скорлуповая оболочка сравнительно тонкая (0,2 мкм), эластичная, прозрачная и состоит из электронно-плотного гомогенного материала (рис. 1)¹. Непосредственно под

¹ Оригинальные электрограммы помещены в конце книги, схемы — в тексте по ходу иллюстраций.

скорлупной ленте цитоплазматическая мембрана наружной оболочки, повторяющая ее изгибы. Наружная оболочка на стадии окончательного формирования амриона дезинтегрирована и представлена тонким слоем остаточного гранулярного материала, лежащего между мембраной и скорлупой. К наружной плотно прилегает внутренняя оболочка в виде тонкого цитоплазматического синцитиального слоя. В отличие от других псевдофилидных цестод внутренняя оболочка *E. gideonii* полностью лишена ресничек. В ее цитоплазме обнаружен толстый фиброзный тяж из плотно упакованных волокон, который проходит по всей толщине оболочки — от наружной до внутренней мембраны, образуя крупные маглы и складки. Этот тяж несколько напоминает эмбурион циклофилидных цестод (Rybicka, 1972, и др.).

Цитоплазма оболочки наполнена гранулами α -гликогена, свободными рибосомами, содержит крупные липидные тела и много небольших округлых митохондрий с пластинчатыми кристами. Под волокнистым слоем в базальной части оболочки расположены отдельные крупные ядра. Нижняя граница внутренней оболочки четко отделена плазматической мембраной от энтодермы (рис. 1, в).

Сравнительное исследование ультраструктуры яйца (рис. 2) со сформированным зародком у *B. acheilognathi* и вышедших свободноплавающих корацидиев цестод этого же вида позволило нам проследить изменения, происходящие в эмбриональных оболочках после выхода личинок из яйца и пребывания их в водной среде. Яйцо *B. acheilognathi* размером $(0.44-0.49) \times (0.22-0.27)$ мкм снабжено крышечкой (Протасова, 1977). Скорлуповая оболочка, покрывающая яйцо, представляет собой толстый электронно-плотный однородный слой толщиной 1 мкм. Небольшое пространство между скорлупой и наружной оболочкой заполняет гранулярный материал типа гликогена.

Наружная оболочка слабо развита и представлена узким цитоплазматическим слоем, ограниченным мембранами. Слой оболочки следует за скорлупой, образуя иногда небольшие расширения. Цитоплазма оболочки содержит частицы гликогена, единичные митохондрии, мелкий гранулярный материал (рис. 2, а, б). Внутренняя оболочка — толстый синцитиальный цитоплазматический слой, наружная поверхность которого несет реснички. Между ресничками расположены многочисленные регулярно повторяющиеся микроворсинки. Микроворсинки и реснички покрыты поверхностной плазматической мембраной. Возможно, микроворсинки увеличивают абсорбирующую поверхность на стадии развития эмбриона в яйце. У свободноплавающих корацидиев микроворсинки сохраняются, но, по-видимому, не функционируют. Цитоплазма оболочки с плотным матриксом содержит многочисленные митохондрии, крупные липидные тела, хорошо развитый аппарат Гольджи и большое количество гликогенного материала (рис. 2, а, в). Липидные тела полигональной формы, средней плотности, одиночные или в виде скоплений, заполняют значительную часть оболочки. Между ними цитоплазма насыщена частицами α -гликогена в виде розеток. Внутренняя оболочка снизу подстилается сильно извитой мембраной, которая упакована в форме сложной складчатой структуры и расположена между оболочкой и энтодермой (рис. 2, а, б). Плазматическая мембрана утолщена за счет мелкого гранулярного материала, откладывающегося на ее поверхности. Следует подчеркнуть, что в цитоплазме внутренней оболочки *B. acheilognathi* нами не обнаружено образований, аналогичных эмбриону высших цестод.

Изучение ультраструктуры свободноплавающего корацидия *B. acheilognathi* (рис. 3, а—в) показывает, что наружная оболочка его остается в скорлупе яйца в процессе вылулления, тогда как внутренняя оболочка, снабженная ресничками, становится наружной. Как уже указывалось, мы называем эту оболочку ресничной. Матрикс цитоплазмы ресничной оболочки в 1-е сут жизни корацидия в воде остается плотным за счет высокого содержания в ней гликогена. На 2-е сут оболочка заметно просветляется в связи со значительным уменьшением количества частиц гликогена. Большое число крупных липидных тел высокой электронной плотности заполняет ресничную оболочку. Кроме того, в ней появляются прозрачные вакуоли, размер и количество которых на 2-е—3-и сут после вылулления увеличиваются. Слой ресничной оболочки расширяется в 2—3 раза вследствие ее вакуолизации. Как показало изучение ультраструктуры кор-

циев *T. nodulosus* (рис. 3, з) и *T. crassus* (рис. 3, б), ресничная оболочка млекопитающих корацидий представлена компактным синцитиальным цитоплазматическим слоем средней толщины. Наружная плазматическая мембрана, покрывающая этот слой, несет на своей поверхности реснички, обеспечивающие передвижение личинок. Реснички покрывают корацидий равномерно. На переднем конце они образуют пучок длиной 35—40 мкм, определяющий направление движения личинки, на заднем конце длина ресничек значительно меньше — 10—15 мкм (Куперман, 1973).

Реснички обычного строения, покрыты плазматической мембраной (рис. 5). На поперечном срезе в средней части они имеют набор микротрубочек по схеме 9 · 2. Способы прикрепления ресничек у изученных корацидиев сходны. Основные реснички связаны с базальным телцем, развитым у корацидиев разных видов в различной степени. У корацидиев *D. latum* и *G. erinaceus* от базального тела отходят длинные поперечно-полосатые корневые нити (рис. 5, з; 6, в). Аналогичный способ прикрепления ресничек имеет место у *D. dendriticum* (Grammel-vedt, 1973). Следует иметь в виду, что количество ресничек на поверхности исследуемых корацидиев намного меньше, чем у свободноплавающих, поскольку при фиксации они в значительной мере выпадают. Впервые в ресничной оболочке на переднем конце корацидия *D. latum*, как и у *T. nodulosus* и *G. erinaceus*, были обнаружены единичные севсаллы (рис. 5, з; 6, а, б). У корацидиев *T. nodulosus* и *T. crassus* вскоре после вымывания ядра в синцитиальном слое цитоплазмы ресничной оболочки четко выражены и присутствуют в большом количестве, что реже наблюдается на 2-е—3-и сут их жизни. Существуют данные (Michajlow, 1933), что число их в ресничной оболочке *T. nodulosus* достигает 30. Они округлой, овальной или полигональной формы и содержат несколько ядрышек, плотные гранулы и скопления глыбок хроматина (рис. 3, з). Через 1—2-е сут после вымывания наблюдается сильная вакуолизация оболочки. Вакуоли увеличиваются в размерах и заполняют весь ресничный слой корацидия. Затем они сливаются и образуют обширные полости, имеющие на срезах овальную или многоугольную формы. Размеры корацидиев *T. nodulosus* в течение жизни увеличиваются вдвое (от 50—60 до 100—120 мкм) вследствие хорошей проницаемости поверхностной мембраны, набухания и вакуолизации ресничной оболочки (Куперман, 1973).

Наряду с ресничками на поверхности ресничной оболочки корацидиев *T. nodulosus* и *T. crassus*, как и у *B. aeheliognathi*, обнаружены короткие микроворсинки булавовидной формы, покрытые плазматической мембраной. У млекопитающих корацидия *T. nodulosus* под наружной плазматической мембраной расположен сплошной фибриллярный слой, содержащий большое число электронно-плотных округлых тел, ограниченных мембраной. По своей структуре и, вероятно, по функции этот слой не гомологичен эмбриофору циклофилидных цестод. Под этим слоем цитоплазма более разрежена и включает мелкие гранулы гликогена, свободные рибосомы, крупные округлые липидные включения, митохондрии (рис. 3, з). Ресничную оболочку снизу ограничивает слабо развитая мембрана, почти соприкасающаяся с поверхностной мембраной оксосферы.

По нашим данным ультраструктура ресничной оболочки корацидия *D. latum* (рис. 4) имеет некоторые черты, отличающие ее от таковой других псевдофилидных цестод. У молодых корацидиев *D. latum* ресничная оболочка состоит из единого синцитиального цитоплазматического фибриллярного слоя, который затем расслаивается на две части. Под наружной мембраной оболочки расположена дистальная часть этого слоя, содержащая множество электронно-плотных округлых тел, сходных с таковыми корацидия *T. nodulosus*. Многие из них лежат близко к поверхностной мембране. Внутренняя часть фибриллярного слоя находится в базальной части оболочки, которую ограничивает складчатая мембрана. Она отделена от оболочки и заполняет пространство между ней и оксосферой. Между наружным и внутренним фибриллярными слоями образуется широкое просветленное пространство, содержащее большое число мелких митохондрий, липидные тела средней электронной плотности и многослойные известные мембранные образования типа ламеллярных тел. Эти тела встречаются также между ресничной оболочкой и отделившейся от нее мембраной. Наружный и внутренний слои ресничной оболочки соединяются в некоторых участ-

нах поперечными тяжами. Фибриллярные слои насичены большим количеством свободных рибосом. В ресничной оболочке корацидий *D. latum* нами обнаружен единственный рецептор (рис. 5, з).

Структура ресничной оболочки *D. latum* в основном сходна с таковой у близких ему видов *D. dendriticum* (Grammeltvedt, 1973) и *Spirometra mansonioides* (Lumsden et al., 1974), но имеет свои отличительные особенности. На поверхности оболочки у *S. mansonioides* имеются булавовидные микроворсинки, не выявленные нами у *D. latum*. У *S. mansonioides* отсутствуют электронно-плотные тела в зоне, прилегающей к наружной мембране ресничной оболочки, наблюдаемые нами у *D. latum* и *D. dendriticum* (Grammeltvedt, 1973). В цитоплазме ресничной оболочки (близко к ее базальной части) у *S. mansonioides* обнаружен толстый фибриллярный пучок, который можно сравнить с эмбриоформом гимеволепидидных цестод (Lumsden et al., 1974). Цитоплазма ресничного слоя у организмов этого вида наполнена частицами α -гликогена и липидными телами, содержит крупные митохондрии.

Ультраструктура корацидия *Grillotia erinaceus*, представителя другого отряда цестод — Трупагофунсча, впервые исследованного нами, имеет определенные черты сходства с таковой у псевдофилидных цестод (рис. 6). Оксифера окружает ресничная оболочка, ограниченная плазматическими мембранами. Наружная поверхность ее несет реснички и многочисленные микроворсинки, как у большинства псевдофилид. Реснички с обычным осевым комплексом микротрубочек у основания прикреплены к базальному телу, от которого отходит длинная корневая нить с поперечной истерченностью. Цитоплазматический синаптий ресничной оболочки у *G. erinaceus* неоднороден. В верхней части его под наружной мембраной проходит фибриллярный слой средней плотности, содержащий большое число электронно-плотных овальных тел, ограниченных мембраной. Под этим слоем цитоплазма сильно разрежена и содержит крупные округлые липидные тела, митохондрии, мелкий фибриллярный материал. Ресничная оболочка ограничена снизу мембраной, образующей извитые причудливые контуры.

Характерной особенностью корацидиев *G. erinaceus* является наличие на их переднем конце в ресничной оболочке одиночной сенсиллы, аналогичной таковой у личинок *D. latum*, ранее у корацидиев не наблюдаемой. Жгут погружен в булавовидное расширение, образованное складкой ресничной оболочки, содержащей везикулы (рис. 5, з; 6, а, б).

Таким образом, изучение ультраструктуры ресничной оболочки корацидиев цестод отрядов Ресифорхиллидея и Трупагофунсча дает основание заключить, что общий план строения ее у цестод этих групп принципиально сходен, хотя для каждого из них свойственны свои особенности. Наряду с ресничками на поверхности плазматической мембраны ресничной оболочки корацидиев *T. nodulosus*, *T. crassus*, *B. achellognathi* и *G. erinaceus* присутствуют короткие микроворсинки булавовидной формы, плазмалемма которых иногда связана с надмембранной структурой — гликокаликсом. Аналогичные микроворсинки описаны у корацидиев *Spirometra mansonioides* (Lumsden et al., 1974).

У всех исследованных корацидиев ресничная оболочка в базальной области ограничена сложной мембранной системой, изгибы и складки которой заполняют пространства между оболочкой и оксиферой. Особенно отчетливо мембрана выражена у свободноплавающих корацидиев на 2-е—3-и сут, когда ресничная оболочка набухает, сильно вакуолизируется, расширяется, а мембрана отделяется от нее. У личинки *B. achellognathi*, исследованных в явце до выкутления, мембрана плотно упакована и образует складчатую структуру. У плавающего в воде корацидия разветвленные отростки мембраны часто приближаются к поверхности оксиферы и даже вплотную прилегают к ней. Несмотря на это, нам не удалось наблюдать связи между ответвленными мембраны, ограничивающими базальную часть ресничного слоя, и поверхностью оксиферы. Они расположены независимо друг от друга (рис. 7, 8). Это дает возможность оксифере совершать активные сокращения в корацидии. Следовательно, корацидий псевдофилидных и трипанорхидных цестод состоит из двух самостоятельных автономно функционирующих образований — ресничной оболочки и оксиферы, что ранее не было отмечено. Ресничная оболочка обеспечивает главным образом

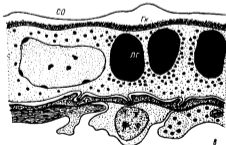
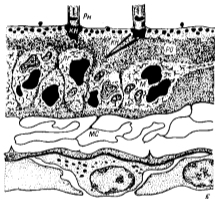
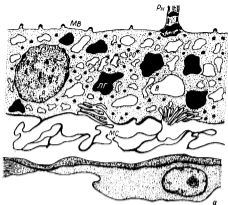


Рис. 7. Схема строения оболочек цестодов *Bothriocerhalus*, *Trisemorhynchus* (а), *Diphyllobothrium* (б) и личинки *Proteocerhalus* (в).

локомоторную функцию, а также защитную по отношению к онкосфере, играя роль амортизирующей системы. Благодаря самостоятельному независимому существованию этих образований значительное увеличение ресничной оболочки

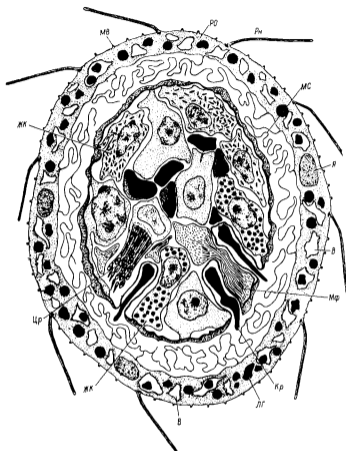


Рис. 8. Схема строения корацидиев отряда Pseudophyllidea.

корацидиев и последующий разрыв ее не приводят к гибели онкосферы. При попадании в кишечник циклопов ресничная оболочка корацидия разрушается. В ряде случаев, однако, остатки мембраны сохраняются и окружают онкосферу, предохраняя, вероятно, ее от действия пищеварительных ферментов кишечника первого промежуточного хозяина.

У корацидиев *T. nodulosus*, *D. latum*, *D. dendriticum* и *G. erinaceus* в слое цитоплазмы ресничной оболочки содержится электронно-плотные тела, лежащие под наружной мембраной. У большинства молодых корацидиев отмечено большое скопление гликогена в ресничной оболочке. Судя по тому, что в оболочке корацидиев выявлены фосфолипиды (Grabiec et al., 1965), можно предположить, что электронно-плотные тела связаны с ними и вряду с полисахаридами служат источником энергии, обеспечивающей движение ресничек личинки. Живущая в воде ресничная личинка не питается и передвигается, используя запас энергетических веществ. Продолжительность жизни корацидиев в воде при температуре 18–20 °C — 3 сут. У личинок на 3-й сут жизни полисахариды исчезают и значительно уменьшается количество фосфолипидов. Запасами этих веществ и темпом их расходования, связанного с температурой, определяется длительность жизни корацидиев.

Изменения в ультраструктуре ресничной оболочки корацидия *D. latum* в течение жизни заметно отличается от изменений ультраструктуры других исследованных цестод. В наружном слое корацидиев вакуолизация не наблюдается. Формирование больших пространств в оболочке у *D. latum* происходит путем расслоения фибриллярного слоя цитоплазмы. В отличие от других исследованных цестод у корацидиев *Triaelophorus* в синцитиальном слое цитоплазмы сохраняется значительное количество ядер разной формы.

Сведения о строении эмбриональных оболочек и онкосфер цестод отряда *Proteocephalida* на светоптическом уровне весьма ограничены (Essex, 1927; Freeman, 1964; Фрезе, 1965; Аликниева, 1982). По данным этих авторов вокруг онкосферы *Proteocephalus* имеются три оболочки: наружная, средняя (зернистая) и внутренняя.

Нами исследована ультраструктура эмбриональных оболочек и онкосферы представителя протеоцефалидных цестод — *P. oculatus* (рис. 9). Наружная оболочка при попадании яиц в воду набухает и разрывается. Мы наблюдали тонкую извитую оболочку с небольшими электронно-плотными образованиями на поверхности, окружающую онкосферу. Онкосферу покрывает синцитиальная внутренняя эмбриональная оболочка в виде цитоплазматического слоя большой толщины. Реснички на поверхности ее отсутствуют. Наружная плазматическая мембрана, ограничивающая ее, покрыта на всем протяжении прочно связанным с ней слоем гликокаликса.

Внутренняя эмбриональная оболочка содержит митохондрии, вакуоли, свободные рибосомы, крупные липидные включения, многочисленные гранулы α-гликогена в виде розеток и обособленные ядра. Через сутки пребывания в воде происходит изменение структуры оболочки яиц: митохондрии уменьшаются в размерах, кристы в них исчезают, количество гранул гликогена уменьшается, матрикс цитоплазмы просветляется. Внутренняя оболочка плотно прилегает к онкосфере. Оболочку ограничивает мембрана, не образующая складок, характерных для псевдофиляридных цестод. На некоторых участках между внутренней оболочкой и онкосферой образуются небольшие полости (рис. 9, а, б). Общий план строения внутренней эмбриональной оболочки и ультраструктурные особенности ее у *P. oculatus* сходны с псевдофиляридными цестодами (см. сформированный эмбрион в яйце *B. acheilognathi*). Лишь у первых отсутствуют реснички. Структур, сходных с эмбриофором и онкосферной мембраной, у протеоцефалидных цестод не выявлено.

Таким образом, результаты исследования большой группы низших цестод свидетельствуют, что общий план строения их эмбриональных оболочек сходен с таковым у высших. Вместе с тем детали строения и функциональная роль этих оболочек у низших и высших цестод существенно отличаются, что обусловлено глубокими различиями в биологии и экологии этих групп гельминтов. Ресничная оболочка корацидиев *Pseudophyllida* и *Tyranophylina* по своему происхождению соответствует внутренней эмбриональной оболочке *Cyclophyllela*, что полностью согласуется с мнением Рыбичкой (Rybicka, 1966, 1972). Однако предположение ей название «ресничный эмбриофор» для псевдофиляридных цестод, как и «эмбриофор» для всей оболочки в целом (Wardle, McLeod, 1952), мы считаем неприемлемым, так как у большинства исследованных низших цестод слои, в полной мере соответствующего эмбриофору высших цестод по структуре и функции,

49688

нами не обнаружено. Лишь между *E. rugosum*, *S. malzonoides* (Lumsden et al., 1974) и *Cystorhynchidae* можно провести некоторую аналогию. Основная функция эмбриофора циклофилидных цестод — защитная, тогда как ресничная оболочка низших цестод осуществляет главным образом локомоторную функцию.

Следовательно, основные различия в строении эмбриональных оболочек низших и высших цестод заключаются в наличии или отсутствии ресничек, в структуре яйцевой скорлуповой оболочки и строении внутренней оболочки, окружающей онкосферу. Различные изменения структуры этого слоя у личинок низших и высших цестод определяются особенностями их экологии, связанными с обитанием одних в воде, других на суше.

1.1.2. ОНКОСФЕРА

Онкосфера исследованных низших цестод, как и высших, покрыта слоем эмбрионального эпителия. У некоторых циклофилидных цестод (*Hymenolepis nana*, *H. diminuta* и др.) онкосфера характеризуется наличием полярных филламентов, расположенных между «онкосферной мембраной» и самой онкосферой (Fairweather, Threadgold, 1981). Филламенты возникают как длинные пальцевидные выросты эмбрионального эпителия, образованные на противоположных полюсах онкосферы.

С помощью специальных методов в последнее время изучена тонкая морфология склеротизированных элементов поверхности онкосферы корацидия *T. nodulosus* (Маркевич, 1984). Установлено, что вся поверхность онкосферы корацидия этого вида покрыта 30—40 чешуевидными пластинками двух типов — овальной и копьевидной формы, придающих ей вид «елочной шишки». Вполне вероятно, что наблюдаемые в онкосферах пластинки соответствуют полярным филламентам, которые можно наблюдать у онкосфер исследованных псевдофилидных цестод (рис. 8; 11, а).

Тонкий цитоплазматический слой эмбрионального эпителия лежит на базальной пластинке, которая выполняет опорную функцию (рис. 3, з; 7, а—г, 10). Через базальную пластинку проникают протоки желез проникновения и онкосферные крючья. К пластинке плотно прилегают и прикрепляются мышечные волокна соматической и крючковой мускулатуры.

Полностью сформированная онкосфера содержит несколько типов клеток: железистые, онкобласты (или клетки, образующие крючья), мышечные, плазменные (цартоциты), недифференцированные — зародышевые клетки (рис. 5, а; 6, а, з; 8; 9, а; 11, а, б, г). Впервые в онкосфере *H. nana* описаны нервные клетки (Fairweather, Threadgold, 1981b).

Железа проникновения — наиболее крупная структура, расположенная в переднем конце онкосферы. Цитоплазма этих клеток у псевдофилидных цестод разных видов содержит секрет, различающийся по форме, величине и плотности (рис. 5, а, б; 6, а; 10; 11, а; 58). Секрет имеет округлую, дискоидальную или палочковидную форму. Крупное ядро клеток лежит базально, в цитоплазме обнаружены аппарат Гольджи, хорошо развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум и множество свободных рибосом. Протоки желез проникновения в конечных участках содержат микротрубочки, способствующие продвижению секрета к поверхности онкосферы (рис. 6, г; 11, е). Секрет желез свадляется на поверхности онкосферы, образуя небольшие выпячивания. Функция желез подробно обсуждается в гл. 2.

Крючья онкосфер формируются в онкобластах и вместе с комплексом мышечных пучков, прикрепленных к ним, образуют участок церкомыре, способствующий проникновению личинок в первого промежуточного хозяина. Это имеет важное адаптивное значение на данном этапе развития. Цитоплазматический «воротник» окружает растущий крючок и прикрепляется к клетке онкобласта с помощью десмоподобных контактов (рис. 11, а, б). Уплотненный цитоплазматический воротник изолирует крючья от других клеток онкосферы и укрепляет стенку ее в этой области. Тонкая структура онкосферных крючьев и мышечных клеток детально изучена у циклофилидных цестод нескольких видов (Collin, 1968, 1969; Pence, 1970; Swiderski, 1976, и др.).

Строение цистоцитов, обнаруженных нами в онкосферах некоторых псевдофиляридных цестод, подробно рассматривается в гл. 3.

Недифференцированные клетки с крупным плотным ядром и небольшим слоем цитоплазмы вокруг него могут быть в будущем соматическими или эпителиальными. В некоторых клетках обнаружены ядра в линнотическом состоянии, что свидетельствует о деструктивных изменениях в этих клетках.

1.2. ФОРМИРОВАНИЕ ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ И ПРОЦЕССЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ ОНКОСФЕРЫ В ПРОЦЕРКОИД

Основные процессы становления покровных тканей и связанных с ними структур у низших цестод имеют место на первой паразитической стадии в период развития онкосферы в процеркоид в полости тела первого промежуточного хозяина. Впервые этот процесс был прослежен на представителях отряда Pseudophyllidea: *T. nodulosus* (Тимофеев, Куперман, 1967, 1968, 1972, 1973); *D. dendriticum* (Grattmeltvedt, 1973) и *S. mansonioides* (Lumsden et al., 1974). В дальнейшем было исследовано образование покровных тканей у процеркоидов псевдофиляридных цестод *E. rigosum*, *B. acheilognathi*, протоецефалидной цестоды *P. torulosus* (Куперман, 1978б, 1980а, 1981, 1982, 1986) и карофиляридной *Archigetes sieboldi* (Поддубная и др., 1984). В последнее время нами изучено формирование тегумента у представителя отряда Truanothyncha — *Grillotia erinaceus*. Кроме того, совместно с Л. К. Патракеевой нами повторно детально исследовано и уточнено образование покровных тканей у процеркоидов *T. nodulosus*, при этом особое внимание было уделено способам формирования микротрихий.

Этапы образования покровов прослежены на основе экспериментального заражения везлоногих рачков корацидиями или инвазионными яйцами *T. nodulosus*, *E. rigosum*, *B. acheilognathi*, *G. erinaceus*, *P. torulosus* и последующего ежедневного электронно-микроскопического изучения процеркоидов, извлеченных из полости тела первого промежуточного хозяина. Процеркоиды исследовались на разных стадиях: от 1-х до 21-х сут развития. Начальные этапы становления тегумента изучены более подробно на примере цестод *T. nodulosus* и *E. rigosum*.

1—2-е сут развития процеркоида. В 1—2-е сут развития процеркоидов *T. nodulosus* и *E. rigosum* на их поверхности образуются короткие, равномерно расположенные редкие цитоплазматические выросты — микроворсинки (рис. 12). Длина их у *E. rigosum* составляет 0.6—0.7, диаметр 0.1 мкм, общее число — 18—20 на 1 мкм² (табл. 1).

Слой наружной цитоплазмы тегумента процеркоида *T. nodulosus* узкий, имеет неплотный матрикс и содержит небольшое количество электронно-про-

Таблица 1
Морфологические параметры микроворсинок на поверхности тела процеркоидов *Eubothrium rigosum* (1—10-е сут развития)

Параметры	Процеркоид, сроки развития (сут)						
	1	2	3	5	7	9	10
Количество микроворсинок (на 1 мкм ²)	19.26 ± 1.45	31 ± 3.25	35.74 ± 3.63	54.33 ± 4.12	81.04 ± 6.76	89.8 ± 7.43	65.27 ± 4.56
Длина микроворсинки (мкм)	0.69 ± 0.04	0.75 ± 0.05	0.77 ± 0.02	1.1 ± 0.07	1.1 ± 0.07	1.2 ± 0.01	0.69 ± 0.02
Диаметр микроворсинки (мкм)	0.1	0.057	0.077	0.1	0.1	0.12	0.069
Увеличение поверхности тела за счет микроворсинок (на 1 мкм ²)	4.97 ± 0.12	6.87 ± 0.31	7.34 ± 0.29	18.87 ± 0.66	28.31 ± 2.62	40.22 ± 3.08	10.44 ± 0.75

Примечание. Здесь и ниже приведены данные 10—30 измерений микроворсинок или микротрихий. Толщина среза принималась равной 40 нм.

зрачных вакуолей, плотных гранул и единичные митохондрии (рис. 12, б, в). Под наружным свищиком лежит базальная мембрана — основа будущей базальной пластинки, которая образует неглубокие инвагинации в слой дистальной цитоплазмы. Под базальной мембраной располагаются еще недифференцированные мышечные волокна, ограниченные сарколеммой. В их саркоплазме видны миофибриллы, ядра и митохондрии (рис. 12, а).

Уже на раннем этапе развития начинается дифференцировка клеток. Выявлены клетки, имеющие большой объем цитоплазмы и крупные ядра округлой формы — будущие тегументальные клетки. Они располагаются вблизи от наружного слоя цитоплазмы тегумента, но с ним не соприкасаются. В цитоплазме клеток большое количество митохондрий со светлым матриксом и пластинчатыми кристами, свободные рибосомы, мембранные структуры, хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть. Содержимое ядра мелко диспергировано. Наряду с указанными выше обнаружены клетки с крупным ядром сложной конфигурации, занимающим почти весь объем клетки, нуклеолазма его электронно-плотная. Цитоплазма такой клетки также высокой плотности, содержит митохондрии овальной формы и свободные рибосомы. Встречаются также незеленые клетки на начальном этапе формирования, содержащие в цитоплазме единичные крупные округлой формы электронно-плотные гранулы секрета. Отмечено наличие образующихся царицитов.

3-4-е сутки развития процеркода. На этом этапе развития происходят дальнейшие процессы морфогенеза, которые приводят к более стабильной картине расположения микроворсинок. Все элементы поверхности становятся более четкими, микроворсинки удлиняются и располагаются более упорядоченно (рис. 13). В микроворсинках хорошо виден внутренний цилиндр, стенки которого состоят из укладочного вещества и отделены от поверхности мембраной светлым промежутком (рис. 13, а, б). У процеркодов *E. ligoformis* в эти сроки увеличиваются как размеры, так и количество микроворсинок на единицу площади (табл. 1).

Наиболее примечательная особенность этого периода развития связана с кардинальной перестройкой поверхностных структур, наблюдаемой нами у процеркодов *T. nodulosus*. На 4-е сут развития начинается формирование новых специализированных образований — микротрихий на поверхности тела процеркода, осуществляемое двумя различными способами: 1) путем непосредственного преобразования микроворсинок в микротрихии; 2) путем закладки и формирования микротрихий de novo под наружной цитоплазматической мембраной тегумента. Первый способ осуществляется следующим образом. В цитоплазме тегументальных клеток, которые соединяются к этому времени цитоплазматическими мостиками с наружным слоем цитоплазмы тегумента, обнаружен электронно-плотный материал в виде гранулярных тел с неровными краями. Его природу установить пока не удалось. Идентичный материал встречается в слое наружной цитоплазмы по всей его толщине и часто непосредственно под плазматической мембраной. Кроме того, эти образования присутствуют в основании микроворсинок, в разных частях их внутреннего цилиндра, между наружной мембраной и стенками внутреннего цилиндра и, наконец, на апикальном конце микроворсинок (рис. 13, а, в). Распределение этих образований в тегументе и микроворсинках дает основание предположить, что формирование апикальной части микротрихий осуществляется за счет отложения электронно-плотного материала на концевом участке микроворсинок. Наряду с формирующимися таким способом микротрихиями на поверхности тела процеркода сохраняются и микроворсинки, причем установлено неравномерное распределение их по всей длине тела процеркода. На переднем конце тела они относительно редки, в средней и задней его части плотность их заметно увеличивается.

Одновременно с преобразованием микроворсинок в микротрихии в этот же период наблюдается начало формирования микротрихий вторым способом — путем закладки и постепенного образования отдельных частей микротрихий под наружной цитоплазматической мембраной тела процеркода. В переднем отделе, значительно реже в среднем и заднем, между микроворсинками и формирующимися из них микротрихиями наблюдаются выпячивания наружной

плазматической мембраны. Слой дистальной цитоплазмы тегумента более насыщен органоидами, чем на предыдущем этапе развития. В ней содержатся крупные митохондрии, много электронно-плотных гранул, вакуолей, везикулы с гранулярным электронно-плотным содержанием, большое количество отдельных мембран. Базальная мембрана четко выражена в переднем отделе, в среднем и заднем она видна менее отчетливо. Параллельно базальной мембране располагаются многочисленные мембранные структуры, служащие, вероятно, для ее окончательного формирования. Мышечные волокна слабо дифференцированы на продольную и кольцевую мускулатуру.

Тегументальные клетки начинают соединяться цитоплазматическими мостиками с наружным слоем цитоплазмы тегумента. Цитоплазма клеток богата везикулами и вакуолями, содержит митохондрии овальной формы с радиально расположенными кристами, аппарат Гольджи, свободные рибосомы, гранулярную эндоплазматическую сеть с канальцами, закрученными в виде спирали. В переднем отделе тела появляются секреторные клетки, содержащие единичные мелкие гранулы секрета.

5-е сутки развития процеркоида. У процеркоида *T. nodulosus* продолжается дальнейший процесс формирования микротрихий, осуществляемый обоими способами (рис. 14). В переднем отделе на поверхности тела присутствуют единичные микроворсинки и формирующиеся из них микротрихии. Картина формирования микротрихий под наружной мембраной тела в этот период соответствует четвертому дню развития процеркоида; лишь в отдельных случаях этот процесс идет дальше. В области выпячивания формируется фибриллярный матрикс в базальной части, намечается контур пластинки, отделяющей в будущем базальную часть микротрихии от апикальной, и достраивается мембрана второй стенки базальной части.

На поверхности среднего и заднего отдела сохраняются типичные микроворсинки (рис. 13, е) и идет дальнейший процесс формирования апикальной части микротрихий за счет отложения электронно-плотного вещества на конечном участке микроворсиков. Появляются первые сформированные микротрихии трубчатого типа, имеющие удлиненную неукрепленную базальную часть и короткую плотную апикальную. Базальная и апикальная части микротрихий отделены друг от друга многослойной пластинкой (рис. 14, е). Пластинка соединяет противоположные стенки внутреннего цилиндра и не доходит до наружной мембраны микротрихий, поэтому электронно-плотный материал продолжает поступать в апикальную часть микротрихий между мембраной и стенкой внутреннего цилиндра. На поверхности тела процеркоида в среднем и заднем отделах наблюдается появление выростов дистальной цитоплазмы.

В этот период у процеркоида начинает формироваться церкомер, который еще не обособлен от тела и имеет вид овального образования с крючками на заднем конце тела (рис. 15). На поверхности этого участка обнаружены микроворсинки и микротрихии с сильно удлинненной базальной частью и очень короткой апикальной.

Наружный синцитий не богат органоидами. В цитоплазме среднего и заднего отделов процеркоида митохондрий больше, чем в цитоплазме переднего отдела. Кроме того, в ней присутствуют вакуоли, электронно-плотные гранулы. Базальная мембрана четко выражена, в области перехода в будущий церкомер она дает частые и глубокие инвагинации в наружный слой цитоплазмы. Под базальной мембраной располагаются слои кольцевой и продольной мускулатуры. Прослеживается неравномерность развития мускулатуры на протяжении тела процеркоида. Сильное развитие мышечных волокон наблюдается на участке перехода в формирующийся церкомер и в области крючков (рис. 15, а, б).

Цитоплазма тегументальных клеток содержит тот же набор органоедов, что и на четвертом дне развития. В цитоплазме клеток среднего и заднего отделов расположено большее число крупных митохондрий. Количество железистых клеток невелико. В среднем отделе и в области крючков формирующегося церкомера встречаются клетки, в цитоплазме которых имеется небольшое количество крупных плотных гранул секрета округлой формы. Наряду с элект-

ронно-плотными обнаруживаются гранулы с неравномерной плотностью секрета, часть их просветлена (рис. 15, а). На этом этапе развития в процеркоиде представляем сформированные цитониты и выделительные каналы.

6-е сутки развития процеркоида. Микроворсинки на всем протяжении тела, кроме участка формирующегося церкомера, отсутствуют. В переднем отделе процеркоида интенсивно идет процесс формирования микротрихий вторым способом — под наружной цитоплазматической мембраной. Этот процесс отмечен частично и на поверхности среднего и заднего участков тела. На данном этапе развития процеркоида нам удалось детально проследить формирование микротрихий под наружной мембраной тела. Наружная плазматическая мембрана образует небольшое выпячивание. Под мембраной по контуру выпячивания откладывается электронно-плотный материал — укрепление будущей базальной части микротрихий (рис. 14, а). Следующий этап связан с появлением контуров перегородки, отделяющей базальную часть от апикальной, формированием фибриллярного матрикса базальной части и образованием мембраны, ограничивающей эту часть снизу (рис. 14, а, б). После формирования базальной части микротрихии достраивается апикальная часть за счет постепенного отложения электронно-плотного материала на концевом участке. Проледжена разная степень отложения этого материала, вплоть до окончательного формирования микротрихий под мембраной (рис. 14, б—д). Одновременно идет укрепление стенок базальной части микротрихии (рис. 14, а, е). Далее наблюдается выпячивание поверхностной мембраны под лежащими горизонтально микротрихиями, в результате чего сформированные под мембраной микротрихии начинают подниматься из горизонтального в вертикальное положение (рис. 14, е). Сначала отрывается апикальная часть, затем базальная. Почти все микротрихии, особенно их дистальная часть, направлены в одну сторону и расположены под одинаковым углом к поверхности тела процеркоида. По своей структуре микротрихии, образованные таким способом, можно отнести к укрепленным конусоидным.

Образование микротрихий вторым способом наблюдается также у другого вида псевдофилидиных цестод *Spirometra mansonoides* (Lumsden et al., 1974). Показано, что в их формировании участвуют дискоидные и овальные электронно-плотные тела, ограниченные мембраной, образующиеся в перинуклеарной зоне цитоплазмы тегументальных клеток и поступающие в дистальный слой через цитоплазматические мостики. Матрикс дискоидальных тел характеризуется наличием фибриллярного материала, в овальных телах содержится гомогенный гранулярный матрикс. Оба типа образований локализуются в дистальной зоне наружной цитоплазмы тегумента, и часть из них располагается перпендикулярно к поверхностной цитоплазматической мембране, плотно прилегая к ней. Как предполагает Ламсден, дистальная плотная часть микротрихии образуется путем конденсации матрикса дискоидальных тел, тонкая структура которых очень сходна с таковой у формирующейся микротрихии (Lumsden et al., 1974). Овальные тела также примыкают к этой части микротрихии. В формировании многослойной пластинки, разделяющей проксимальную и дистальную части микротрихии и плазмалеммы, возможно, участвуют тела обоих типов.

Природу материала и его идентичность с таковым, идущим на образование микротрихий у *T. nodulosus* установить не удалось. Наряду с микротрихиями, образующимися под наружной мембраной, в переднем отделе тела процеркоида встречаются также микротрихии, формирующиеся из микроворсинок. Число их на единицу площади невелико по сравнению с остальной частью тела. На поверхности среднего, заднего отделов и в области перехода в образующийся церкомер число сформированных из микроворсинок микротрихий трубчатого типа увеличивается. Они имеют удлиненную неукрепленную базальную часть и небольшую узкую апикальную. В этот период начинается процесс преобразования трубчатых микротрихий в конусоидные, который осуществляется путем отложения электронно-плотного материала внутри базальной части, а также между наружной мембраной и стенками внутреннего цилиндра. Очевидно, за счет первого идет укрепление стенок базальной части, а за счет второго — рост апикальной.

В среднем и заднем отделах и в области перехода в формирующийся церкомер на поверхности тела сохраняются выросты дистальной цитоплазмы. Дистальная цитоплазма на протяжении всего тела насыщена большим количеством вакуолей, особенно в среднем и заднем его отделах. Наблюдается дальнейшее развитие железистого аппарата. Увеличивается количество секреторных протоков, идущих к переднему концу тела. Протоки содержат многочисленные крупные гранулы секрета разной степени созревания.

7-е сутки развития процеркоида. На поверхности тела процеркоида *T. nodulosus* присутствуют микротрихии двух типов (рис. 16). В переднем отделе тела встречаются усиленные конусовидные микротрихии (рис. 16, а). Они имеют невысокую широкую базальную часть и апикальную в виде конуса с широким основанием. Микротрихии отличаются друг от друга разной степенью усиления базальной части. Матрикс этой части не содержит органоидов. Микротрихии располагаются равномерно и довольно плотно. В среднем и заднем отделах на поверхности тела личинки обнаружены микротрихии трубчатого типа — с удлиненной узкой базальной частью и небольшой плотной апикальной. Наряду с подобными образованиями имеются трубчатые микротрихии, базальная часть которых усилена электронно-плотным материалом (рис. 16, в). Наружный синцитиальный слой цитоплазмы представлен гомогенным матриксом, содержит множество электронно-плотных и прозрачных вакуолей, плотные палочковидные тела и гранулы, митохондрии. Базальная мембрана хорошо развита и дает инвагинация в слой дистальной цитоплазмы, четко выражены волокна кольцевой и продольной мускулатуры (рис. 16, а, в).

Для данного этапа развития отмечен хорошо развитый железистый аппарат. В среднем отделе тела располагаются железистые клетки с крупными секреторными гранулами округлой формы. Секрет имеет различную степень плотности. От клеток отходят секреторные протоки, усиленные микротрубчатками. Протоки направляются к переднему концу тела и открываются в наружную цитоплазму воронкообразного углубления. Выявлены также железистые клетки другого типа, связанные с тегументом, в цитоплазме которых содержатся мелкие гранулы секрета округлой формы.

8-е сутки развития процеркоида. На поверхности переднего отдела процеркоида *T. nodulosus* сохраняются усиленные конусовидные микротрихии, имеющие сношение плотного материала под плазматической мембраной базальной части. В среднем и заднем отделах наряду с немногочисленными усиленными конусовидными присутствуют и неусиленные микротрихии трубчатого типа на разных стадиях перехода их в конусовидные (рис. 16, а, в). По всей поверхности тела на участках, свободных от микротрихий, идет их формирование под наружной цитоплазматической мембраной. В слое дистальной цитоплазмы на всем протяжении тела процеркоида увеличивается количество электронно-прозрачных вакуолей, митохондрий расположенных преимущественно над базальной мембраной тегумента. Базальная пластинка, состоящая из базальной мембраны, узкого слоя гомогенного вещества и тонких фибрилл под ней, уже полностью сформирована (рис. 16, а).

Церкомер полностью сформирован и отделен от тела. Связь с телом осуществляется посредством узкой перетяжки. Этот участок имеет тонкий слой наружной цитоплазмы, отделенный базальной пластинкой, под ней лежат тужи продольной и кольцевой мускулатуры. Отмечены признаки деструктивных изменений в церкере — вакуолизация цитоплазмы клеток. На поверхности тела сохраняются микроворсинки и удлиненные узкие микротрихии с небольшой апикальной частью — образования, характерные для более ранних стадий развития процеркоидов (рис. 15, в, з).

9—11, 13, 21-е сутки развития процеркоида. К 9-м сут в основном завершается формирование покровов и процеркоида *T. nodulosus* в целом. К этому периоду заканчивается также образование всех систем органов, они остаются почти неизменными на протяжении всего времени пребывания процеркоида в полости тела циклапа. На поверхности всего тела к 13-м сут формирования процеркоида присутствуют конусовидные усиленные микротрихии (рис. 17, а). Снаружи они покрыты мембраной, являющейся продолжением наружной цитоплазматической мембраны тегумента. Апикальный конец микротрихий со-

ленных микротрихий с апикальным концом в виде широкого конуса, которые расположены в переднем отделе тела процеркоида. Из микроворсинок образуются трубчатые микротрихии, которые в последующем перестраиваются в конусовидные с длинным узким апикальным концом. Они преобладают на тегументе среднего и заднего отделов процеркоида. На поверхности церкомера, формирование которого начинается на 5-е сут развития процеркоида и заканчивается на 8-е, отмечается стабильная картина: наличие микроворсинок и микротрихий с удлиненной базальной и очень короткой апикальной частями.

Замену трубчатых микротрихий укрепленными конусовидными в период полного формирования процеркоида можно объяснить следующим образом. В полости тела второго промежуточного хозяина — рыбы происходит развитие процеркоида *T. nodulosus* в следующую паразитическую личинку — плероцеркоид. На фазе плероцеркоида происходит закладка и формирование прикрепительного аппарата этого вида цестод — сколекса (Куперман, 1973). Поверхностные структуры, сформированные на стадии зрелого процеркоида, остаются таковыми же на сколексе плероцеркоида. Укрепленные конусовидные крупные микротрихии имеют сильно развитую базальную и апикальную части, что дает основание рассматривать их как механические образования фиксаторного типа (Rothman, 1963; Бисерова, Куперман, 1983). Отсюда замену трубчатых микротрихий на конусовидные можно связать со сменой пищеварительно-абсорбционной функции покровов у процеркоида на фиксаторную у плероцеркоида. Параллельно с преобразованием поверхностных структур в процессе развития процеркоида идет формирование всех остальных составных частей тегумента. Слой дистальной цитоплазмы постепенно заполняется органоидами. С 4-х сут начинается дифференцировка мышечных волокон, на 8-е сут формируется базальная пластинка. Увеличивается количество цитоплазматических мостиков, соединяющих тегументальные клетки с дистальной цитоплазмой.

К 9-м сут развития завершается формирование покровных тканей и связанных с ними структур, а также и других систем органов. С 10-х по 21-е сут развития существенных изменений в строении процеркоида не наблюдается. К этому времени у процеркоида развита выделительная система, сформированы железы проникновения. Проявляется редукция церкомера; вакуолизируются цитоплазма клеток, наблюдаются участки, свободные от микроворсинок и микротрихий.

Таким образом, полное формирование покровов процеркоида *T. nodulosus* завершается на 9-е сут после заражения циклопа, что совпадает с окончательным развитием личинки в целом и способностью ее к инвазированию следующего промежуточного хозяина — рыбы.

Сравнение развития процеркоидов *T. nodulosus*, *E. rugosum*, *B. acheilognathi*, *G. erinaceus*, *A. sieboldi*, *P. torulosus* демонстрирует сходство структуры их покровов на начальных этапах. Для всех исследованных видов характерно возникновение микроворсинок на поверхности тегумента в первые дни развития процеркоида. Размер и количество микроворсинок по мере роста и развития личинки значительно увеличиваются, соответственно возрастает и площадь поверхности за их счет. Наиболее подробно изучен этот процесс на примере процеркоидов и плероцеркоидов *E. rugosum* (табл. 2). Средняя длина микроворсинок у этого вида возрастает с 1-х по 9-е сут развития личинки с 0,69 до 1,2 мкм, т. е. почти в 2 раза. Существенно увеличивается и среднее количество микроворсинок на 1 мкм² поверхности за тот же срок (с 19 до 90, т. е. почти в 5 раз). Соответственно увеличивается (почти в 10 раз) и поверхность тела за счет микроворсинок из расчета на 1 мкм². Диаметр микроворсинок при этом существенно не меняется.

Общий план строения процеркоида *E. rugosum* представлен на рис. 20, а. Поверхность тела процеркоида *E. rugosum* и *B. acheilognathi* на 5—7-е сут развития становится сильно складчатой и имеет большое число крупных выростов наружной цитоплазмы тегумента, в которые входит вакуоли, митохондрии и мембранные элементы (рис. 20, б; 21). Складки, несущие большое количество микроворсинок, вносят определенный вклад в увеличение площади поверхности тела.

Морфологические параметры микротрихий на поверхности тела процеркоидов (11—32-е сут развития) и птероцеркоидов *Eubothrium rigosum*

Параметры	Процеркоид. сроки развития (сут)			Птероцеркоид
	11—12	18	32	
Количество микротрихий (на 1 мкм ²)	32.2 ± 3.5	36.49 ± 3.8	38.28 ± 3.4	33 ± 3.5
Длина базальной части микротрихий (мкм)	0.32 ± 0.02	0.30 ± 0.02	0.23 ± 0.01	0.44 ± 0.02
Длина апикальной части микротрихий (мкм)	0.64 ± 0.03	0.72 ± 0.04	1.04 ± 0.04	1.21 ± 0.02
Диаметр базальной части микротрихий (мкм)	0.19 ± 0.008	0.22 ± 0.008	0.26 ± 0.007	0.22 ± 0.004
Увеличение поверхности тела за счет базальной части микротрихий	5.79	5.97	6.22	9.52
Увеличение поверхности тела за счет апикальной части микротрихий	5.72	7.33	16.04	14.36
Суммарное увеличение поверхности тела за счет микротрихий (на 1 мкм ²)	11.51 ± 1.3	13.30 ± 1.5	22.26 ± 1.9	23.88 ± 2.1

Структура и локализация микроворсинок у процеркоидов разных видов четко различаются. Так, у *E. rigosum* наряду с длинными, вытянутыми встречаются короткие, расширенные в апикальной части и мелкие округлые микроворсинки (рис. 20, б). Возможно, многообразие их форм отражает различные стадии роста микроворсинок. Отдельные микроворсинки имеют общие основания, затем раздваиваются. Указанные различия проявляются и в ультраструктуре микроворсинок процеркоидов разных видов цестод. Микроворсинки *E. rigosum* имеют четко выраженный, обособленный внутренний цилиндр. При этом светлый промежуток между наружной плазматической мембраной и стеной цилиндра весьма велик (рис. 21, б). Вместе с тем в микроворсинках процеркоидов *B. acheilognathi* не наблюдается отчетливого внутреннего цилиндра, так как светлый промежуток между ним и наружной мембраной отсутствует (рис. 21, в). Для микроворсинок этого вида типично наличие небольших округлых электронно-плотных образований, тесно связанных с наружной плазматической мембраной по всей длине микроворсинки. Аналогичные образования были обнаружены нами на поверхности микроворсинок энтероцитов кишечного эпителия леща.

У процеркоидов *P. torulosus* встречаются длинные разветвленные микроворсинки с фибриллярным содержимым, не имеющие внутреннего цилиндра (рис. 22). По своей внутренней структуре они существенно отличаются от микроворсинок процеркоидов других видов цестод. На поверхностной мембране микроворсинок некоторых процеркоидов (*E. rigosum*) выявлен надмембранный комплекс типа гликокаликса. Распределение микроворсинок на теле процеркоидов неравномерно, что было уже отмечено для *T. nodulosus*. У других видов цестод улавливается аналогичная картина. На передних участках тела процеркоидов микроворсинки представлены заметно реже, чем на средних и задних участках личинки.

Начальный этап становления покровов связан с образованием микроворсинок, их ростом и увеличением числа на единицу площади поверхности процеркоидов. Дальнейший этап формирования покровов сопровождается существенной перестройкой структуры поверхностного слоя, в результате которой происходит замена микроворсинок новыми специализированными морфологическими образованиями — микротрихиями. Этот процесс протекает у исследованных видов цестод в разное время, что определяется, по-видимому, различиями в сроках, необходимых для окончательного формирования процеркоидов. У *T. nodulosus* он протекает между 4-ми и 9-ми сут развития. Для *P. torulosus* свойственно присутствие на этом же этапе развития процеркоидов одновременно микровор-

связок и микротрихий (рис. 22, а, б). Образование микротрихий происходит у лич, по-видимому, на основании микроворсинок способом, описанным для процеркоидов *T. nodulosus*. У процеркоидов *E. ruginosus* формирование микротрихий происходит на 11—12-е сут развития личинки. Оно осуществляется путем закладки и формирования их под наружной плазматической мембраной. Перестройку микроворсинок в микротрихий у этого вида нам проследить не удалось. У 5—7-суточных процеркоидов *B. achelognathi* и *B. scorpion* наблюдаются хорошо сформированные микроворсинки, тогда как у 10-суточных на поверхности тела присутствуют четко оформленные микротрихий конусовидного и трубчатого типа (рис. 21, з). Вместе с тем у процеркоидов *G. erinaceus* (Труфаногунча) уже в возрасте 5—6 сут тугомет несет большое число микротрихий с сильно развитым апикальным концом.

Общей чертой всех исследованных цестод служит образование микротрихий на завершающем этапе развития процеркоида. Следует при этом подчеркнуть, что у большинства цестод наблюдается преобразование трубчатых микротрихий в конусовидные укреплённые, как было описано для *T. nodulosus*. Особенно хорошо прослеживается этот процесс на процеркоидах *P. torulosus*, у которых на 7-е сут развития на поверхности тела присутствуют трубчатые или слабоукрепленные конусовидные микротрихий, тогда как на 21-е сут встречаются только мощные конусовидные укреплённые микротрихий и очень редко — трубчатые (рис. 22, в). Морфогенез покровов представителя карофилидных цестод *Archigetes sieboldi* так же сопровождается заменой микроворсинок микротрихий, вероятно, первым способом (рис. 23). Однако в области церкомера сохраняются сильно разветвленные микроворсинки (Поддубная и др., 1984).

На поверхности церкомера у большинства исследованных цестод выявлены микроворсинки. Наряду с ними у некоторых видов (*T. nodulosus*) встречается и своеобразные микротрихий с длинной узкой базальной частью и очень короткой апикальной. Преобразование поверхностного слоя тела процеркоида не затрагивает обычно церкомер. На нем сохраняются образования, свойственные ранним стадиям развития. Более того, у процеркоидов псевдофилидных цестод прослеживаются процессы деструкции этой части личинки. Важно отметить, что после окончательного формирования микротрихий микроворсинки встречаются на поверхности тела цестод сравнительно редко. Лишь на отдельных участках сколекса (воронка, темновая пластинка, края бофрий) у представителей Pseudophyllidea (*Cyathocephalus truncatus*), Труфаногунча (*Grillotia*) и Tetraphyllidea (*Acanthobothrium*) присутствуют образования типа микроворсинок. Возможно, они представляют собой мелкие микротрихий, лишённые дистальной электроноплотной части.

Микротрихий были впервые описаны на основании наблюдений в световом микроскопе как щетинки, шпички, волосовидные придатки и пр., но лишь под электронным микроскопом удалось уточнить их строение. Термин «микротрихий» был впервые предложен Ротманом (Rothman, 1959, 1963), описавшим эти образования у взрослых цестод.

Параллельно с формированием микротрихий происходит существенная перестройка наружного синцитиального слоя цитоплазмы, сопровождающаяся высоким насыщением его органоидами, образованием базальной пластинки, появлением многочисленных цитоплазматических мостиков, соединяющих цитомы с дистальной цитоплазмой. Клетки тугомета содержат набор органоедов, свидетельствующий об их высокой активности. После образования микротрихий полностью завершается формирование покровов и связанных с ними структур. В процессе развития процеркоида наряду с покровами происходит закладка и формирование других систем органов: протокефидальной, нервной системы и железиных образований. Отмечено также появление у процеркоидов клеток, содержащих известковые тела. Образование указанных систем происходит на начальных этапах развития процеркоида, однако окончательное их формирование совпадает с завершением развития личинки. Важно отметить, что время полного формирования покровов у каждого вида цестод совпадает со сроком, необходимым для окончательного развития процеркоида, что определяет его способность к инвазивному следующему промежуточному хозяину.

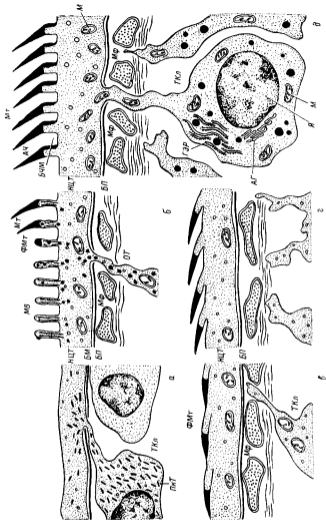


Рис. 24. Схема формирования фолликулов и связанных с ними структур в процессе перехода ооцита в проовулу у псевдофолликулярных цистод.
 а — интимальный цитоплазматический слой на поверхности ооцита; б — формирование макроэргия по основе микроэргия; в — формирование макроэргия по основе микроэргия; М — формирование макроэргия по основе микроэргия; МЦТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; МД — формирование микроэргия по основе микроэргия; ДТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; ЛКТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; ТКЛ — формирование микроэргия по основе микроэргия; НЦТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; ФМТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; МТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; МЦТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; МД — формирование микроэргия по основе микроэргия; ДТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; АТ — формирование микроэргия по основе микроэргия; В — формирование микроэргия по основе микроэргия.

Таким образом, в результате электронно-микроскопического исследования свободноплавающего корацидия, инвазионных лич и процеркоида, развивающегося из онкосферы в полости тела промежуточного хозяина, установлены основные этапы и закономерности формирования комплекса покровных тканей и связанных с ним структур у представителей разных отрядов низших цестод (рис. 24). Динамика образования покровов цестод — сложный морфологический процесс, сопровождающийся коренной перестройкой поверхностного слоя и сменой его ультраструктур.

Наиболее существенные преобразования тегумента процеркоида наблюдаются на двух этапах его развития — начальном, когда происходит формирование микроворсинок и слоя наружной цитоплазмы, и завершающем, когда имеет место образование новых специализированных структур цестод — микротрихий и окончательное формирование покровов. В процессе становления покровов нами выявлено два различных независимых друг от друга способа образования микротрихий. Один из них связан с преобразованием микроворсинок в микротрихии, второй осуществляется самостоятельно. Формирование микротрихий идет *de novo*, путем закладки и последующего образования элементов микротрихий под наружной плазматической мембраной и дальнейшего их обособления. Об участии некоторых структурных элементов (пластинчатых, дисковидных, палочковидных тел), образующихся в цитоплазме клеток тегумента, в формировании дистальной части микротрихий высказывался ряд предположений (Braten, 1968a; Charles, Orr, 1968; Lumsden, 1974, и др.). Однако этот вопрос требует дальнейшего более углубленного изучения.

Обнаружено два типа микротрихий на поверхности тела процеркоида — конусовидные укрепленные и трубчатые неукрепленные, формирующиеся одновременно, но различающиеся по своей структуре и функции. Первые связаны с механической фиксаторной функцией на последующих фазах развития, второе — с трофической. Показана возможность перестройки трубчатых микротрихий в конусовидные. Базальная часть трубчатых микротрихий имеет определенное структурное и функциональное сходство с микроворсинками. Следует, однако, признать, что микротрихии цестод, обеспечивающие выполнение многообразных функций, более универсальные образования, чем микроворсинки. Установлена четкая дифференциация микротрихий по всей длине тела процеркоида.

Таким образом, формирование покровных тканей у низших цестод складывается из следующих этапов: 1) образование тонкого сияцитального цитоплазматического слоя на поверхности онкосферы; 2) появление микроворсинок на поверхности тела процеркоида в первые дни его развития; 3) упорядочение расположения микроворсинок, их рост и генезис внутренних структур тегумента; 4) формирование микротрихий двумя способами: на основе микроворсинок и самостоятельно — под наружной цитоплазматической мембраной, преобразование трубчатых микротрихий в конусовидные, дифференциация их в разных частях тела процеркоида; 5) формирование слоя дистальной цитоплазмы, базальной пластинки, мускулатуры и клеток тегумента.

Процесс возникновения микроворсинок и замена их микротрихиями у процеркоидов, прослеженный на представителях 4 отрядов низших цестод (*Pseudophyllidea*, *Tyranophyllincha*, *Caryophyllidea*, *Protocephalidea*), дает основание считать его общей закономерностью для ленточных червей всех групп (Кудерман, 1980a, 1981, 1982). Аналогичная картина описана и для высших (циклофилидных) цестод (Hess, 1980; Mac Kinnon, Burt, 1984, и др.).

Существование микроворсинок и последующая замена их микротрихиями чрезвычайно важны для осуществления ранних этапов онтогенеза покровов и способствуют пониманию многообразия их функций и филогенетических отношений низших цестод с плоскими червями других групп (Кудерман, 1978b). Микроворсинки обнаружены на разных этапах онтогенеза у плоских червей многих групп. Установлено определенное сходство ультраструктурной организации покровов личинок цестод и поколения спорозитов трематод. У спорозитов, утративших нитечник, на поверхности наружной цитоплазматической пластинки выявлены многочисленные микроворсинки (Гивецкая и др., 1966). Структура и функция микроворсинок тегумента у процеркоидов цестод и спо-

роцист трематод принципиально сходны. Важно отметить, однако, что эволюция покровов цестод не завершается стадией микророзроста, а идет по пути еще большей специализации, связанной с появлением новых уникальных образований — микротрихий, свойственных лишь цестодам.

Микротрихий — один из наиболее характерных и ранних признаков цестод, отражающих их адаптацию к эндопаразитическому образу жизни. Возникновение их у цестод связано, на наш взгляд, с древностью перехода этой группы гелминтов к паразитированию в кишечнике позвоночных животных (Куперман, 1980а). Цестоды заняли свободную от других паразитических организмов экологическую нишу в примембранной зоне кишечника. В отличие от них трематоды используют кишечник как субстрат для прикрепления, а нематоды лежат свободно в полости кишечника, не прикрепляясь.

1.3. СТРУКТУРА ПOKPOBНЫХ ТКАНЕЙ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

В предыдущем разделе мы проследили процесс формирования покровов низших цестод от онкосферы до процеркоида. Хотя тегумент в общих чертах сохраняется на всех последующих этапах развития, однако на каждой стадии онтогенеза (процеркоид, плероцеркоид, взрослая особь) при смене хозяев и среды обитания происходят изменения в строении покровов и связанных с ними структур. Сравнительно-морфологическое исследование покровных тканей цестод разных групп в процессе онтогенеза весьма перспективно для понимания эволюции покровов и их функциональных особенностей в разных экологических условиях. Число работ, посвященных изменению ультраструктуры тегумента низших цестод на разных фазах их сложного жизненного цикла, невелико. Тонкое строение тегумента процеркоида, плероцеркоида и взрослых особей было изучено у *T. nodulosus* (Тимофеев, Куперман, 1968), *D. latum* (Braten, 1968a, 1968b), *Ligula intestinalis* (Charles, Orr, 1968), *D. dendriticum* (Grammelvedt, 1973). Позднее были исследованы виды *E. rugosum*, *E. salvelini*, *T. crassus*, *B. acheilognathi*, *P. torulosus* на всех этапах онтогенеза (Куперман, 1978b, 1980a, 1980b, 1981, 1982). Имеются сведения о морфологии сколекса некоторых псевдофилидных цестод (Andersen, 1979b). Покровы цестод ряда видов изучены на отдельных стадиях развития. Прослежено развитие процеркоидов двух тетрафилидных цестод (Jarecka, Burt, 1984).

1.3.1. ПРОЦЕРКОИД

В результате исследования ультраструктуры полностью развитых процеркоидов цестод разных видов установлено сходство строения их покровов, что связано с развитием процеркоидов в экологически близкой среде обитания — полостной жидкости гемоцели веслоногих рачков. Процеркоиды карнофилидных цестод имеют некоторые отличия, что может быть связано, во-первых, с иным систематическим положением их хозяев — олигохет и, во-вторых (и это самое главное), с ранней закладкой и формированием половой системы. Как указано выше, на поверхности тела исследованных личинок присутствуют полностью дифференцированные микротрихии двух типов: конусовидные и трубчатые (пальцеобразные). Конусовидные микротрихии отличаются от трубчатых не только формой и размерами проксимальной и дистальной частей, но и тем, что базальная часть у первых укреплена плотным осmioфильным веществом, лежащим под поверхностной мембраной (рис. 16, а; 22, е). На поверхности тела процеркоидов *T. nodulosus*, *T. crassus*, *B. acheilognathi*, *E. rugosum*, *E. salvelini*, *P. torulosus* встречаются микротрихии обоих типов, но всегда преобладают конусовидные.

Характер изменений структуры и функциональной роли микротрихий у процеркоидов наиболее полно отражает их морфометрическая характеристика после окончательного формирования личинки. Сравнение микротрихий процеркоидов *E. rugosum* на 11, 18 и 32-е сут развития показывает, что среднее количество их остается практически неизменным (табл. 2). Базальная часть

микротрихий становится короче и шире, а длина апикальной части значительно возрастает. Площадь поверхности процеркоидов этого возраста увеличивается в 16 раз за счет апикальной части микротрихий, тогда как за счет базальной лишь в 6 раз. Эти данные подтверждают возрастание роля конусовидных микротрихий тегумента зрелых процеркоидов. Количество микротрихий трубчатого типа незначительно, и они не играют существенной роли в увеличении площади поверхности. Присутствие конусовидных микротрихий у зрелых процеркоидов следует рассматривать как морфологическую адаптацию к обитанию в кишечнике, что служит примером гетерохронии у цестод. Только на следующей фазе развития — у плероцеркоидов (особенно кишечных форм) эти микротрихии могут выполнять фиксаторную функцию, способствуя прикреплению червей к стенке кишечника. Их значимость на первых этапах развития плероцеркоидов возрастает в связи с тем, что сколекс еще не полностью развит. Можно привести еще аналогичные примеры такого явления у цестод.

Формирование некоторых морфологических черт плероцеркоидов еще на стадии процеркоидов в первом промежуточном хозяине известно для ряда цестод, обитающих в кишечнике. Образование зачатков боурий на переднем конце процеркоидов отмечено у *B. gowkongensis* (Котельяников, Пименова, 1973), формирование зачатков боурий и темной пластинки у *E. rugosum* и *E. salvelini*, а также *Grillotia erinaceus* (Куперман, 1974, 1978а, 1978б). Частичное образование присосок сколекса наблюдается у процеркоидов *Proteocephalus* (Фреазе, 1965). Несомненно, что начало формирования сколекса у процеркоидов носит характер морфологической адаптации к паразитированию в кишечнике хозяина на следующей фазе развития. Появление у процеркоидов некоторых черт строения плероцеркоидов, а иногда и взрослых червей, можно оценивать как пример гетерохронии у цестод.

Характерной особенностью процеркоидов *E. rugosum*, *E. salvelini*, *B. achelognathi*, *P. torulosus*, *T. nodulosus* и *T. stazius* является присутствие на их поверхности регулярно повторяющихся выростов или выпячиваний дистальной цитоплазмы тегумента, не описанных ранее у большинства перечисленных видов. Эти выросты у процеркоидов *E. rugosum*, *E. salvelini* и *B. achelognathi* содержат гранулы секрета, поступающие из расположенных в паренхиме железистых клеток в дистальную цитоплазму (рис. 60, б). Образование выростов происходит в местах скопления секреторных гранул под поверхностной цитоплазматической мембраной. Они обнаружены на всем протяжении тела личинки — от переднего до заднего конца. На поверхности тела процеркоидов *P. torulosus* встречаются крупные пальцеобразные выросты, не содержащие секрета железистых клеток. Подобные выросты обнаружены у процеркоидов *E. rugosum* и *T. nodulosus* на стадии микроворсинок.

Слой дистальной части тегумента — синцитиальное образование, не содержащее ядер и не имеющее клеточных границ. Высота его у сформированных процеркоидов составляет 1—3 мкм. Содержимое наружной цитоплазмы состоит из вакуолей, дискоидальных тел, извитых мембран, образующих профили различных очертаний, митохондрий (рис. 16, а; 17, а; 22, а). Многочисленные вакуоли диаметром 0,3 мкм, ограниченные мембраной, содержат небольшое количество электронно-плотного вещества и заполняют слой наружной цитоплазмы процеркоидов всех исследованных нами видов. Наряду с вакуолями в базальной части наружной цитоплазмы *T. nodulosus* и *T. stazius* присутствуют извитые мембраны, образующие каналы и профили. В дистальной цитоплазме процеркоидов *D. latum* и *D. dendriticum* равномерно расположены многочисленные дискоидальные и ламеллярные тела (Вратен, 1968а, 1968б; Grammelvedt, 1973). Базальная часть цитоплазмы большинства исследованных процеркоидов содержит значительное количество полиморфных митохондрий с небольшим числом крист и просветленным матриксом. У процеркоидов некоторых видов митохондрии локализованы во всех зонах цитоплазмы тегумента.

Слой дистальной цитоплазмы отделен от нижележащих тканей базальной мембраной и пластинкой. Базальная мембрана является продолжением цитоплазматической мембраны клеток тегумента, которые соединяются отростками (каналами, мостиками) со слоем наружной цитоплазмы. В месте окончания канала цитоплазматическая мембрана переходит в базальную, подстилающую

связу дистальную зону цитоплазмы. Базальная мембрана часто образует складки и длинные инвагинации в наружном слое тегумента. Верхняя часть отростков клеток в дистальной цитоплазме шабестообразно расширяется. У процеркоидов *T. nodulosa* в отростках клеток обнаружен комплекс продольно расположенных и плотно прилегающих друг к другу микротрубочек.

Базальная пластинка, лежащая под мембраной, представлена слоем электронно-плотного гомогенного вещества и многочисленными тонкими нецеллюлярно ориентированными фибриллами (рис. 21, з). Толщина базальной пластинки у процеркоидов разных видов цестод варьирует от 0,1 до 1 мкм. Под базальной пластинкой лежат слой продольной и поперечной мускулатуры тегумента, состоящей из мускульных пучков диаметром 0,5–1,5 мкм. Они окружены сарколемой и их внутреннее содержимое состоит из протофибрилл; иногда в них встречаются митохондрии.

Клетки тегумента развитого процеркоида содержат крупные ядра. В перинуклеарной зоне цитоплазмы у них обнаруживаются митохондрии, системы гладкого и гранулярного ретикулума, свободные рибосомы, вакуоли, гранулы, ламеллярные тела и извитые мембраны (рис. 16, б, з). Многочисленные вакуоли, извитые мембраны и плотные тела перинуклеарной цитоплазмы этих клеток поступают по их отросткам в слой дистальной цитоплазмы тегумента и равномерно распределяются в ней. Кроме того, в цитоплазме некоторых клеток имеются мелкие гранулы гликогена звездчатой формы. Основную массу паренхимы составляют малодифференцированные клетки (рис. 20, а). Отростки паренхимных клеток, содержащие гликоген, обнаружены в незначительном количестве. Среди покровных клеток процеркоидов *T. nodulosa* и *T. stans* встречаются специализированные клетки, содержащие известковые тела.

Строение микротрихий и тегумента разных отделов процеркоидов исследованных цестод заметно различается. На переднем конце тела, где имеется воронкообразное углубление, слой дистальной цитоплазмы очень тонок (до 0,5 мкм) и содержит мало митохондрий и вакуолей. Микротрихии на ее поверхности невелики. За воронкообразным углублением на переднем конце тела преобладают крупные конусовидные микротрихии, толщина наружного слоя тегумента значительно увеличивается. В средней части процеркоида представлены две формы конусовидных микротрихий — с широкой и узкой апикальной частью. Слой дистальной цитоплазмы достигает максимальной высоты и содержит множество вакуолей, извитых мембран, дисковидных плотных тел и митохондрий. Выросты дистальной цитоплазмы, содержащие секреторные гранулы, представлены преимущественно в передней и средней частях процеркоидов *Eubothrium* и *Bothriocephalus*.

Наряду с процеркоидами *Pseudophyllidea* и *Proteocephalidea* изучена ультраструктура покровов представители отряда *Saryophyllidea* — *Archigetes sieboldi* — единственного вида в классе цестод, достигающего половой зрелости на стадии процеркоида в полости тела первого промежуточного хозяина — олгохеты. У неполовозрелых червей на поверхности тегумента обнаружены микроворсинки, у половозрелых червей — микротрихии (Поддубная и др., 1984). На переднем конце тела *A. sieboldi* выявлены микротрихии конусовидного типа, в средней и задней части тела — трубчатые (рис. 23, а, б). Цитоплазма тегумента содержит везикулы, митохондрии и палочковидные тела — образования, встречающиеся в покровах всех нардиофилитов. На церкорме микроворсинки сохраняются на протяжении всего периода развития червей. Однако у *A. sieboldi* они образуют типичную щеточную кайму (0,34 мкм длины и 0,09 мкм ширины при количестве 64 на 1 мкм²) и могут ветвиться (рис. 23, в, з). За счет микроворсинок площадь всасывания увеличивается в 6 раз. Клетка тегумента церкормы обладает крупным ядром, в ее цитоплазме находится аппарат Гольджи, она богата рибосомами, митохондриями и ламеллярными телами. Все это свидетельствует об активном функционировании покровов церкормы, размеры которого сравнимы с размерами тела червей. Следует отметить необычное явление, обнаруженное у *A. sieboldi* и связанное с закладкой в личиночном органе — церкорме элементов половой системы — желточников. При этом часть недифференцированных клеток образует несколько

скоплений в центральной паренхиме, где происходит дифференцировка желточных клеток вплоть до полного формирования желточников.

Наличие на поверхности тела архигетес конусовидных (фиксаторных) и трубчатых (трофических) микротрихий, характерных для паразитов кишечнокишечного животного, свидетельствует о неотенической природе этого гелмонта, что согласуется с точкой зрения Ю. Л. Мамаева (1975).

Особое внимание следует обратить на строение церкомера у цестод разных групп, чему придается большое значение в их филогенезе. Церкомер *Pseudophyllidea* формируется путем обособления части процеркоида с тремя парами крючьев в виде короткого овального или конусовидного придатка. Ультратонкая организация его у псеудофиллидных цестод существенно отличается от других частей тела процеркоида. Крупные конусовидные микротрихии на поверхности церкомера отсутствуют. На участках церкомера, прилегающих к телу процеркоида, встречаются трубчатые микротрихии с длиной базальной частью (до 1 мкм), мало отличающиеся по строению от таковых в других отделах. В апикальной части церкомера находятся микроворсинки и микротрихии со слабо выраженной дистальной частью (рис. 15, а—г). На его поверхности нередко обнаруживаются пальцеобразные выросты.

Наружный слой цитоплазмы тегумента тонкий (около 1 мкм) и содержит гомогенный просветленный матрикс, вакуоли, митохондрии и плотные гранулы. Митохондрии этого слоя набухшие, содержат прозрачный матрикс и немногочисленные кристы. Базальная пластинка слабо выражена, мускулатура представлена незначительно развитыми тяжкими мускульными волокнами. Центральная часть церкомера образована несколькими крупными клетками с округлыми ядрами (рис. 15, е). Цитоплазма этих клеток значительно вакуолизируется, отдельные вакуоли достигают крупных размеров и сливаются между собой, благодаря чему церкомер приобретает сетчатую структуру. В дальнейшем наблюдается его полная деструкция: микротрихии с поверхности тела исчезают, кристы митохондрий наружной и перинуклеарной зон цитоплазмы редуцируются, что приводит к образованию обширных вакуолей. Слой дистальной цитоплазмы отторгается. При длительном пребывании процеркоидов в полости тела циклопов церкомер может дегенерировать и отпасть, что не влияет, однако, на жизнеспособность процеркоидов. Церкомер процеркоидов протцефаллидных цестод отторгается от тела очень рано в полости тела первого промежуточного хозяина — веслоногого рачка.

Сравнение структуры и функции церкомера псеудофиллидных цестод с таковыми у карнофиллидных и циклофиллидных червей позволяет, исходя из новых данных, пересмотреть прежние представления об этом органе. Точка зрения основателей церкомерной теории Яницкого (Janicki, 1921) и В. Е. Быховского (1937, 1957) на этот орган как на филогенетический «остаток» некогда важного адаптивного образования не может быть распространена на всех цестод. Даже для псеудофиллид это не всегда справедливо, хотя у их процеркоидов церкомер подвергается глубоким деструктивным изменениям и отмирает. Следует подчеркнуть, что участок онкосферы — крючья с мускулатурой — соответствует церкомеру и способствует прикреплению онкосфер к стенке кишечника беспозвоночного и проникновению ее в полость тела промежуточного хозяина. Церкомер некоторых карнофиллидных цестод (*Archigetes*) сильно развит, достигает больших размеров и выполняет функции абсорбции питательных веществ. В нем расположены элементы половой системы.

У высших цестод церкомер достигает еще большего развития и функция его меняется. В результате сложных морфологических преобразований он увеличивается в размерах и течение всего периода существования личинки и участвует в образовании оболочек, окружающих различные типы ларвоцист (Jarecka, 1970; Jarecka et al., 1982; Краснощекоев, Никишин, 1979; Краснощекоев, 1980). Ультратонкое и гистохимическое исследование церкомера (хвостового придатка) личинок многих *Cyclophyllidea* показало существенное отличие его структуры и функции от таковых у *Pseudophyllidea*. Получены доказательства его высокой метаболической активности и участия в накоплении энергетических материалов (Вагон, 1971; Москоп, 1973а; 1973б; Краснощекоев, Бовдаренко, 1976). Церкомер личинок циклофиллидных цестод выполняет

защитную и трофическую функции в период их формирования (Краспощев, 1980).

Таким образом, в ходе эволюции псевдофиллидных и циклофиллидных цестод перкомм их личинок претерпевает различные изменения. Если у первых он в конечном итоге подвергается дегенерации и отмирает, то у вторых сохраняет значительную пластичность, способен видоизменяться и участвовать в образовании сложных оболочек, выполняющих важные функции защиты и питания личинок.

1.3.2. ПЛЕРОЦЕРКОИД

Формирование плероцеркоидов низших цестод происходит во втором промежуточном (дополнительном) хозяине. На этой фазе жизненного цикла осуществляется смена хозяев и локализации личинок: большинство из них попадает во внутренние органы и мускулатуру, некоторые — в кишечник. На переднем конце тела плероцеркоида образуется сколекс, вооруженный ботриями, ботридиями, присосками и крючьями. Задняя часть тела некоторых видов (*Triaenophorus*) имеет слабо развитую мускулатуру и заполнена рыхлой паренхимой. При длительном паразитировании в промежуточном хозяине хвостовой отдел плероцеркоидов этих цестод подвергается дегенеративным изменениям и после попадания в кишечник окончательного хозяина отпадает (Куперман, 1973). Морфологическая и функциональная дифференциация различных участков тела личинки отражается на структуре ее покровов, а изменения в экологии обуславливают морфофункциональные особенности их телуменга.

При переходе процеркоида в плероцеркоид изменяются величина и форма микротрихий (табл. 2) и происходит значительная перестройка покровных тканей. У плероцеркоидов из различных отрядов цестод типы микротрихий характеризуются большим разнообразием, чем у процеркоидов. Наиболее значительным изменениям подвергаются плероцеркоиды, обитающие по внутренним органам и мускулатуре хозяина. На поверхности плероцеркоидов псевдофиллидных цестод *Triaenophorus*, *Diphyllobothrium* и *Schistocephalus* встречаются микротрихии преимущественно двух типов: конусовидные и трубчатые, отличающиеся, однако, по своей структуре от таковых у процеркоидов этих видов. Конусовидные микротрихии плероцеркоидов увеличены за счет базальной и апикальной частей. У *T. staszii* длина их основания составляет 0.2 мкм, дистальной части — 0.95 мкм. Трубчатые микротрихии тканевых плероцеркоидов на поверхности сколекса имеют две разновидности: 1) сравнительно узкая небольшая базальная часть и очень длинная извитая апикальная (*D. dendriticum* и *D. ditremum*) (рис. 26, а); 2) длинное узкое основание и длинная апикальная часть (*T. crassus*, *T. nodulosus*) (рис. 26, б; 33, б). Для большинства тканевых плероцеркоидов характерна удлиненная сильно развитая апикальная часть микротрихий и мощный слой гликкокаликса между ними. Соотношение микротрихий различных форм на разных участках тела личинок меняется. Обычно в передней части тела присутствуют конусовидные и трубчатые микротрихии (с преобладанием первых), а в задней части — только трубчатые. Наряду с указанными у плероцеркоидов *D. latum* в передней части тела обнаружены булавоподобные микротрихии (рис. 27, б). Такой тип микротрихий описан у процеркоидов *D. latum* (Braten, 1968a, 1968b), но у плероцеркоидов этого вида он ранее не был отмечен. У близкого ему плероцеркоида *D. dendriticum* из внутренних органов нерка водоемов Камчатки обнаружено два типа микротрихий, один из которых существенно отличается по форме и величине от подобного у *D. latum*. Трубчатые микротрихии *D. dendriticum* имеют сравнительно небольшое тонкое основание и очень длинную узкую извитую дистальную часть, которая более чем в 10 раз длиннее базальной (рис. 26, а). Эти микротрихии расположены пучками и их базальные части исходят из одного участка телуменга. Конусовидные микротрихии у данного вида значительно меньше по размеру, чем у *D. latum* (рис. 26, а; 27, в) (Куперман, 1980a). Микротрихии плероцеркоидов *D. dendriticum* и *D. ditremum*, достигающие длины 7—10 и 15—

17 мкм соответственно, значительно превышают их длину у *D. latum* (2 мкм) (Andersen, 1975a, 1975b). У *T. staxius* базальная часть трубчатых микротрихий достигает длины 0,6 мкм, апикальная — 13 мкм.

Толщина наружного санцигиального слоя тегумента плероцеркоидов по сравнению с процеркоидами заметно увеличивается. Содержимое этого слоя представлено вакуолями, гранулами, дискообразными, пластинчатыми (ламельными) телами и митохондриями. Вакуоли бывают электронно-прозрачными или содержат электронно-плотное вещество, частично заполняющее их. Они обнаружены у плероцеркоидов *E. rugosum*, *E. salvelini*, *T. nodulosus* и *T. staxius* по всей толщине синцития (рис. 26, б; 30, а). Строение их аналогично таковому у полностью сформированных процеркоидов этих же видов. Два типа образований — дискообразные и ламеллярные тела, описанные в наружной цитоплазме процеркоидов *D. latum* (Braten, 1968a, 1968b), сохраняются и в плероцеркоиде, равномерно распределяясь в синцитиальном слое (рис. 27, б). Митохондрии локализуются преимущественно в базальной части дистальной цитоплазмы тегумента. У вида *Diphyllobothrium erinacei* встречаются палочковидные тела и крупные вакуоли, заполняющие наружный синцитий (рис. 29, а, б). Ультраструктура тегумента плероцеркоидов этого вида подробно изучена ранее (Yamane, 1968).

Наряду с микротрихиями на поверхности тела плероцеркоидов многих видов цестод имеются выросты (выпячивания) наружной цитоплазмы тегумента. У видов *Eubothrium* и *Triclaenophorus* они содержат электронно-плотные гранулы секрета, выступающие в них по отросткам железистых клеток (рис. 33, а). Эти выросты встречаются чаще в передней части тела — в области сколекса и значительно реже — в задней части личинки. На поверхности плероцеркоидов *S. pungitii* и *S. solidus* локализуются регулярно повторяющиеся выпячивания наружной цитоплазмы, покрытые микротрихиями (рис. 29, в). В. А. Тимофеев (1964a, 1964б), впервые описавший их у *S. pungitii*, назвал их пальцеобразными выростами. Они обнаружены у всех исследованных плероцеркоидов лигулид, содержат множество ограниченных мембраной коротких палочковидных тел с мелкогранулярным матриксом и расположены перпендикулярно к поверхности цитоплазматической мембраны. Наряду с палочковидными телами встречаются крупные электронно-прозрачные вакуоли, окруженные мембраной. Эти образования распределены как в выростах, так и во всей дистальной цитоплазме тегумента. У плероцеркоидов лигулид в выростах секрет железистых клеток не выявлен.

На фазе плероцеркоидов происходит четкая дифференциация клеточного состава и специализация клеток. У плероцеркоидов *D. dendriticum*, *D. latum*, *T. nodulosus* и др. выявлены следующие типы клеток: тегументальные, железистые, известковые, продольные, кольцевые и дорсоцентральные мышечные, цирротиты, нервные, малодифференцированные (зародышевые) (Bonsdorff et al., 1971; Gustafsson, 1973, и др.). Основной тип клеток — тегументальные. Эти клетки преобладают у полностью сформированных плероцеркоидов. Они вытянутой формы и дают многочисленные отростки, с помощью которых соединяются между собой, с дистальным цитоплазматическим слоем тегумента и нижележащей паренхимой (рис. 28, а, в). Крупное ядро этих клеток расположено центрально, оболочка его инвагинирована, в перинуклеарной цитоплазме присутствуют хорошо развитый аппарат Гольджи, гранулярный ретикулум и митохондрии. Наряду с ними в цитоплазме этих клеток наблюдаются большое число вакуолей, везикул, гранул, дискообразных и пластинчатых тел. Эти образования аналогичны таковым в наружной цитоплазме тегумента. Они граничат с цистернами аппарата Гольджи и, вероятно, образованы им. По отросткам этих клеток они поступают в дистальную цитоплазму и входят в состав наружного санцигиального слоя тегумента (рис. 28, а, в). Форма и структура компонентов, секретируемых в цитоплазме цитонов, у цестод различных систематических групп значительно различаются. Для тегументальных клеток большинства цестод свойственна высокая секреторная активность.

Гликогенсодержащие клетки с многочисленными отростками составляют основу паренхимы низших цестод (рис. 41, б, в). Их цитоплазма разделяется

на экзо- и эндоплазму. Последняя окружает ядро и содержит большинство органоидов. Экзоплазма имеет тонкофибриллярный матрикс и большое количество α -гликогена. Локализованы эти клетки в основном в медуллярной паренхиме. По данным Ж. В. Башкатовой, отростки, содержащие гликоген, отходят от клеток, формирующих выделительные каналы, а также от клеток продольной, кольцевой и дорсовентральной мускулатуры, железистых клеток и др. Переплетения отростков этих клеток образуют сложные конфигурации и составляют основную массу паренхимы. Гистохимическими методами в паренхиме цестод выявлено значительное количество гликогена (Lumsden, 1965, 1966; Öhman-James, 1968), который появляется у процеркоида и достигает максимального накопления на фазе плероцеркоида (Давыдов, 1979). Гликоген активно используется в процессе роста и развития червей, в период активного органогенеза. У взрослых цестод количество гликогена в области формирования гонад уменьшается. В результате утилизации гликогена образуется огромное количество липидов. Наличие гликогена и крупных липидных гранул наблюдается у плероцеркоидов псевдофиллидных (*S. solidus*, *D. ditremum*) и тетрафиллидных цестод (*Pelichnibothrium speciosum*) (рис. 44, б, 69, в). В паренхиме половозрелых дестробиллированных червей гранулы гликогена сохраняются в незначительном количестве, а основная масса липидов локализована в желточных клетках (Давыдов, 1979; Куперман, Давыдов, 1983). В межклеточных пространствах гликоген полностью отсутствует.

Гликоген в основном сосредоточен в медуллярной паренхиме и содержится в форме α -гликогена и значительно реже в форме β -гликогена (Lumsden, 1965). Паренхима, по мнению большинства исследователей, специализирована для выполнения своей основной функции — синтеза, накопления и хранения гликогена (Lumsden, 1965; Öhman-James, 1968; Bonsdorff et al., 1971; Gustafsson, 1973, 1976; Threadgold, Arme, 1974a; Zdzarska, 1975). Вместе с тем некоторые авторы, основываясь на отсутствии у цестод полости тела, пищеварительной и кровеносной систем, считают, что паренхима и покровы должны взять на себя функции этих систем (Threadgold, Arme, 1974a; Балитов, Поройкова, 1977). Структура паренхимы может обеспечить транспорт метаболитов и ионов (Threadgold, Arme, 1974b) и создать «среду жизни» для всех тканей и органов цестод (Логачев, 1978).

Дорсовентральные мышечные клетки встречаются в медуллярной паренхиме. Клетки веретеновидной формы, имеют овальное ядро с дисперсным хроматином, цитоплазма их заполнена мелкими округлыми митохондриями и цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума. Отростки мышечных клеток содержат значительное количество гликогена. Кольцевые и продольно-мышечные клетки разделены на трофическую часть с лизерным аппаратом и непосредственно сократимую (Lumsden, Vugan, 1967). Цитоплазма их содержит тот же набор органоидов, что и у дорсовентральных. Цистерны ретикулума достигают значительных размеров и содержат тонкогранулярный материал. Наблюдаются «карманы» сарколеммы, саркоплазма которых содержит гликоген.

Малодифференцированные (зародышевые, камбиальные) клетки в основном приурочены к медуллярной паренхиме. Клетки небольшой величины с крупным ядром и тонким слоем цитоплазмы, которая содержит чешуйки митохондрии и большое количество свободных рибосом. Показано, что они мигрируют из паренхимы к периферии в тегументальный слой, где происходит их дифференцировка в клетки тегумента. Процесс миграции клеток прослежен лишь у немногих цестод (*D. dendriticum*) с помощью метода автордиографии (Wikgren, Knuts, 1970; Gustafsson, 1976).

Железистые клетки встречаются у плероцеркоидов некоторых цестод (*T. nodulosus*) на раннем этапе их морфогенеза. По своей структуре они сходны с тегументальными клетками и расположены между ними на всем протяжении тела личинки (Давыдов, 1981). В их цитоплазме содержится большое количество секреторных гранул. Отростки этих клеток пронизывают базальную пластинку и проникают в дистальную часть наружного синцитиального слоя, где накапливается секрет и образуются длинные выросты на поверхности те-

гумента (рис. 33, а). Выросты, содержащие секреторный материал, встречаются как в передней, так и в задней части личинок.

Для тегументальных клеток Pseudophyllidea характерно отсутствие митотического деления, их ядра делятся путем amitоза (Давыдов, 1981).

Таким образом, на стадии плероцеркоида происходит существенные преобразования структуры и функции покровных тканей цестод, связанные со специализацией клеток тегумента и отражающие изменения экологии личинок при смене хозяина и локализации паразитов.

1.3.3. ВЗРОСЛЫЕ ЧЕРВИ

В процессе превращения плероцеркоидов во взрослую особь происходит значительная морфофункциональная перестройка, сопровождающаяся активным ростом червей, их стробилизацией, появлением хорошо развитой половой системы, массовым формированием яиц. Это требует существенного усиления трофической функции покровных тканей, что приводит к изменениям их структуры.

Ультраструктура покровов взрослых цестод отличается от таковой плероцеркоидов формой, величиной и числом микротрихий на единицу площади, составом компонентов слоя дистальной цитоплазмы и расположением клеток тегумента. Подобные изменения, отмеченные у *D. latum* при переходе от плероцеркоида к взрослому черви, при которых число микротрихий на 1 мм^2 увеличивается в 3 раза, а длина их проксимальной части — в 6 раз (Braten, 1968a, 1968b), связаны с усилением метаболизма у цестод, вызванного их переходом от холоднокровного к теплокровному хозяину. Однако аналогичная картина наблюдалась нами и у другого представителя псевдофиллидных цестод — *E. gygis* при переходе от плероцеркоида к взрослой стадии, хотя хозяевами на обеих стадиях были холоднокровные — рыбы (табл. 2, 3). Значительный рост числа и величины микротрихий, на наш взгляд, могут быть обусловлены высоким уровнем абсорбции, что необходимо для обеспечения быстрого роста и органогенеза половозрелых червей. Так, длина плероцеркоида *E. gygis*, составляющая 2–3 мм, возрастает у половозрелого червя до 400–500 мм, т. е. увеличивается почти в 200 раз за сравнительно короткий период времени (Куперман, 1978a, 1979a). У *D. dendriticum* при развитии плероцеркоида во взрослую особь микротрихий, свойственные личиночной стадии, замещаются микротрихиями другого типа (Grammeltvedt, 1973; Куперман, 1980a).

На поверхности тела взрослых цестод обнаружены два основных типа микротрихий, строение которых не у всех из них сходно с таковым у плероцеркоидов. Различия между микротрихиями касаются формы проксимальной и дистальной частей, их длины, ширины и внутренней структуры. Изучение морфологии микротрихий позволило выявить их полиморфизм на разных участках сколекса и стробилы у цестод различных групп: Caryophyllidea, Pseudophyllidea, Tetracyphylidea, Trypanorhyncha, Proteocephalidea. На сколексе большинства взрослых цестод присутствуют конусовидные фиксаторного типа и трубчатые микротрихий, на стробиле — трубчатые трофического типа. Сложная картина в распределении микротрихий в разных частях сколекса и стробилы наблюдалась также у представителей отряда Cyclophyllidea (Berger, Metrick, 1971; Oberlaker et al., 1973, и др.). Ультратонкое строение микротрихий тегумента цестод к настоящему времени изучено достаточно подробно. Их покрывает поверхностная плазматическая мембрана тегумента. Под плазматической проксимальной части лежит электронно-плотный слой, образующий внутренний цилиндр микротрихий, погруженный иногда в наружную цитоплазму тегумента. Матрице этой части содержит продольно ориентированные микрофиламенты, сходные с таковыми у микроворсинок кишечного эпителия (Braten, 1968a).

Дистальная часть конусовидных микротрихий представлена электронно-плотным шипом. Наличие продольной исчерченности в этой части — характерная черта конусовидных микротрихий, что отмечено у всех исследованных в этом отношении цестод (рис. 27, а; 46, б; 54, а). На поперечном срезе верхушки конусовидных микротрихий *Echinocoecus granulosis* обнаружены микротру-

Гочки диаметром 9.5—10.5 нм, объединенные плотными филаментами в гексагональную структуру (Smuth, 1972). У *Echneibothrium variabile* диаметр микротрубочек равен 7 нм, у *Acanthobothrium dujardini* и *Grillotia erinaceus* — около 9 нм, и они связаны между собой филаментами меньшего диаметра (Бисерова, 1986). Подобная исчерченность свойственна белковым кристаллам, компактно упакованным по типу сборки микротрубочек. Однако природа и химический состав электронно-плотных веществ апикальной части микротрихий до сих пор не выяснены. Плазмалемма апикальной и базальной частей микротрихий отделена от осмиофильной уплотненной части светлым промежуточком (рис. 39, б). Предполагается, что через это пространство поступает материал в дистальную часть микротрихий в процессе ее образования (Smuth, 1972). Базальная и апикальная части микротрихий разделены своеобразной пластинкой. Большинство авторов указывают на наличие в ней двух электронно-плотных и одного электронно-светлого слоя, не отмечая их мембранной природы. Базальная часть трубчатых микротрихий трофического типа содержит внутренний цилиндр фибриллярной природы, стенка которого не укреплена электронно-плотным веществом. Внутри цилиндра у многих цестод обнаружено второе кольцо фибрилл (Conder et al., 1983).

Сколексы цестод отрядов *Tyranorhyncha* и *Tetraphyllidea*, паразитирующих в кишечнике морских рыб, сложны устроены и обладают большим разнообразием форм микротрихий и большей дифференцированностью распределения на разных участках сколекса, чем у *Pseudophyllidea* и *Caryophyllidea*. Базальная часть микротрихий на сколексах и шейке взрослых тетрафиллидных и тирапноринхных цестод укреплена сильнее за счет отложения значительного количества осмиофильного материала в их стенках, чем таковая у других низших цестод (Бисерова, Куперман, 1983). Трубочатые микротрихии не имеют укрепления в базальной части.

Представитель отряда *Tyranorhyncha* *G. erinaceus* и отряда *Diphyllidea* *Echinorhynchus tyrus* имеет на сколексе крупные специализированные микротрихии особого строения, получившие название полимикротрихий (Бисерова, 1986). Дистальная часть конусовидных укрепленных микротрихий широкая, ланцетовидная с продольной исчерченностью (*A. dujardini*, *B. scorpion*). У многих *Pseudophyllidea* электронно-плотная дистальная часть микротрихий этого типа узкая и удлиненная.

У некоторых цестод дистальная часть обоих типов микротрихий приобретает необычную форму. Иногда она частично или полностью редуцируется, что чаще наблюдается у трубчатых микротрихий.

Что касается формирования микротрихий у взрослых цестод, то их первоначальное образование в тегументе происходит на фазе процеркоидов. Появление их предшествует стадии микроворсинок. Развитие микротрихий происходит двумя способами: 1) преобразование микроворсинок в микротрихии и 2) самостоятельное формирование последних под поверхностной плазматической мембраной, параллельно ей (см. раздел 1.2). Сходная картина роста микротрихий на основе микроворсинок наблюдается и на личинках циклофилидных цестод (Mac Kinnon, Burt, 1984; Richards, Arme, 1984).

Обновление и образование микротрихий имеет место и на последующих фазах развития цестод — у плероцеркоидов и взрослых червей. Впервые образование микротрихий описано у половозрелых *C. laticeps* в задних отделах тела (Richards, Arme, 1981b). Развивающиеся микротрихии наблюдаются в слое наружной цитоплазмы. Дистальная часть их расположена параллельно внутренней плазматической мембране подобно тому, как у процеркоидов *T. nodulosus* (Тимофеев, Куперман, 1972), *S. mansonoides* (Lumsden et al., 1984), *Mesocotoides corti* (Hess, 1980). Проксимальная часть микротрихий у взрослых цестод в отличие от процеркоидов располагается перпендикулярно к поверхности. Затем сформированная дистальная часть выпрямляется, а проксимальная выходит из синцитиального слоя на поверхность тегумента. Материалом для их построения могут служить многочисленные электронно-плотные тела, имеющие правильную гексагональную внутреннюю структуру (Richards,

Arne, 1982). Подобный способ формирования микротрихий мы наблюдали у другого вида карофилид — *Khawta sinensis* в задней части тела (рис. 53, з).

Развитие микротрихий в апикальном слое наружной цитоплазмы тегумента отмечено нами у нескольких видов псевдофилидных (*B. achellognathi*, *E. rugosum*, *S. solidus*) и протеоцефалидных цестод (*P. torulosus*). В области шейки и передней части тела наблюдается различная степень погруженности цилиндрической базальной части трубчатых микротрихий в наружную цитоплазму тегумента, что демонстрирует разные стадии их роста. У некоторых микротрихий базальная часть полностью находится в толще синцития и лишь апикальная возвышается над поверхностью тегумента (рис. 42, а; 54, з). Постепенно базальная часть микротрихий выходит на поверхность тегумента и принимает стационарное положение. Базальная и частично апикальная части обычно лежат перпендикулярно поверхностной мембране. Непосредственно к погруженной части микротрихий плотно прилегают электронно-плотные тела и ограниченные мембраной везикулы, которые, вероятно, участвуют в построении новых микротрихий.

Другой способ формирования микротрихий у взрослых цестод связан с их продольным расщеплением. У *Grillotia erinaceus* (Туранорхунча) в области шейки процесс начинается с увеличения диаметра внутреннего цилиндра трубчатых микротрихий и скопления в нем большого числа нерегулярно расположенных микрофиламентов (Бисерова, 1986). Стенки цилиндра, а затем и наружная плазматическая мембрана выпячиваются, микрофиламенты располагаются упорядоченно, а вновь образованные микротрихии расходятся.

Продольное расщепление мы наблюдали у конусовидных микротрихий сколекса взрослых *B. achellognathi* (рис. 39, з) и у трубчатых микротрихий в области шейки у *E. rugosum* и *P. torulosus*. Образование 2—3-х и более новых микротрихий происходит в пределах одной исходной под плазматической мембраной или путем продольного расщепления выростов, возникающих на поверхности тегумента, с последующим формированием в них пучка новых микротрихий (*T. meridionalis*). Возможны и другие способы формирования микротрихий у взрослых цестод. Этот вопрос требует дальнейшего изучения и детализации.

На поверхности сколекса и стробилы у цестод некоторых видов (*T. nodulosus* и др.) микротрихии трубчатого типа плотно прилегают друг к другу, а их основания исходят из одного участка тегумента, что приводит к образованию единого пучка. Наиболее высокая плотность трубчатых микротрихий на единицу площади отмечена в передней и средней частях стробилы. Различия строения микротрихий отражают многообразие их функций.

Характерной чертой многих взрослых цестод является присутствие на поверхности их тела наряду с микротрихиями особых выростов — выпячиваний цитоплазматического слоя. У некоторых псевдофилидных цестод в области сколекса описаны выросты наружной цитоплазмы, содержащие плотные секреторные гранулы, поступающие через секреторные протоки железистых клеток. Важно отметить, что пальцеобразные выросты с микротрихиями, наблюдаемые на поверхности тела плероцеркоидов *Schistocephalus*, у половозрелых особей не встречаются (Тимофеев, 1966; Morris, Finnegan, 1968, 1969). Предполагается, что они отслаиваются после попадания в окончательного хозяина и под плазматической мембраной, в апикальной зоне наружной цитоплазмы тегумента *S. pungitii*, происходит новообразование микротрихий (Тимофеев, 1966).

Строение покровных тканей взрослых червей заметно различается на протяжении стробилы, что отражает функциональные особенности каждого отдела. Слой наружной цитоплазмы тегумента взрослых цестод содержит в основном те же компоненты, что и у плероцеркоидов этого же вида (везикулы, вакуоли, электронно-плотные тела различной формы, митохондрии). Однако у цестод ряда видов некоторые компоненты этого слоя исчезают и появляются новые. Так, у плероцеркоида *D. latum* описаны два типа тел — дискообразные и пластинчатые. Однако в наружной цитоплазме взрослых особей пластинчатые тела не встречаются (Braten, 1968b). У взрослых *Eubothrium*, как и у плероцеркоидов, наряду с вакуолями округлой формы с электронно-плотным со-

держимым обнаружены вакуоли другой формы, имеющие на срезе вытянутые профили, что придает этому слою сетчатый характер (*E. salvelini*, *E. rugosum*) (Куперман, 1980а).

Высота наружного синцития и слоя клеток тегумента достигает наибольшей величины в передних и средних отделах тела. Клетки тегумента расположены на разных уровнях несколькими рядами. Образование мощного слоя тегументальных клеток и высокая плотность трубчатых микротрихий обеспечивают интенсивную трофическую функцию этой части стробилы. Высота слоя наружной цитоплазмы в участках стробилы, содержащих гонады, значительно уменьшается. Размеры клеток в этой области у цестод некоторых видов возрастают. Расположение их у различных групп особой неодинаково. Так, у представителей рода *Triacnophorus* клетки крупные, плотно прилегают друг к другу и расположены на одном уровне. У цестод рода *Eubothrium* они мелкие, расположены на разных уровнях и имеют значительные межклеточные пространства.

Клетки тегумента передней и средней частей стробилы содержат большое число везикул, вакуолей, митохондрий, множество свободных рибосом, значительно развитый гранулярный ретикулум, аппарат Гольджи, т. е. имеют все признаки высокой активной секреторной деятельности.

В зрелых члениках задней части стробилы, наполненных яйцами, наблюдаются значительные изменения ультраструктуры покровов: исчезновение или редукция микротрихий, набухание и вакуолизация митохондрий и деструкция клеток тегумента. Эти признаки отражают нарушение трофической и защитной функций покровов этой части стробилы перед отторжением зрелых члеников.

Таким образом, проведенное исследование ультраструктуры тегумента цестод позволило выявить различия в его строении на разных стадиях онтогенеза и проследить изменения покровов на каждой стадии. Морфологические преобразования тегумента в процессе онтогенеза тесно связаны с изменением экологии и физиологии паразитов, обусловленными сменой их хозяев, локализацией и среды обитания. У взрослых цестод увеличение размеров и количества микротрихий на единицу площади существенно увеличивает абсорбционную поверхность. Значительное развитие слоя наружной цитоплазмы и связанных с ним клеток тегумента способствует усилению трофической функции у взрослых червей, что необходимо для обеспечения быстрого роста, активного онтогенеза, формирования многочисленных гонад и массовой продукции яиц.

1.4. СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКРОВОВ ЦЕСТОД РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП

Изучение покровных тканей цестод различных систематических групп под световым и электронным микроскопами показало принципиальное сходство в общем плане их организации. Вместе с тем проведенное нами исследование тегумента и связанных с ним структур у цестод 35 видов из 6 отрядов в совокупности с данными литературы позволило выявить различия в деталях их строения, отражающее многообразие функций покровов в зависимости от среды обитания в различных хозяевах. Кроме того, сравнительно-морфологический анализ представителей различных отрядов позволяет оценить значение этих признаков для систематических построений в пределах класса цестод (Куперман, 1980а, 1980б).

В настоящем разделе на основании данных, полученных с использованием трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов, приводится характеристика покровов и связанных с ними структур у большой группы наших цестод. В связи с тем, что наиболее существенные различия в структуре покровных тканей у плероцеркоидов и взрослых особей наблюдаются на уровне отдельных семейств и отрядов, описание приводится в соответствии с их систематической принадлежностью. При характеристике взрослых цестод мы будем проводить сравнение с процеркоидами и плероцеркоидами.

Сем. Amphicotylidae. Общий план строения микротрихий и наружного слоя тегумента плероцеркоидов *E. rugosum* и *E. salvelini* совпадают с таковыми у полностью сформированных процеркоидов этих же видов. На поверхности их тела присутствуют преимущественно микротрихии конусовидного типа, покрытые мембраной, являющейся продолжением поверхностной цитоплазматической. Наряду с конусовидными у плероцеркоидов этих видов в области сколекса встречаются немногочисленные трубчатые микротрихии (рис. 30, а). Исследование поверхности тегумента половозрелой особи *E. rugosum* на ска-

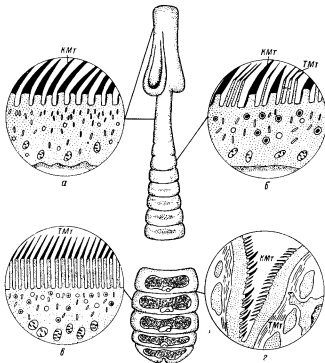


Рис. 25. Схема строения микротрихий и тегумента в разных частях тела-взрослых особей *E. rugosum*.

а — сколекс; б — шейка; в — средняя и задняя части тела; г — участки соединения члеников.

нирующем микроскопе показало наличие микротрихий по всей длине тела (рис. 30, б). Кроме микротрихий на всех участках тела обнаружены выросты цитоплазмы. Однако их наибольшее количество наблюдается в области сколекса и шейки. Выявлены также чувствительные отростки сенсорных клеток на поверхности сколекса.

Конусовидные и трубчатые микротрихии на поверхности тела цестод *E. rugosum* и *E. salvelini* распределены неравномерно. Первые присутствуют на сколексе, шейке и на отдельных небольших участках средней и задней частей стробилы. На передних члениках обнаружены оба типа микротрихий. Трубчатые микротрихии покрывают всю стробилу червей (рис. 25). Конусовидные микротрихии *Eubothrium* имеют неширокую и относительно слабо укрепленную базальную часть и длинную электронно-плотную апикальную, которая разделена многослойной пластинкой. Апикальный конец продольно исчерчен,

на поперечном срезе четко видна микрофиламентная структура этой части микротрихий (рис. 30, в). Форма конусовидных микротрихий варьирует: в ботриях и на шейке размеры их больше за счет более длинной базальной части по сравнению с микротрихиями на остальной части сколекса.

Слой наружной цитоплазмы, клетки тегумента и прилегающая мускулатура по своему строению на разных участках тела *E. rugosum* заметно различаются. Толщина наружной цитоплазмы на сколексе варьирует от 1.5 мкм на теменной пластинке до 2.3 на боковых сторонах сколекса и в ботриях; на шейке она составляет 3.5 мкм, на стробиле — 4.5 в передней части, 7.6 в средней и 5 мкм в задней.

Слой наружного синцития сколекса весьма беден органоидами. Подстилающая его базальная пластинка хорошо развита. Толщина ее в области теменной пластинки составляет 0.46—0.53, в области латеральных сторон сколекса и ботрий — 0.24—0.30 мкм. Ее основное вещество содержит большое число фибриллярных элементов и служит опорой для мышечных волокон (рис. 31, а). Волокна проходят в трех перпендикулярных направлениях и занимают почти весь объем сколекса. Тегументальные клетки сколекса имеют сильно изрезанную цитоплазму и соединяются с наружной цитоплазмой редко встречающимися мостиками. Железистые клетки, лежащие в паренхиме сколекса, описаны подробно в гл. 2. Наружный цитоплазматический слой в области шейки богат органоидами и содержит разнообразные по форме везикулы и вакуоли. Базальная пластинка зигзагообразная с хорошо развитым фиброзным слоем, под которым лежат крупные мышечные волокна.

Тегументальные клетки шейки крупнее таковых сколекса. Они округлой формы, цитоплазма их содержит большое количество митохондрий, свободные рибосомы, аппарат Гольджи, везикулы, вакуоли и липидные гранулы. В медулярной паренхиме выявлены малодифференцированные клетки с крупным ядром и небольшим объемом цитоплазмы, заполненной рибосомами (рис. 31, б).

Слой наружной цитоплазмы стробилы толще, чем в сколексе и шейке, и содержит большое число органоидов: митохондрий, располагающихся преимущественно над базальной мембраной, везикул и вакуолей. Базальная пластинка прямая, часто прерывается цитоплазматическими мостиками. Клетки тегумента стробилы в отличие от таковых сколекса имеют большие размеры. Цитоплазма их насыщена органоидами и содержит сильно развитый гранулярный ретикулум, вакуоли, крупные митохондрии, липидные гранулы.

При сравнении структуры покровов на протяжении тела червей обнаружены существенные различия, отражающие их функциональное значение в каждой части стробилы. Имеются 3 функциональные зоны в теле цестод: сколекс — орган фиксации, шейка — зона роста и дифференцировки клеток и средняя и задняя часть стробилы — репродуктивная зона (рис. 25). Функцию сколекса как органа прикрепления подтверждает ряд морфологических признаков: наличие двух ботрий и преимущественно конусовидных микротрихий на поверхности тегумента *E. rugosum* и *E. salvelini*, что способствует дополнительной фиксации паразита в стенке кишечника; невысокий слой наружной цитоплазмы тегумента; хорошо развита базальная пластинка; мощная мускулатура и большое количество секреторных выростов на поверхности тегумента в этой области. Шейка характеризуется конусовидными микротрихиями, более высоким, чем на сколексе, слоем наружной цитоплазмы и наличием в паренхиме недифференцированных клеток, что свидетельствует об участии этой части тела червей в росте стробилы. На стробиле расположены в основном трубчатые микротрихии, высота наружного синцитиального слоя и клеток тегумента достигает наибольшей величины, особенно в средней части (рис. 31, в). Площадь поверхности увеличивается в этой части за счет трубчатых микротрихий стробилы в 42 раза. Трубчатые микротрихии, базальная часть которых напоминает микроворсинки кишечного эпителия, вероятно, участвуют в абсорбции пищи, значительно увеличивая площадь всасывания. Судя по морфологическим и морфометрическим данным (табл. 3), наиболее интенсивные трофические процессы протекают именно в средней части стробилы, в меньшей степени они выражены в передней и задней частях. Это подтверждают и биохимические данные (Кузьмина, Куперман, 1983). Морфометрия трубчатых

микротрихий проведена и у *E. crassus* (Graber, Storch, 1979). На поверхности стробилы *E. rugosum*, как и у цестод некоторых других видов, обнаружены не только трубчатые, но и чередующиеся с ними конусовидные микротрихии, расположенные локально в местах соединений члеников, в области «паруса» (рис. 31, г). Присутствие микротрихий на латеральной поверхности членика в участке, прилегающем к стенке кишечника, свидетельствует об участии их в процессе фиксации, и, возможно, передвижения червей.

На взрослой стадии у представителей этого семейства (*E. rugosum*, *E. salvelini*, *E. crassus*, *E. acipenserinum*) строение и ультраструктурные черты организации покровов весьма сходны. От плероцеркоидов их отличают особенности, касающиеся формы и величин микротрихий и вакуолей дистальной цитоплазмы. Крупные конусовидные микротрихии взрослых червей за счет базальной и апикальной частей значительно длиннее, чем у плероцеркоидов (рис. 30, в). Показано, что у видов *E. rugosum* и *E. salvelini* на сколесе преобладают крупные конусовидные микротрихии, а у *E. crassus* и *E. acipenserinum* — конусовидные и трубчатые присутствуют приблизительно в равной степени. На поперечном срезе конусовидные микротрихии в дистальной части представляются набором плотно упакованных микрофибрилл, а в проксимальной части можно отметить слитные несколько микротрихий, окруженных единой мембраной, покрытой фибриллярным материалом типа гликокаликса (рис. 30, в).

Таблица 3

Морфологические параметры трубчатых микротрихий на разных участках поверхности тела взрослых цестод *Eubothrium rugosum*

Параметры	Участки поверхности тела			
	сколесе	стробила		
		передний отдел	средний отдел	задний отдел
Количество микротрихий (на 1 мм ²)	16.8 ± 2.8	40.5 ± 3.6	64 ± 2	4.12 ± 3.6
Длина базальной части микротрихий (мкм)	0.41 ± 0.03	1.27 ± 0.02	1.4 ± 0.06	1.48 ± 0.13
Длина апикальной части микротрихий (мкм)	1.74 ± 0.1	1.37 ± 0.12	1.37 ± 0.11	1.25 ± 0.1
Диаметр базальной части микротрихий (мкм)	0.26 ± 0.04	0.11 ± 0.01	0.091 ± 0.01	0.1 ± 0.01
Увеличение поверхности тела за счет базальной части микротрихий	5.16	18.63	26.33	21.14
Увеличение поверхности тела за счет апикальной части микротрихий	11.09	9.48	15.46	9.34
Суммарное увеличение поверхности тела за счет микротрихий (на 1 мм ²)	16.25 ± 0.86	28.12 ± 1.27	41.79 ± 1.33	30.48 ± 2.27

Слой наружной цитоплазмы тегумента всех видов *Eubothrium* заполнен везикулами и вакуолями. Наряду с вакуолями округлой формы у взрослых особей, как и у плероцеркоидов, содержится многочисленные вакуоли, имеющие на срезе вытянутые профили, что придает тегументу сетчатый вид (рис. 30, в). В клетках тегумента присутствуют структуры, аналогичные таковым в наружном синцитии. В участках зрелой задней части стробилы, наполненной икрами, у *E. crassus* наблюдается редукция или полное исчезновение микротрихий, набухание и вакуолизация митохондрий и деструкция тегумента в целом, что свидетельствует о нарушении трофической и защитной функций покровов данных участков стробилы перед их отторжением (Куперман, 1976а).

У всех исследованных видов взрослых *Eubothrium* (*E. rugosum*, *E. salvelini*, *E. crassus* и *E. acipenserinum*) нами обнаружены выросты или выпячивания наружного цитоплазматического слоя, содержащие округлые электронноплотные гранулы секрета, которые продуцируются специализированными тегументальными железистыми клетками (рис. 64, б, в; 66, б). Выросты регу-

лярно повторяются на поверхности сколекса, преобладая в области теменной пластинки и на краях ботрий. В остальной части стробилы они малочисленны. У процеркоидов и плероцеркоидов *E. rugosum* и *E. subelmti* обнаружены аналогичные выросты, но значительно меньшего размера, чем у взрослых особей.

Сем. Triaenophoridae. Как и у большинства других цестод, тегумент плероцеркоидов *T. nodulosus* и *T. crassus* несет два типа микротрихий. Микротрихиями первого типа состоит из короткого квадратного или прямоугольного основания и отходящей от него широкой плотной конусовидной части. Второй тип представлен узкой длинной трубчатой частью и вытянутой бичевидной, отделенной пластинкой (рис. 26, б; 33, а, б). Поверхность сколекса покрыта плотно прилегающими микротрихиями обоих типов. В области шейки обнаружены микротрихиями конусовидного типа, в средней и задней части стробилам — лишь трубчатые. Базальная и апикальная части трубчатых микротрихий у *T. crassus* значительно длиннее, чем у *T. nodulosus*. Апикальная часть микротрихий у *T. nodulosus* электронно-плотная, сравнительно короткая, тогда как у *T. crassus* — электронно-прозрачная, нитевидная, извитая. Дистальная цитоплазма тегумента заполнена многочисленными гранулами и вакуолями двух типов: более крупными, электронно-прозрачными и мелкими, содержащими электронно-плотный материал. Митохондрии с небольшим числом крист и плотным матриксом в области сколекса расположены по всей толщине паружного слоя тегумента. В средней и задней частях тела они лежат над базальной мембраной. В наружной цитоплазме сколекса их гораздо больше, чем в других частях тела плероцеркоидов. Под базальной пластинкой располагаются наиболее развитые в сколексе пучки продольной и поперечной мускулатуры, известные гранулы и клетки тегумента. Последние плотно прилегают друг к другу, образуя единый слой. На примере плероцеркоидов *T. nodulosus* была показана дифференциация клеток и специализация их для выполнения различных функций (Давыдов, 1981).

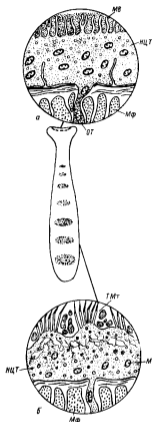
Строение покровов у плероцеркоидов и взрослых *T. nodulosus*, *T. crassus* и *T. meridionalis* сходно. На поверхности сколекса присутствуют конусовидные и трубчатые микротрихия (рис. 34, а). Стенки базальной части конусовидных микротрихий сильно укреплены осmioфильным материалом, внутрь их основания проникают вакуоли наружной цитоплазмы (рис. 33, в). Дистальная электронно-плотная часть микротрихий взрослого *T. nodulosus* значительно длиннее и шире, чем у плероцеркоидов этого же вида. Трубчатые микротрихиями *Triaenophorus* на сколексе и стробиле имеют вытянутое основание с гомогенным содержимым и небольшую нитевидную дистальную часть (рис. 34, в). Кроме микротрихий на поверхности тегумента встречаются крупные пальцеобразные выросты, не содержащие секреторные гранулы (Куперман, 1973). Наружный синцитий заполнен большим числом электронно-прозрачных или содержащих мелкие гранулы вакуолей, в базальной части его лежит много мелких митохондрий.

В покровах половозрелых цестод рода *Triaenophorus* в отличие от их плероцеркоидов более значительно развит слой клеток тегумента в шейке и передних отделах стробила. Клетки тегумента соединяются со слоем наружной цитоплазмы с помощью цитоплазматических мостиков, пронизывающих базальную пластинку. В цитоплазме клеток тегумента средней части тела *T. meridionalis* содержится развитая гранулярная эндоплазматическая сеть с большим числом рибосом, аппарат Гольджи, участвующий в формировании везикул, крупные митохондрии с плотным матриксом и большим количеством крист (рис. 34, б). Кроме того, в цитоплазме этих клеток обнаружено много вакуолей с мелкогранулярным содержимым, аналогичных таковым в наружном синцитии. Клетки плотно прилегают друг к другу и располагаются на одном уровне. В цитоплазме клеток другого типа встречаются мелкие гранулы гликогена и хорошо осмьюющиеся липидные включения.

У плероцеркоидов и взрослых *T. nodulosus*, *T. crassus* и взрослых *T. meridionalis* на поверхности сколекса обнаружены крупные выросты дистальной цитоплазмы, содержащие секреторные гранулы (рис. 33, а).

Сем. Cyathocephalidae. На верхушке своеобразного сколекса *C. truncatus*, имеющем форму воронки, обнаружены микроворсинки или, возможно, труб-

чатые микротрихии с редуцированными апикальными концами. Пространство между микроворсинками заполнено толстым слоем гликокаликса (рис. 35, а). На поверхности базальной части сколекса выявлены трубчатые микротрихий с укороченными базальной и апикальной частями. Высота слоя наружной цитоплазмы тегумента *C. truncatus* и *B. fallax* в области сколекса составляет



3—4 мкм. Этот слой содержит большое число элекронно-плотных телец конусоидной и дисковоидной формы, прозрачные вакуоли (диаметр 0,1—0,2 мкм), обширные каналы и множество митохондрий, лежащих преимущественно в верхней и средней частях этого слоя (рис. 35, а). Базальная мембрана дает многочисленные инвагинации, глубоко проникающие в слой наружной цитоплазмы. Для сколекса *C. truncatus*, действующего по типу вакуумной присоски, характерно мощное развитие мускульных элементов, представленных многослойными пучками кольцевой и продольной мускулатуры (рис. 35, а, б). При этом по краю воронки сильно развиты кольцевые мышцы, а в остальной части сколекса — продольные. Согласованные действия кольцевой и продольной мускулатуры обеспечивают чрезвычайно прочную фиксацию сколекса пестод этого вида на стенке кишечника рыб. В отростках клеток тегумента, связанных с наружным синцитием, наблюдается значительное количество митохондрий, поступающих из цитоплазмы клеток в этот слой (рис. 35, а). На поверхности тегумента в области шейки в сканирующем микроскопе обнаружены участки с прикрепленными лимфоцитами хозяина. В месте их прикрепления образуются «глазы» — участки тегумента, лишённые микротрихий и гликокаликса.

За пределами сколекса в переднем, среднем и заднем отделах тела выявлено два типа микротрихий: трубчатые трофического типа (рис. 36, а) и конусоидные с признаками фиксаторного типа. Последние более мощные, не имеют силь-

Рис. 32. Схема строения покровов в разных частях тела взрослых особей *Synbranchia* *fallax*.

а — область воронки сколекса; б — средняя часть тела.

ного укрепления базальной части, но обладают весьма развитой апикальной частью. Они располагаются только в складках покровов, как и у низших пестод нескольких видов (Куперман, 1982). В складках сильно развита продольная мускулатура. Наибольшая длина (5 мкм) трофических микротрихий и увеличение площади поверхности за их счет (в 34 раза) обнаружены в средней части тела червей. Слой гликокаликса между микротрихиями хорошо развит. Высота наружного синцития в этом отделе достигает 10 мкм. Для *B. fallax* свойственна мощно развитая базальная пластинка за счет слоя фибриллярных волокон, вероятно коллагеновой природы (рис. 36, б). В цитоплазме клеток

цветод обоих видов обнаружено скопление крупных липидных гранул, направленных к поверхности тегумента (рис. 36, б, в). Дифференциация покровов *C. truncatus* в разных частях тела отражена на рис. 32.

Сем. Diphylobothriidae. Строение покровных тканей у представителей этого семейства на стадии плероцеркоидов заметно различается. У *D. latum*, как уже указывалось, на сколексе присутствуют крупные микротрихии булавовидной формы с короткой и широкой базальной частью и расширяющейся к вершине дистальной, внутренняя структура которой имеет выраженную продольную исчерченность (рис. 27, б). Наряду с булавовидными встречаются крупные конусовидные и трубчатые микротрихии, причем первые преобладают (рис. 27, в). В области ботрий и за пределами сколекса булавовидные микротрихии не обнаружены.

В наружной цитоплазме тегумента сколекса присутствуют многочисленные пластинчатые, реже дисковидные электронно-плотные тела и митохондрии (Heaten, 1968b). Наряду с ними у *D. latum* имеются мелкие вакуоли с гранулярным содержанием. За пределами сколекса пластинчатые и дисковидные тела встречаются очень редко, слой цитоплазмы в этой области заполнен множеством округлых вакуолей, содержащих мелкие гранулы. Наружный синцитий значительной толщины (более 10 мкм) ограничен базальной пластинкой, под которой лежат тонкие волокна продольных и кольцевых мышц (рис. 28, б). Клетки тегумента веретеновидные, лежат свободно и расположены на одном уровне (рис. 28, в). В перинуклеарной цитоплазме этих клеток наблюдается большое число телец, аналогичных таковым в дистальной цитоплазме тегумента сколекса (рис. 28, а, б). Они граничат с аппаратом Гольджи, который принимает участие в их формировании, и по отросткам клеток поступают в наружную цитоплазму. В некоторых клетках встречаются большие скопления гранул гликогена (Куперман, 1980а).

На поверхности тела плероцеркоидов *D. dendriticum* из нерки присутствуют два типа микротрихий, один из которых существенно отличается от подобного у *D. latum*. Это трубчатые микротрихии с небольшим узким основанием и очень длинной, узкой и извитой дистальной частью, которая более чем в 10 раз длиннее базальной. Они расположены пучками и являются доминирующими (рис. 26, а). Второй тип составляют конусообразные микротрихии, которые заметно меньше по величине, чем аналогичные у *D. latum*. Они располагаются обособленно на поверхности сколекса. Наружная цитоплазма заполнена гранулярными телцами различной формы и крупными митохондриями, лежащими под базальной мембраной (Куперман, 1980а). Клетки тегумента по своему строению и расположению сходны с таковыми у *D. latum*, однако в состав этого слоя у *D. dendriticum* входят мощные пучки продольных мышечных волокон.

Следует отметить, что структуры покровных тканей плероцеркоидов *D. dendriticum* из нерки и *D. ditremis* из корюшки имеют много общих черт. У взрослых *D. dendriticum* длинные, извитые трубчатые микротрихии отсутствуют, они заменяются короткими конусовидными, количество которых на единицу площади заметно уменьшается (рис. 38, в). В отличие от плероцеркоидов дистальная цитоплазма взрослых червей заполнена очень мелкими округлыми вакуолями, содержащими гранулярный материал, и многочисленными крупными липидными включениями. Толщина слоя тегументальных клеток увеличивается по сравнению с плероцеркоидами в 1.5—2 раза. Он состоит из плотно прилегающих друг к другу клеток.

Сем. Ligulidae. У плероцеркоидов *Ligula intestinalis*, *Schistocephalus solidus* и *Digramma interrupta* обнаружено сходство в строении покровов. Отличительная особенность представителей этого семейства — присутствие на поверхности их плероцеркоидов регулярно повторяющихся пальцеобразных выростов наружной цитоплазмы тегумента. Длина их у всех исследованных видов достигает 2 мкм, на поперечных срезах они имеют округлую или продолговатую форму (Куперман, 1980а). Выросты сужены у основания и покрыты наружной плазматической мембраной тегумента. Они содержат электронно-плотные гранулы в виде коротких палочек, окруженных мембраной, часто расположенных перпендикулярно к поверхности мембраны и соприкасающихся с ней. Палочковидные гранулы встречаются не только в выростах, но

и по всей толще слоя наружной цитоплазмы тегумента. Наряду с описанными телами наружный синцитий и выросты заполнены множеством вакуолей. Пальцеобразные выросты и поверхность тегумента между ними несут многочисленные микротрихии с трубчатой базальной и сильно выгнутой апикальной частями (рис. 29, *а*). Длина их варьирует от 5 до 10 мкм. Благодаря своим размерам и удлинению апикальной части они имеют некоторое сходство с микротрихиями *D. dendriticum* и *D. ditremum*. Однако у лигулид дистальный конец их более широкий и плотный, чем у дифиллоботрид.

Слой наружного синцития лигулид сильно развит и достигает 20—25 мкм. Наряду с вакуолями в этом слое присутствует много мелких митохондрий с плотным матриксом и небольшим количеством крист, которые сосредоточены преимущественно в его базальной части.

Базальная мембрана, подстилающая наружный слой цитоплазмы, дает внутрь ее множество инвагинаций. Базальная пластинка, лежащая под ней, достигает у лигулид толщины 2—2,5 мкм и пронизана множеством каналов, которые соединяют слой наружной цитоплазмы с клетками тегумента (рис. 38, *б*). В этих каналах обнаружены вакуоли, палочковидные тела и митохондрии, сходные с таковыми в наружном синцитии. Базальная пластинка представлена множеством неправильно ориентированных фибрилл. Протоки железистых клеток через базальную пластинку проходит в поверхностный слой тегумента. Слой продольных и кольцевых мышечных волокон под базальной пластинкой хорошо развит (рис. 38*а*). Характер расположения мышечных волокон сходен с таковым у *D. ditremum*.

Тегументальный слой клеток имеет размеры от 75 до 100 мкм. Клетки (иногда многоядерные) преимущественно веретеновидной формы длиной 10—20 мкм и располагаются на нескольких уровнях. Сильно удлиненные отростки клеток идут как в наружной цитоплазме покровов, так и глубоко проникают в паренхиму. В клетках тегумента присутствуют крупные ядра, митохондрии, хорошо развитый гранулярный ретикулум с множеством рибосом, различные вакуоли и гранулы. Второй тип клеток содержит известковые гранулы. Дифференциация покровов в процессе развития *S. pangitii* и *S. solidus* прослежена В. А. Тимофеевым (1966), Моррисом и Финнеганом (Morris, Finnegan, 1968, 1969). Интенсивное развитие покровов и быстрая дифференцировка их у лигулид обусловлены значительными потребностями в энергетических веществах, необходимых для обеспечения значительного роста и морфогенеза половой системы, происходящих на стадии плероцеркоида. По своей структуре тегумент плероцеркоидов этих видов приближается к строению покровов взрослых червей.

Пальцеобразные выросты на поверхности тегумента плероцеркоидов лигулид отслаиваются и исчезают за несколько дней пребывания их в кишечнике окончательных хозяев, где у червей происходит формирование яиц и превращение их в половозрелые особи. На месте выростов у взрослых форм предполагается образование новых микротрихий (Тимофеев, 1968). Микротрихии половозрелых особей отличаются от таковых плероцеркоидов отсутствием длинной апикальной части и меньшей длиной (до 0,5 мкм) (рис. 38, *а*). Базальная часть микротрихий в задней части тела червей глубоко проникает в наружную цитоплазму тегумента (рис. 70, *б*). В цитоплазме наблюдается скопление липидных включений, расположенных над базальной пластинкой (рис. 38, *а*). Структура базальной пластинки, тегументальных клеток и мускулатуры сходна с таковой плероцеркоида. Высота тегументального слоя равна 15—20 мкм. Известковые тела у половозрелых лигулид подвергаются разрушению. Минеральное содержимое во многих из них теряет концентрическую слоистость, становится гомогенным, внутри тел образуются обширные полости (рис. 78, *е*).

Сем. Bothriocephalidae. У взрослых *B. acheilognathi* на поверхности тегумента сколекса выявлены два типа микротрихий — трубчатые и конусовидные (рис. 39, *а*). В последних различают широкую укрепленную базальную часть и длинный элентронно-плотный шип, расположенный под углом к поверхности тегумента. Базальная часть некоторых конусовидных микротрихий разделена двумя продольными линиями, идущими от многослойной пластинки и заканчивающимися в верхнем слое наружной цитоплазмы (рис. 39, *б*). Трубоччатые трофические микротрихии сколекса и передней части стробилы имеют

длинную узкую цилиндрическую неукрепленную базальную часть и удлиненный апикальный конус (Куперман, 1980а).

В передней части стробилы мы наблюдаем различную степень погружения базальной части трубчатых микротрихий в наружную цитоплазму тегумента (рис. 42, а). У некоторых микротрихий она погружена полностью и лишь ее апикальная уплотненная часть находится над поверхностью тегумента. Непосредственно к погруженной части микротрихий прилегают электронноплотные тела различной формы, которые, вероятно, участвуют в построении новых микротрихий. Наряду с этим встречаются микротрихи, внутренний цилиндр базальной части которых лишь частично внедрен в наружную цитоплазму, а большая часть возвышается над поверхностью тегумента. Наблюдается картина, по всей вероятности, демонстрирует рост микротрихий у взрослых цестод *B. acheilognathi*. У взрослых особей *B. acheilognathi* наблюдается неравномерная дифференциация структуры покровов в разных частях стробилы. В средней и задней частях стробилы встречаются лишь трубчатые неукрепленные микротрихи трофического типа.

Наряду с микротрихиями поверхность тегумента, особенно на сколексе, имеет многочисленные цитоплазматические выпячивания (выросты), содержащие секрет (рис. 36, а). Характерно, что эти выпячивания, заполненные секреторными гранулами, встречаются как у *B. acheilognathi*, так и у *E. ragosum* не только в области сколекса, но и в средней и задней частях тела (рис. 65, б), хотя и в небольших количествах (Куперман, 1982).

Цитоплазма наружного слоя тегумента представляет собой типичный синцитий и содержит несколько видов включений. К ним относятся электроннопрозрачные или содержащие осmioфильные включения вакуоли округлой и вытянутой формы размером до 0.15 мкм (рис. 40, а, б), а также ограниченные мембраной гранулярные тельца гантелеобразной, палочковидной и дисковидной формы, заполненные электронно-плотным содержанием, локализованные в средней и задней частях тела. Тегумент содержит большое количество округлых митохондрий с матриксом малой электронной плотности и хорошо развитыми пластинчатыми кристами, расположенными по всей толщине слоя дистальной цитоплазмы. Можно также отметить некоторое увеличение количества митохондрий в зоне, прилегающей к базальной мембране.

Толщина базальной пластинки, образованной базальной мембраной с широким фибриллярным слоем, неодинакова на протяжении тела: в области сколекса и шейки она шире, чем в стробиле. Базальная мембрана повсеместно образует более или менее глубокие инвагинации вглубь синцитиального слоя. Базальная пластинка пронизана отростками клеток тегумента, которые связывают их с дистальной цитоплазмой и содержат вакуоли, поступающие в наружный синцитий. Под базальной пластинкой проходят тяжи продольных и кольцевых мышц (рис. 40а, з). Толщина тегумента в области сколекса составляет 2.7 мкм, тогда как в средней и задней частях стробилы она достигает 4.3 мкм. Тегументальные клетки содержат крупное ядро с центрально локализованным компактным ядрышком, хорошо выраженными ядерными оболочками и мелкими немногочисленными ядерными порами. Цитоплазма клеток насыщена рибосомами, митохондриями, вакуолями и мультивезикулярными тельцами. В апикальной части цитоплазмы количество сферических включений увеличивается. Большое число везикул и вакуолей наблюдается и в цитоплазматических мостиках, образованных отростками клеток (рис. 40, а, б). В перинуклеарной зоне выявляется множество цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума и несколько аппаратов Гольджи, участвующих в формировании структурных элементов, поступающих в наружный синцитий (рис. 41, а, б). Тегументальные клетки обладают признаками активной секреторной функции.

Следует отметить огромное количество гранул α -гликогена, заполняющего отростки и «мостки» гликогенсодержащих клеток паренхимы, встречающиеся также в мускульных клетках и клетках, прилегающих к выделительным канальцам, цистоцитам и нервам стволам. В области сколекса гликогенсодержащие отростки заполняют пространства между тегументальными клетками. Часто в гликогенном материале лежат липидные гранулы (рис. 41, а, з).

Обнаружены «темные клетки» неправильной вытянутой формы с многолопастным ядром и четко контурированным ядрышком. Цитоплазма их обладает большой электронной плотностью, гранулярный ретикулум слабо развит, число митохондрий сравнительно невелико (рис. 42, б). «Светлые» и «темные» клетки у ряда видов цестод были описаны разными авторами (Тимофеев, 1964б; Threadgold, 1965; Smyth, 1969; Rifkin et al., 1970; Lascano et al., 1975). Вероятно, светлые клетки соответствуют тегументальным клеткам, а темные относятся к малодифференцированным (камбиальным) клеткам паренхимы. Сколекс *B. acheilognathi* был недавно изучен на сканирующем микроскопе для таксономии (Pool, Shubb, 1985).

На поверхности сколекса взрослых особей *B. scorpii* из морских рыб также встречаются микротрихии двух типов. Однако конусовидные фиксаторные микротрихии у них более мощные и имеют более широкие проксимальную и дистальную части, чем таковые у исследованных псевдофилидных ряда видов цестод (Куперман, 1980а). Для микротрихий этого типа у *B. scorpii*, как и у *B. acheilognathi*, характерно значительное укрепление их латеральных поверхностей осеофильным материалом, лежащим под наружной цитоплазматической мембраной (рис. 42, з). Аппикальная электронно-плотная часть их имеет широкое основание и сужается к вершине, которая переходит в длинный извитой отросток, хорошо видимый на сканирующем микроскопе (рис. 42, в).

Трубчатые трофического типа микротрихии, покрывающие переднюю, среднюю и заднюю части стробилы, имеют узкую цилиндрическую базальную часть и короткую плотную аппикальную (рис. 43, в, з). Длина, плотность распределения и количество трубчатых микротрихий на единицу площади в разных частях стробилы различны (табл. 4). Полученные данные свидетельствуют, что увеличение площади поверхности стробилы происходит за счет базальной части микротрихий, которые весьма напоминают микроворсинки клеток кишечного эпителия рыб (рис. 55, 5—з). Микротрихии средней части стробилы увеличивают поверхность тела *B. scorpii* более чем в 70 раз (Куперман, 1982), что вполне сравнимо с другими видами цестод (Threadgold, Robinson, 1984) и даже превышает увеличение поверхности мембраны кишечника у некоторых животных за счет микроворсинок (Уголев, 1963, 1967, 1972, 1985; Уголев и др., 1985). Эти данные говорят в пользу того, что в этой части стробилы, вероятно, происходит наиболее активные процессы абсорбции, связанные с органогенезом, формированием и функционированием половой системы. Морфологические данные подтверждают сведения о наиболее высокой активности пищеварительных ферментов в средней части стробилы, полученные нами на цестодах других видов (Кузьмина, Куперман, 1983).

Таблица 4

Морфологические параметры трубчатых микротрихий на разных участках поверхности тела взрослых цестод *Bothrioccephalus scorpii* (По: Куперман, 1982)

Параметры	Участок поверхности тела			
	сколекс	стробила		
		передний отдел	средний отдел	задний отдел
Количество микротрихий (на 1 мм ²)	4.92 ± 1.38	20.01 ± 2.80	40.88 ± 4.57	33.01 ± 10.23
Длина базальной части микротрихий (мкм)	0.67 ± 0.08	1.24 ± 0.43	1.01 ± 0.41	0.65 ± 0.06
Длина аппикальной части микротрихий (мкм)	0.40 ± 0.02	0.45 ± 0.05	0.65 ± 0.03	0.79 ± 0.08
Диаметр базальной части микротрихий (мкм)	0.14 ± 0.01	0.14 ± 0.009	0.13 ± 0.005	0.10 ± 0.008
Увеличение поверхности тела за счет базальной части	2.36 ± 0.55	11.5 ± 1.83	71.8 ± 9.67	7.73 ± 3.58
Увеличение поверхности тела за счет аппикальной части	0.43 ± 0.02	1.97 ± 0.22	5.25 ± 0.19	4.20 ± 0.45
Суммарное увеличение поверхности тела за счет микротрихий (на 1 мм ²)	2.79 ± 0.55	13.46 ± 1.85	77.05 ± 9.67	11.93 ± 3.61

Наряду с микротрихиями поверхность тела *B. scorpion* в области сколекса содержит многочисленные выросты с секретом, пальцеобразные выросты без секрета и рецепторы (Jones, 1975; Куперман, 1980а). Большой интерес представляет обнаружение конусовидных укреплённых микротрихий не только в области сколекса, но и на верхушках члеников задней части стробила *B. scorpion* (рис. 43, а, б). Присутствие микротрихий этого типа среди трубчатых на переднем участке стробила показано нами и у *E. rugosum*, что подтверждает, на наш взгляд, их участие в фиксаторных процессах у цестод, имеющих большую длину тела. Не исключено, что наличие конусовидных микротрихий на отдельных участках стробила, наиболее тесно прилегающих к стенке кишечника, свойственно и другим крупным цестодам.

Дистальная цитоплазма тегумента заполнена плотным гомогенным матриксом и мелкими вакуолями с хорошо осмирующимся аморфным материалом (рис. 43, в). Многочисленные митохондрии с более плотным, чем у *B. acheilostomii*, матриком равномерно распределены по всей толще цитоплазмы. Базальная пластинка у *B. scorpion* развита сильнее, чем у других видов цестод. Базальная мембрана образует глубокие инвагинации в слой дистальной цитоплазмы. Клетки тегумента насыщены вакуолями, везикулами и митохондриями, поступающими в наружную цитоплазму. Длинные отростки этих клеток проходят через базальную пластинку и связывают их с дистальной цитоплазмой. Обнаружено много отростков клеток, заполненных гликогеном и липидными телами.

1.4.2. ОТРЯД TRYPANORHYNCHA

Girillotia erinaceus (сем. Laelistorhynchidae) (по: Бисерова, 1986). Сколексы взрослых цестод этого вида вооружен 4 вворачивающимися хоботками и парой двоясных ботрий. Прикрепительный аппарат образуется в процессе морфогенеза плероцеркоида (McKegg, 1978). На ранней стадии его развития дифференциация покровов выражена слабо, их поверхность несет остроконечные, «широкие, конусовидные микротрихии. У сформированного плероцеркоида происходит образование специализированных микротрихий. При этом окончательное распределение поверхностных структур и формирование сколекса сохраняются у взрослых червей.

На внутренней (вогнутой) стороне ботрий сколекса половозрелых червей обнаружены крупные (до 3 мкм) микротрихии с 2—12 апикальными зубцами (рис. 51, а, б), названные полимикротрихиями (Бисерова, 1987). Они состоят из цитоплазматической базальной и электронно-плотной апикальной частей, разделенных трехслойной пластинкой. Базальная часть содержит опорный цилиндр с углообразной стенкой на стороне, противоположной наклону полимикротрихий. Электронно-плотный материал зубцов апикальной части соединяется над пластинкой, образуя единое целое.

Полимикротрихии выполняют фиксаторную функцию, о чем свидетельствуют их большие размеры, особенности ультраструктуры и распределение на поверхности сколекса в местах, наиболее тесно прилегающих к слизистой кишечника хозяина. Они располагаются упорядоченными рядами, большинство их наклонено к заднему концу тела червей (рис. 51, б, в). Остальная поверхность сколекса покрыта трубчатыми микротрихиями трофического типа, не имеющими скоплений электронно-плотного вещества в основании. Базальная часть их содержит внутренний цилиндр, заполненный гомогенной цитоплазмой. Такие же микротрихии встречаются на поверхности тегумента шейки и стробила.

Для поверхности сколекса половозрелых *G. erinaceus* свойственна высокая морфофункциональная дифференциация, выраженная в четком зональном распределении поверхностных структур: микроворсинки в апикальной области, полимикротрихии на внутренней стороне ботрий, микротрихии трофического типа на остальной поверхности сколекса. Сенсорные окончания вокруг хоботков и по краю ботрий образуют поля с регулярно расположенными рецепторами

на обеих поверхностях ботрий. Наружная цитоплазма и клетки тегумента имеют различную ультраструктуру в отдельных участках сколекса.

В передней части сколекса выявлена железистая функция тегументальных клеток без признаков их высокой специализации (Давидов, Бисерова, 1985). Наряду с электронно-плотными палочковидными и светлыми овальными гранулами секрета тегументальные железы поставляют в наружную цитоплазму через отростки клеток везикулы, митохондрии и другие компоненты покровов. На поверхности ботрий среди полимикротрихий расположены секреторные выросты, в которых накапливается секрет (рис. 51, *а*). В центральной части сколекса вокруг хоботковых влагалищ локализуются фронтальные железам, апикальные участки секреторных протоков которых снабжены комплексом специализированных контактов.

Покровы стробилы значительно отличаются от таковых сколекса. Размеры трофических микротрихий в разных участках тела варьируют. Длина их базальной части от сколекса к заднему отделу стробилы увеличивается в 6—7 раз. Отношение мембранной поверхности сколекса и стробилы составляет 1 : 12, что равно таковому у *A. dujardini* (Бисерова, Сметанин, 1982). В наружной цитоплазме тегумента стробилы большое количество везикул и митохондрий. Клетки тегумента больших размеров с крупными ядрами, цитоплазма их плотная, содержит крупные липидные гранулы, медные везикулы, богата рибосомами, гранулярный ретикулум хорошо развит. Большинство клеток тегумента содержит в цитоплазме бактерии, существенно меняющие их организацию и метаболизм.

Nybelinia surmenicola (сем. Tentaculaciidae). На поверхности сколекса и тела плероцеркода этого вида обнаружены длинные нитевидные микротрихии с узкой вытянутой базальной (длина 1.2 мкм) и апикальной (0.9 мкм) частями (рис. 50а, б). Пластинка, разделяющая обе части микротрихии, выражена нечетко. Наряду с микротрихиями покровы личинок в области сколекса несут крупные электронно-плотные образования, состоящие из длинной конусовидной ножки, расширяющейся на дистальном конце в виде зонтика. При больших увеличениях улавливается их продольная исчерченность, напоминающая таковую в апикальной части микротрихий многих цестод. Эти образования типа крючков частично погружены в наружную цитоплазму тегумента.

Слой дистальной цитоплазмы тегумента содержит медные везикулы с темным гранулярным матриксом внутри. В этой цитоплазме находится также крупные вакуоли, окруженные мембраной, с гомогенным содержимым средней плотности, и многочисленные митохондрии (рис. 50, *а*). Последние небольшого размера, округлой формы, сосредоточены в базальной части наружной цитоплазмы. Клетки тегумента имеют небольшое ядро с четко выраженным ядрышком, множество гранул гликогена, гранулярный эндоплазматический ретикулум, большое число везикул и вакуолей, идентичных таковым в наружной цитоплазме (рис. 50, *а*). Соединение клеток тегумента со слоем дистальной цитоплазмы осуществляется посредством неспециализированных мостиков, которые наполнены везикулами, вакуолями и митохондриями (рис. 50, *а*). Тегументальные клетки расположены вблизи от слоя дистальной цитоплазмы. Мускульные клетки имеют отростки сложной конфигурации, представленные мифофибриллами, глубоко внедряющимися в наружную цитоплазму тегумента.

1.4.3. ОТРЯД DIPHYLLIDEA

Echinobothrium typus (сем. Echinobothriidae) (по: Бисерова, 1986). Сколекс вооружен хоботком с двумя рядами крючьев и простыми листовидными ботриями. Его ладия часть вытянута и несет несколько рядов крючьев (рис. 52, *а*). На внутренней поверхности ботрий располагаются полимикротрихии с 3—7 зубцами, объединенные общим основанием, которые граничат с микротрихиями обычного типа (рис. 52, б, *а*). Полимикротрихии отличаются от таковых у *G. erlaseae* отсутствием разделительной пластинки между апикальной и базальной частями, более крупными размерами, сильным укреплением центрального и латерального зубцов. В апикальной части сколекса ми-

микротрихии или микроворсинки не обнаружены. Многочисленные рецепторные реснички распределены среди полимикротрихий на внутренней поверхности ботри. Крючья задней части сколекса и хоботка по ультратонкому строению аналогичны полимикротрихиям (рис. 52, з).

Для *E. tyrus* свойственно слабое развитие кожно-мышечного мешка. Дистальная цитоплазма тегумента на сколексе мало дифференцирована, покровная мускулатура не образует слоев, базальная пластинка развита слабо. Клетки тегумента лежат вблизи слоя наружной цитоплазмы и связаны с ним нитями неспециализированными отростками. Покровы хоботка и внутренней стороны ботри обнаруживают железистую специализацию. Клетки тегумента образуют железистый синцитий, выделение секрета происходит по меркриновому типу.

Ультраструктура тегумента хоботка не отличается от таковой апикальной области сколекса. Клетки тегумента расположены глубоко среди мышечных жидков, имеют неправильную форму. Хоботок образован терминальным впячиванием покровов, в которое погружены два ряда крючьев, укрепленных мускулатурой, формирующей массивный бульбус. В нижней части бульбуса присутствуют клетки фронтальных желез, протоки которых содержат микротрубочки и связаны с наружной цитоплазмой специализированными контактами.

Трофические микротрихии тегумента стробилы характеризуются длинной цилиндрической базальной и слабо развитой апикальной частями (рис. 52, д). Они образуют густую шеточную кайму. Дистальная цитоплазма тегумента стробилы имеет регулярную складчатость. Многократное увеличение мембранной поверхности тегумента достигается за счет высокой плотности микротрихий. У *E. tyrus* 91 % от общего увеличения поверхности стробилы приходится на базальную часть трофических микротрихий. Слой наружной цитоплазмы тегумента стробилы более ра вит, чем в сколексе. Он содержит множество электронно-плотных тел, но в нем отсутствуют митохондрии, липидные включения, сократительные вакуоли. Базальная пластинка хорошо развита, клетки тегумента лежат непосредственно под ней и связаны с наружной цитоплазмой многочисленными отростками. В клетках тегумента обнаружены 2—3 ядра, слабое развитие эндоплазматического ретикулума, крупные липидные включения. Железистая специализация тегументальных клеток в стробиле не выявлена. По слоям морфофункциональной организации покровы представителя отряда *Diphylleida* — *E. tyrus* более примитивны по сравнению с цестодами отрядов *Tyranorhyncha* и *Tetraphylleida*.

1.4.4. ОТРЯД TETRAPHYLLEIDA

Acanthobothrium dujardini (сем. Oncobothriidae). Покровные ткани представителя тетрафиллидных цестод обладают четкой структурной дифференциацией, что отражает разнообразие функций отдельных участков тела (Бисерова, Кулерман, 1983; Бисерова, 1986). Сколекс *A. dujardini* состоит из 4 присосок, 4 пар крючьев и 4 ботридий с 3 явками в каждой (рис. 37; 45, а, б). На поверхности тегумента сколекса выявлены два типа микротрихий: укрепленные фиксаторные конусовидной формы, неукрепленные трофические трубчатой формы и различные рецепторные образования.

Фиксаторные микротрихии располагаются на сколексе в местах тесного прилегания к стенке кишечника: вокруг присосок и крючьев, на внешней стороне ботридий и на шейке (рис. 45, а, з; 46, а, в). Базальная часть их сильно укреплена осмиофильным материалом, расположенным на стороне, противоположной наклону микротрихий (рис. 46, б, в), что препятствует ее разгибанию. Апикальный конец состоит из электронно-плотного вещества и имеет продольную исчерченность, как и у других видов цестод. На поперечном срезе обнаруживается его микротрубчатая или микрофибрилярная структура. Высота апикальной части конусовидных микротрихий на сколексе 3 мкм, базальной части — 0.4. На внутренней поверхности ботридиальных ямок происходит частичная, а на ботридиальных перегородках полная редукция микротрихий.

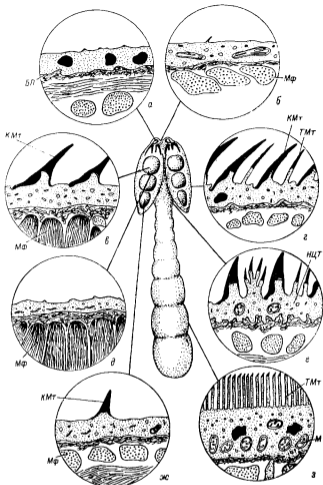


Рис. 37. Схема строения покровов на разных участках тела *Acamfobostirum fojaradi*.

а — голова; б — область передней конечности; в — передняя борозчатая линия; г — лирический специализированный инородный; д — инородный инородный; е — шея; ж — передняя борозчатая линия; з — ступенька.

Наружный слой цитоплазмы тегумента в области ботридриальных ямок и покровов бедер органоидами, высота его составляет 0.12—0.25 мкм. Базальная пластинка хорошо развита, основное вещество ее содержит большое количество фибриллярных элементов и служит опорой для цитоплазмы и мышечных волокон (рис. 47, а). Многочисленные соединяются с базальной пластинкой в-мембранами типа гемодесмосом. Ботридриальные ямки и присоски снабжены развитой мускулатурой, отделяющейся от паренхимы сколекса фибриллярной пластинкой. Клетки тегумента редки, располагаются непосредственно под базальной пластинкой и связываются с наружным синцитием единичными цитоплазматическими мостиками. Специализация покровов в области сколекса приводит к усилению органов прикрепления присасывательного типа. Покрытия в области шейки несут наиболее крупные и сильно укрепленные фиксаторные микротрихии, участвующие в прикреплении червей к слизистой оболочке хозяина. Трофические микротрихии на сколексе и шейке червя связаны с фиксаторными (рис. 46, а, г; 47, в). Редукторные образования диффузно распределены по всей поверхности ямок.

На поверхности тегумента стробилы обнаружены только трубчатые микротрихии трофического типа, достигающие длины 2.3 мкм (на сколексе длина их 0.5, на шейке — 0.8). Наружная цитоплазма тегумента стробилам насыщена органоидами, содержит большое количество митохондрий округлой формы, множество везикул, палочковидных тел и липидных включений, располагающихся над базальной мембраной (рис. 47, б).

Клетки тегумента крупные, округлой формы и содержат 2—3 ядра. Органоиды цитоплазмы объединены в комплексы, состоящие из митохондрий, окружающих группу везикул, и липидных включений (рис. 47, в). Гранулярный эндоплазматический ретикулум сильно развит, цитоплазма насыщена свободными рибосомами и гликогеном. Каждая клетка образует 2—3 отростка, соединяющиеся с наружным синцитием. Наряду с тегументальными встречаются клетки с темной цитоплазмой, заполненной гликогеном и рибосомами. Они являются малодифференцированными клетками, участвующими в формировании покровов.

Максимальное развитие трофических микротрихий в области стробилы, высокая насыщенность клеток и наружной цитоплазмы органоидами, наличие большого числа цитоплазматических мостиков свидетельствуют о большой активности покровов стробилы, связанной с абсорбцией питательных веществ (рис. 37; табл. 5). Для *A. dujardini* отношение поверхности сколекса к шейке

Таблица 5

Морфологические параметры трубчатых микротрихий на разных участках поверхности тела взрослых червей *Acanthobothrium dujardini* (по: Кисельни, Кусерман, 1983)

Параметры	Участки поверхности тела		
	сколексе	шейка	стробила
Количество микротрихий (на 1 мкм ²)	41.8 ± 8.0	44.3 ± 4.4	75.2 ± 5.8
1/2 от базальной части микротрихий (мкм)	0.27 ± 0.02	0.43 ± 0.03	1.74 ± 0.05
1/2 от апикальной части микротрихий (мкм)	0.27 ± 0.02	0.26 ± 0.01	0.33 ± 0.03
Диаметр базальной части микротрихий (мкм)	0.08 ± 0.005	0.12 ± 0.008	0.104 ± 0.002
Увеличение поверхности тела на шейке базальной части микротрихий	3.60	7.08	43.11
Увеличение поверхности тела за счет апикальной части микротрихий	1.69	2.17	4.05
Среднее увеличение поверхности тела за счет микротрихий (на 1 мкм ²)	5.75 ± 0.85	9.85 ± 1.2	47.16 ± 3.0

и стробиле за счет базальной части трофических микротрихий составляет 1 : 2 : 12.

Echeneibothrium variabile (сем. Phyllobothriidae) (по: Бисерова, 1986). Сколекс без крючков, несет 4 подвижных ботридии с парными ямками, апикальный орган р-сположен терминально (рис. 49, а). Покровы сколекса *E. variabile* имеют многие признаки специализации поверхности, отмеченные для *A. dujardini*. Выявлены три формы фиксаторных микротрихий на сколексе. На наружной и внутренней стороне ботридий, а также в основании апикального органа расположены наиболее крупные конусовидные микротрихии фиксаторного типа, между ботридиями встречаются микротрихии меньших размеров, в области апикальной розетки обнаружены только трофические микротрихии, которые в остальных частях сколекса чередуются с фиксаторными (рис. 49, б, в). Последние противодействуют отиреплению ботридий и апикального органа при пересталтике кишечника. У *E. variabile*, как и у *A. dujardini*, наблюдается редукция микротрихий на поверхности ботридиальных валиков, а также наличие специализированной мускулатуры, ограниченной базальной пластинкой, что связано с усилением их прикрепительного аппарата присасывательного типа.

Наружная цитоплазма тегумента по составу органоидов существенно отличается от таковой в сколексе *A. dujardini*. В области ботридий она содержит круглые электронно-плотные гранулы, гантелевидные тела, прозрачные везикулы и много круглых митохондрий. В тегументе сколекса обнаружено большое количество круглых липидных капель, которые выступают в наружную цитоплазму по отросткам клеток, скапливаются в выростах и затем экскретируются. Апикальный орган наряду с трофическими микротрихиями содержит на своей поверхности сенсорные реснички. Вопрос о сенсорно-трофической функции апикального органа обсуждался ранее (McVicar, 1972; Gabrion, Euzet-Sicard, 1979).

На шейке и стробиле присутствуют микротрихии трофического типа с хорошо развитой цилиндрической частью, не имеющей укреплений (рис. 49, в). Микротрихии члеников средней и задней частей стробилы имеют определенную дифференциацию. На переднем конце членика расположены типичные трофические микротрихии, в середине его — микротрихии с более развитым апикальным конусом, на заднем конце преобладают микротрихии с короткой базальной частью большого диаметра и развитой апикальной верхушкой. Таким образом, микротрихии «паруса» за счет изменения соотношения размеров базальной и апикальной частей способствуют выполнению фиксаторно-механической функции.

Сходную картину дифференциации микротрихий на члениках стробилы мы наблюдали ранее у ряда псевдофилляридных и протоцефалидных цестод (Куперман, 1982). Отличия в строении тегумента «паруса» показаны также для представителей лигулид (Charles, Orr, 1968; Morris, Finnegan, 1969).

Petichnibothrium speciosum (сем. Phyllobothriidae). Церебрионды этого вида из кишечника кеты имеют на поверхности тела мелкие микротрихии конусовидного типа, слабо укрепленная базальная часть которых электронно-прозрачна, а короткая заостренная апикальная — электронно-плотная (рис. 44, а). Содержимое наружной цитоплазмы тегумента представлено небольшими округлыми везикулами (0.05 мкм) с мелким гранулярным материалом, более крупными овальными вакуолями средней плотности с гомогенным матриксом (диаметр 0.32 мкм) и многочисленными митохондриями небольшого размера (диаметр 0.27 мкм), равномерно распределенными по всей толщине этого слоя. Базальная пластинка сильно изъята, лежащая под ней слой кольцевой и продольной мускулатуры хорошо развит. Многочисленные тегументальные клетки содержат крупное ядро, в цитоплазме множество везикул и вакуолей такой же формы и размера, как в наружном синцитии. Кроме того, в ней содержится гранулярный эндоплазматический ретикулум с большим количеством рибосом, аппарат Гольджи с плотным гомогенным матриксом и мультивезикулярные тела (рис. 44, б). Цитоплазма клеток тегумента изрезана и дает несколько отростков, идущих к наружному синцитию. Наряду с типичными тегументальными клетками имеется другой тип клеток.

цитоплазма которых заполнена скоплениями гранул гликогена и крупными липидными телами.

Сравнительный анализ морфофункциональной организации покровов представителей цестод трех отрядов, обитающих в спиральном клапане скатов, показал, что наиболее примитивно они устроены у цестод отряда *Diphyllidea* (*E. tyrus*). Для них характерно слабое развитие слоя наружной цитоплазмы и базальной пластинки, внедрение в покровы многочисленных нервных, мускульных и паренхимных элементов, наличие неспециализированных отростков, связывающих наружный синцитий с клетками тегумента, редукция пластинки, разделяющей апикальную и базальную части полимикротрихий (Бисерова, 1986). Фиксаторные микротрихии на сколексах тетрафиллидных цестод *A. dujardini* и *E. variabile* сходны по конусовидной форме апикальной части и укреплению базальной. Такая форма микротрихий распространена среди многих псевдофиллидных, протоцефалидных (Куперман, 1980а, 1982) и циклофиллидных (Smyth, 1972) цестод. Для тетрафиллид характерна редукция микротрихий на поверхности присосок и ботридриальных ямок и сильное развитие мускулатуры.

Возникновение укрепленных полимикротрихий у представителей отрядов *Tetrarophynchea* и *Diphyllidea* (наряду с сильно вооруженным прикрепительным аппаратом) может быть обусловлено тем, что в процессе прикрепления червей к стенке кишечника первоначально основную роль играют полимикротрихии, а не хоботки с крючьями, которые при этом могут быть втянутыми. Способ дополнительной фиксации посредством полимикротрихий может быть чрезвычайно важен для цестод во время их регулярной миграции на протяжении кишечника хозяина.

1.4.5. ОТРЯД *CARYOPHYLLIDEA*

Сем. *Caryophyllaeidae*. При исследовании представителей этого семейства — *C. laticeps*, *Khawia sinensis*, *Archigetes sieboldi* установлены различия в ультраструктуре покровных тканей в разных участках тела червей (Куперман, 1980а; Поддубная и др., 1984, 1986). Ультраструктура покровов *A. sieboldi* описана выше (раздел 1.3.1). У *C. laticeps* и *K. sinensis* в области сколекса присутствуют только микротрихии конусовидного типа с незначительным укреплением базальной части (рис. 48; 53а, б). Они равномерно с высокой степенью плотности покрывают поверхность сколекса (рис. 53, а, б; 71а). В передней и средней частях тела встречаются микротрихии трубчатого типа с четко выраженным внутренним цилиндром (рис. 53, в).

Высота слоя наружного синцития в разных участках тела половозрелых червей варьирует от 2,4 мкм на сколексе до 4,4—6,8 мкм в других частях тела. Слой дистальной цитоплазмы тегумента сколекса состоит из гранулярно-фибрилярного матрикса и двух типов включений. Палочковидные тела, состоящие из плотно упакованных микротрубочек, равномерно распределены по всему слою наружной цитоплазмы, а под поверхностной мембраной они располагаются перпендикулярно к ней. В области сколекса они немногочисленны, за его пределами преобладают в дистальной цитоплазме тегумента. Палочковидные тела аналогичны по строению таковым у других представителей этого семейства *Hunterella nodulosus* (Nauunga, Mackiewicz, 1975) и ерабдитоморфным организмом, описанным у *C. fennica* (Beguín, 1966). Второй тип образований представляет собой электронно-плотные тела с продольной исчерченностью, локализованные в тегументе червя. Ультраструктура описанных образований имеет сходные черты с таковой в апикальных частях микротрихий, что дает основание предположить их участие в формировании этих участков (Richards, Arme, 1981а, 1981б, 1982). Наружная цитоплазма тегумента сколекса также содержит крупные плотные тела различной формы, заполняющие этот слой. Это — секрет тегументальных железистых клеток, поступающий по многочисленным протокам в дистальную цитоплазму (рис. 71, а). Наряду с перечисленными образованиями в тегументе встречаются митохондрии, лежащие над базальной мембраной, и везикулы. Базальная мембрана образует глубокие инвагинации.

Базальная пластинка, подстилающая наружный синцитий толщиной 0.1 мкм, состоит из плотнопереплетенных фибриллярных волокон.

Слой, лежащий под базальной пластинкой, толщиной до 120 мкм, состоит из клеток полигональной формы длиной до 20 мкм, расположенных на разных уровнях. Тегументальные клетки дают множество цитоплазматических отростков, с помощью которых они соединяются между собой, с наружным синцитиальным слоем и лежащей паренхимой. Наиболее многочисленны связи этих клеток с дистальной цитоплазматической тегумента у неоловозраемых червей.

В состав тегументального слоя *K. sinensis* и *C. laticeps* входит несколько типов клеток. Большинство из них — тегументальные, обладающие крупным ядром с одним, реже — двумя ядрышками и конденсированным хроматином. Цитоплазматическая мембрана клеток имеет глубокие инвагинации, направленные к ядру. Цитоплазма клеток содержит немногочисленные митохондрии, аппарат Гольджи, гликоген и липидные включения.



Рис. 48. Схема строения микротрахеи и тегумента в разных частях тела *Klavovia sinensis*.

а — ротовая; б — передняя часть тела; в — задняя часть тела.

Образование клеток тегумента связано с миграцией из паренхимы в покровы недифференцированных (камбиальных) клеток и их последующей дифференцировкой. Мелкие камбиальные клетки плотно прилегают друг к другу и обладают крупным центральным расположенным ядром и цитоплазмой, чрезвычайно богатой РНК. В процессе миграции среди них наблюдаются активные митотические деления. После внедрения в тегументальный слой эти клетки принимают вытянутую форму, увеличиваются в размерах и по мере дифференцировки утрачивают способность к митозу. Для дифференцированных клеток тегумента характерно деление путем амитоза. Полной плазматомии при этом не происходит, клетки остаются связанными цитоплазматическими мостиками разной толщины, что, вероятно, служит причиной образования многоядерных клеток, встречающихся в тегументе кардиофиллид (Давыдов, 1981). В состав тегумента кардиофиллид входят отростки железистых клеток тегументальных и фронталь-

ных желез, а также отдельные железистые клетки, описанные А. А. Базитовым (1976) как необласты. В наибольшем количестве они встречаются в покровах сколекса и переднего отдела тела червей.

Характерная черта покровных тканей половозрелых червей — наличие в них значительного количества мускульных клеток. Их трофические тела лежат среди тегументальных клеток, имеют плотную, богатую РНК цитоплазму и с помощью длинных извитых цитоплазматических выростов соединяются с сократительными участками. Мышечные тяжи образуют три слоя. Первый из них расположен непосредственно под наружным синцитием и представлен отдельными продольными пучками, второй слой, лежащий ниже, образует кольцевую мускулатуру и, наконец, третий наиболее развитый продольный мышечный слой расположен между клетками тегумента. Кроме того, в тегумент на паренхимы внедряется большое число дорсовентральных мышечных волокон.

Таким образом, в составе тегументального слоя исследованных карнофилид можно выделить четыре типа клеточных элементов: тегументальные, недифференцированные, железистые и мускульные клетки.

Как указывалось выше, в последнее время проведены исследования по развитию микротрихий у взрослых особей *C. laticeps* (Richards, Arme, 1981b, 1982). По данным этих авторов начало формирования микротрихий происходит в периферической зоне наружной цитоплазмы тегумента. Первоначально образуются апикальный конец (шип) микротрихии, который расположен параллельно верхней поверхности мембране и находится непосредственно под ней. Его положение и способ закладки сходен с таковыми у формирующихся протеркоидов *T. nodulosus*, *E. rugosum* (Тимофеев, Куперман, 1972, 1973; Куперман, 1978, 1982), *S. mansonioides* (Lumsden et al., 1974) и *Mesocystoides corfi* (Hess, 1980). Компоненты базальной части микротрихий у *C. laticeps* развиваются одновременно с апикальной частью, достигая максимальной длины в наружной цитоплазме. В отличие от апикальной части основание микротрихий расположено почти перпендикулярно к поверхности, что отличает их от ориентации этой части у формирующихся протеркоидов (см. раздел 1.2, рис. 14). Происхождение материала для формирования микротрихий не выяснено. В наружной цитоплазме имеется два типа органоидов, которые лежат параллельно и тесно связаны с развивающимся основанием микротрихий, но нет прямых доказательств их участия в этом процессе.

Следующая стадия связана с появлением микротрихий над цитоплазматической мембраной тегумента. При этом апикальная часть принимает более прямое положение, затем появляется базальная часть микротрихии. Процесс выхода микротрихии из наружной цитоплазмы на поверхность тела пока не прослежен. Основная масса развивающихся и появляющихся на поверхности микротрихий наблюдается у *C. laticeps* в задней половине тела. Нами обнаружены микротрихии на разных стадиях формирования в средней и задней частях тела не только *C. laticeps*, но и других карнофилидных цестод — *K. sinensis* и *A. sieboldi* (рис. 53, з).

Изучение ультраструктуры трех видов карнофилид показало, что особенности организации этих червей свойственны и другим представителям класса цестод. Прежде всего это касается строения покровов тела (микротрихии и тегумент), паренхимы, железистых аппаратов и протонефридальной системы. Все это не позволяет нам согласиться с точкой зрения А. А. Базитова (1981) о выделении карнофилид в особый класс церкмероморфных плоских червей.

1.4.6. ОТРЯД PROTEOCEPHALIDEA

Сем. Proteocephalidae. На сколексе половозрелых особей видов *P. exiguus*, *P. torulonus*, *P. cernuae*, *P. percae* конусовидные микротрихии представлены различными формами в зависимости от участка сколекса и шейки (Куперман, 1980). Апикальная элеотропно-плотная часть микротрихий имеет продольную исчерченность, базальная сильно укреплена осинофильным материалом (рис. 54, а). Апикальная часть всех микротрихий наклонена в одном направлении — к заднему концу тела, укрепление основания более развито на стороне,

противоположной наклону микротрихий. Базальную часть микротрихий заполняет цитоплазма тегумента, включающая плотные гранулы и мелкие вакуоли. Наружний синцитиальный слой тегумента содержит большое число мелких округлых и темных гранул, небольшое число вакуолей, ограниченных мембраной и частично заполненных аморфным материалом. Очень мелкие митохондрии локализованы преимущественно над базальной пластинкой (рис. 72, а, б). Высота наружного синцитиального слоя составляет 1,4 мкм. Конусовидные микротрихии расположены на всей поверхности сколекса и паружной стороне присосок. Внутренняя поверхность присосок содержит единичные мелкие микротрихии с небольшим укреплённым основанием и короткой дистальной частью, заостренной к вершине (рис. 54, б). Слой наружной цитоплазмы тегумента в этой области чрезвычайно узок, содержит прозрачные вакуоли, плотные гранулы и мультивезикулярные тела. Мускульный валик присосок, расположенный под тонким слоем паружной цитоплазмы, представляет несколькими слоями мускульных пучков, идущих в разных направлениях, содержит митохондрии и эндоплазматическую сеть; сверху и снизу он ограничен пластинками.

Базальная мембрана, ограничивающая слой наружной цитоплазмы тегумента, в области сколекса сильно извита. Ее складчатость, вероятно, объясняется высокой активностью транспортных процессов, осуществляющихся в этой зоне. Лежащий под базальной пластинкой слой кольцевой мускулатуры хорошо развит. В этой области проходит многочисленные секреторные протоки, стенки которых укреплены микротрубочками. Они направляются от железистых клеток, лежащих в парных сколексах, к наружной цитоплазме тегумента (рис. 72, а, б).

На поверхности тегумента шейки и передней части стробилы выявлены чередующиеся крупные микротрихии двух типов: конусовидные и трубчатые. В средней и задней части стробилы представлены микротрихии лишь трубчатого типа со значительно удлиненной и извитой апикальной частью (рис. 54, г). Клетки тегумента многоступенчатые, с глубоко инвагинированной цитоплазмой, связаны несколькими отростками с наружной цитоплазмой. В их цитоплазме содержится большое число ограниченных мембраной гранул, идентичных таковым в наружном синцитии, сильно развитая гранулярная эндоплазматическая сеть, множество свободных рибосом, аппараты Гольджи и липидные включения (рис. 54, е).

Изучение поверхности тела взрослых *P. tidswelli* из кишечника варана показало значительный полиморфизм микротрихий (Thompson et al., 1980). Выявлен ряд морфологически различных типов микротрихий, в особенности в области сколекса, шейки и незрелых члеников. Различия касаются формы, размеров и структуры апикальной и базальной частей разных типов конусовидных микротрихий.

Сравнение ультраструктуры покровов исследованных нами видов *Proteoscelphus* с *P. polliticoli*, описанным ранее Тредгольдом (Threadgold, 1965), обнаруживает сходство в общем плане строения и некоторое различие в структуре компонентов дистальной цитоплазмы и базальной мембраны.

1.5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ И СВЯЗАННЫХ С НИМИ СТРУКТУР

Благодаря применению современных методов исследования наши представления о структуре покровных тканей и их функциональном значении в жизни цестод существенно изменились. Наибольший интерес привлекает участие тегумента в пищеварительно-абсорбционных процессах цестод, у которых кишечника полностью отсутствует (Smyth, 1972; Lumsden, 1975b). Такие функции покровов цестод, как секреторная, экскреторная, осморегуляторная, до сих пор широко обсуждаются, однако единой точки зрения на эти вопросы нет. Очень часто развиваемые гипотезы не подтверждены экспериментально и носят иногда спекулятивный характер.

В настоящем разделе мы приводим собственные результаты и данные литературы, касающиеся функций покровов и связанных с ними структур у цестод.

и плоских червей других групп. Структурная организация покровов цестод была подробно освещена в предыдущих разделах. Принципиальная схема строения тегумента имеет сходные черты у всех паразитических плоских червей. Однако для цестод характерен ряд отличительных особенностей, касающихся как структуры, так и функций покровов, которые у них более разнообразны по сравнению с другими, особенно актопаразитическими плоскими червями.

Синцитиальное строение наружной цитоплазмы тегумента является общей чертой для всех паразитических плоских червей. Этот слой не имеет клеточных границ и ядер и по существу представляет собой симпласт, ограниченный поверхностной цитоплазматической и базальной мембранами. Возникновение его в покровах червей этих групп может объясняться следующими причинами. Симпласты обычно характерны для тканей с актиномии и постоянными сокращениями, которым клеточные границы могут препятствовать. У плоских, особенно деточных червей, сократительная активность, как известно, очень высока. Симпластическое строение обеспечивает более высокую прочность соединения, что чрезвычайно важно для эндопаразитических червей, испытывающих постоянное и сильное воздействие со стороны кишечника хозяина. В данном случае этот слой может играть защитную роль, предохраняя гелиминтов от механического и химического воздействий.

Обновление и восстановление поверхностных структур могут осуществляться в синцитиальном слое легче, чем в клеточном. Распределение и транспортировка энергетических и пластических материалов в синцитии более равномерны, чем в слое, имеющем клеточные границы. И наконец, симпласты свойственны активно функционирующим органам и тканям (трофобласт плаценты, поперечно-полосатая мускулатура), в которых происходит постоянный быстрый рост и обновление (Lushden, 1975b). Эти функции присущи и наружному синцитию покровов — метаболически чрезвычайно активной поверхности, где идут основные обменные процессы между паразитом и хозяином.

Общие функции покровов всех плоских червей — опорная (скелетная) и защитная. Переход к паразитизму сопровождается мощным развитием базальной пластинки, подстилающей базальную мембрану. Она представлена в виде нескольких слоев коллагеновых волокон, идущих в разных направлениях и достигающих значительной толщины. Базальная пластинка у паразитических червей выполняет опорную, механическую роль, что особенно важно для кишечных гелиминтов, постоянно подвергающихся воздействию хозяина.

Важно подчеркнуть, что среда турбеллярной хорошо развитая базальная мембрана с примыкающим к ней слоем гранулярно-фиброзного вещества свойственна более продвинутой группам, близким к неоработельным. Роль механической поддержки в эпидермисе более примитивных турбеллярных обеспечивается клеточной или терминальной сетью (Rieger, 1981).

Базальная пластинка прерывается многочисленными отростками клеток различного типа. Толщина ее варьирует у разных видов червей и на протяжении тела отдельной особи. Фиброзный слой, подстилающий базальную мембрану, у плоских червей ряда видов глубоко внедряется в межклеточное пространство (Bjorkman, Thorsell, 1964; Morgenthau, 1966; Baron, 1971). Функция базальной пластинки не ограничивается опорной по отношению к наружному синцитию. Она служит также для прикрепления мышечных элементов, особенно сильно выраженных в области сколека (Rees, Williams, 1965; Куперман, 1980а, 1981). Кроме того, базальная пластинка выполняет разграничительную, барьерную и одновременно связующую функции на границе эпителиа и соединительной ткани. Наконец, эта структура активно участвует в обмене, обнаруживая значительную проницаемость.

Тегумент плоских червей обеспечивает механическую, химическую и иммунологическую защиту от воздействия хозяина. Наружный синцитий как пограничный слой выполняет прежде всего механическую защитную роль. На его поверхности у большинства плоских червей обнаружен тонкий слой фибриллярного и гранулярного материала, связанного с цитоплазматической мембраной и идентифицированного как гликокаликс.

Наиболее полно гликокаликс изучен у плазматических мембран микроворсинок клеток кишечного эпителия. Показано, что он представлен своеобразной трехмерной сетью, состоящей из множества мукополисахаридных нитей, или филаментов (Комиссарчук, Уголев, 1970; обзоры: Уголев, 1972, 1985). Гликокаликс является универсальной структурой, встречающейся у всех живых организмов, и обеспечивает многочисленные функции. Некоторые из них связаны с химической и физической защитой мембраны кишечных клеток от повреждающего действия химуса и с иммунологической, поскольку представляют собой биологический барьер для микроорганизмов (Уголев, 1972, 1985). По нашему мнению, перечисленные свойства присущи и гликокаликсу, связанному с цитоплазматической мембраной тегумента эндопаразитических червей.

Распределение мукополисахаридов в покровах цестод описано многими авторами (Morris, Finnegan, 1969; Oaks, Lumsden, 1971; Muthukrishnan, 1974, 1975; Lumsden, 1974; Trimble, Lumsden, 1975; Прокина, 1978; Прокина и др., 1981; Давыдов, 1979, и др.). В общем виде оно имеет следующий характер. Слой микротрихий и цитоплазм тегумента содержит различные типы кислых мукополисахаридов, базальная пластинка — нейтральные, а клетки тегумента — кислые и нейтральные. В последнее время уточнен состав мукополисахаридов в покровах псевдофилидных, протеоцефалидных и карофилидных цестод (Прокина и др., 1985). В слое микротрихий выявлено большое количество высокосульфатированных углеводных компонентов (протеогликанов) и в меньшей степени — карбоксилсодержащих (но не глюкуроновой кислоты). По всей видимости, эти две мукополисахариды несут функцию защиты и связаны с гликокаликсом. В наружном слое тегумента выявлена глюкуроновая кислота. В клетках этого слоя карбоксилсодержащие углеводные компоненты обнаружены в меньшем количестве. В покровах средней части стробилы исследованных цестод наблюдается наибольшее количество мукополисахаридов, в задней части тела количество их заметно снижено.

Структура, химический состав и возможные функции гликокаликса у плоских червей освещены в обзоре Ламсдена (Lumsden, 1975b). Гликокаликс обнаружен у гельминтов разных видов и неодинаково представлен на отдельных участках их тела (Threadgold, 1967; Morris, 1971; Hockley, 1972, и др.). По нашим данным, гликокаликс выявлен у корацидиев псевдофилидных (*D. dendriticum*) (Grammelvedt, 1973) и онкосферах протеоцефалидных (*P. torulosus*), а также у личинок циклофилидных цестод, находящихся в цисте (Crowe et al., 1974; Saley, 1976). Роль гликокаликса у плоских червей связывается с предохранением личинки во время инвазии окончательного хозяина и в обеспечении ее адгезии к стенке кишечника (Gabrion, Gabrion, 1976). На роль гликокаликса в инактивации ферментов хозяина указывают многие авторы (Køie, 1971b; Morris, 1971; Clegg, 1972; Crompton, 1973). Обнаружена способность гликокаликса поверхностной мембраны тегумента связывать иммуноглобулины и антигены (Threadgold, Befus, 1977). Важно, что ферментные и транспортные системы тегумента пространственно сопряжены, что обеспечивает более полное всасывание продуктов гидролиза и уменьшает их диссипацию (Dike, Read, 1971; Pappas, Read, 1974, 1975). Получены доказательства, что гликокаликс цестод адсорбирует положительно заряженные ионы. Это имеет важное значение для транспорта катионов (Bryant, 1970; Threadgold, Arme, 1974b; Lumsden, 1975b). Рядом исследователей выявлены системы транспорта глюкозы у личинок и у взрослых циклофилидных цестод (Pappas, Freeman, 1975; McCracken, Lumsden, 1975). Указано на возможность адсорбция панкреатической амиллазы на поверхность тела некоторых цестод (Read, 1973).

Функции гликокаликса не исчерпываются лишь механической, химической и иммунной защитой. Роль его во взаимодействии с окружающей средой чрезвычайно многообразна. Открытие А. М. Уголевым в 1958 г. мембранного пищеварения (Уголев, 1963, 1967, 1972, 1985) вызвало широкий интерес к структуре и функциям гликокаликса как важнейшего компонента пищеварительно-транспортной поверхности кишечных клеток. Гликокаликс формирует при мембранный слой жидкости, в котором создаются оптимальные условия для протекания процессов мембранного пищеварения и всасывания. Он функционирует как зарядиновое молекулярное сито, осуществляя избирательный пере-

ное вещество; облегчает транспорт некоторых веществ к мембране энтероцитов, создавая нахлывательный эффект; обеспечивает многослойную адсорбцию ферментов; поддерживает стерильность примембранного слоя и т. д. (Уголев, 1963, 1967, 1972, 1985). Гликокалик способен быстро обновляться, что весьма важно для функционирования щеточной каймы кишечных клеток как пористого реактора.

Мембранное пищеварение осуществляется на границе вне- и внутриклеточной сред при участии ферментов, локализованных на внешней поверхности клеточных мембран, и характеризуется сопряженностью с процессами всасывания (Уголев, 1963, 1972, 1985). По современным представлениям имеет место структурная и функциональная интеграция конечных стадий гидролиза и начальных этапов всасывания, осуществляемая в кишечнике млекопитающих и рыб пищеварительно-транспортными ансамблями, которые включают мембранные ферменты и транспортные системы (Уголев, 1963, 1967, 1972, 1985; Кузьмина, 1977, 1978).

Гистохимическое изучение распределения у цестод ферментов, связанных с процессами метаболизма и активного транспорта питательных веществ, проведено в основном на представителях Cyclophyllidea (Bogitsh, 1963; Threadgold et al., 1968; Moszon, 1973a, 1973b, и др.). В последнее время ряд работ выполнен и на представителях иных цестод (Гинецкая, Успенская, 1965; Тимофеев, 1966; Давыдов, 1979, 1981, и др.). Активность неспецифической щелочной фосфатазы связана с апикальной зоной наружной цитоплазмы тегумента и слоем микротрихий. При визуальной оценке гистохимических реакций наибольшая активность этого фермента связана с участками стробилы с интенсивным органинолизом. Активность неспецифической кислой фосфатазы выявляется по всей толще наружного слоя цитоплазмы. В некоторых случаях она присутствует и в клетках тегумента (Давыдов, 1979). Локализация глюкозо-6-фосфатазы совпадает с таковой для неспецифической щелочной фосфатазы. АТФаза выявляется в апикальной зоне наружной цитоплазмы тегумента и в меньшей степени — в слое микротрихий. Подавление активности АТФазы стробилитом свидетельствует о присутствии Na^+ , K^+ -АТФазы. Таким образом, наличие в слое микротрихий и наружной цитоплазме тегумента высокой активности ряда ферментов (неспецифической щелочной фосфатазы, АТФазы и глюкозо-6-фосфатазы) указывает на участие этого слоя в активном транспорте питательных веществ. Выявление кислой фосфатазы по всей толще тегумента может свидетельствовать о начальных этапах утилизации питательных веществ уже в наружном синцитиальном слое.

У цестод показано наличие таких пищеварительных ферментов, как амилаза, протеаза, щелочная и кислая фосфатазы и др. (Taylor, Thomas, 1968; Аркинд, Гаева, 1971; Давыдов, Косенко, 1972; Давыдов и др., 1973; Дубовская, 1973; Куровская, 1975; Шапова-Касаточкина, Леутская, 1979). В большинстве приведенных работ подчеркивается возможность адсорбции на поверхности тегумента цестод ферментов хозяина и участие их в процессах мембранного пищеварения.

Особый интерес представляет сравнительное изучение характеристик ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение у рыб и паразитирующих в них гельминтах. Нами (Кузьмина, Куперина, 1983) исследована активность ряда ферментов (щелочная фосфатаза, α -амилаза, сахараза и мальтаза), осуществляющих мембранное пищеварение у рыб (*Eoos lucius* и *Lota lota*), а также у цестод *Triaenophorus nodulosus* и *Eubothrium rugosum*, обитающих в их кишечнике. Сопоставление активности ферментов паразитов и хозяев выявило следующее.

У *T. nodulosus* и *E. rugosum*, паразитирующих в кишечнике щуки и налима, обнаружена активность α -амилазы, сахаразы и щелочной фосфатазы. Было показано, что активность сахаразы и мальтазы ниже, а щелочной фосфатазы выше у гельминтов, чем в слизистой кишечника их хозяев. Обнаружены также различия в уровне ферментативной активности у исследованных цестод. У *E. rugosum* выше активность этих дисахаридаз, у *T. nodulosus* — щелочной фосфатазы. Подобные различия между *E. rugosum*, обитающим в кишечнике хищника — факультативного бентофага налима, и *T. nodulosus* из кишечника ти-

пичного хищника — щуки могут рассматриваться как адаптации ферментативного аппарата гельминтов к различному составу пищи хозяина, поскольку аналогичная зависимость для рыб хорошо известна.

Сравнивались также локализация и прочность связывания ферментов, участвующих в процессах мембранного пищеварения, со структурой энтероцитов рыб и со структурами гельминтов. Данные по десорбции α -амилазы, щелочной фосфатазы и сахарам, полученные на гельминтах и рыбах, свидетельствуют о значительном сходстве этих характеристик в случае первого фермента. Активность щелочной фосфатазы выше у гельминтов, чем в слизистой кишечника рыб. Однако в настоящее время методические подходы не позволяют судить о том, какая часть активности щелочной фосфатазы обусловлена ферментами, локализованными на поверхности цестод, а какая — соматическими.

Наибольший интерес представляют результаты, касающиеся активности сахарам — типичного фермента щелочной каймы энтероцитов. Он синтезируется в кишечных клетках и локализуется на мембранах микроворсинок. Сахарам, будучи структурно связанной с мембранами клеток кишечного эпителия, может быть использована в качестве маркерного фермента (Уголец, 1972). Анализ данных наших экспериментов отражает общую закономерность распределения сахарам: как и у млекопитающих, практически вся сахарамная активность у гельминтов связана с фракцией гомогената; у рыб там присутствует большая часть активности этого фермента.

Полученные результаты подтверждают возможность заключительных этапов гидролиза углеводов на поверхности тела гельминтов и свидетельствуют об участии мембранного пищеварения в усвоении пищи ленточными червями. Впервые показано присутствие в поверхностных слоях тегумента цестод сахарам, синтезируемой самим гельминтом, в отличие от амилазы и щелочной фосфатазы, способных адсорбироваться из химуса хозяина.

Динамика десорбции ферментов с поверхности тела гельминтов близка к таковой и кишечника рыб. Это дает основание думать об определенном сходстве структурно-функциональной организации пищеварительно-транспортной поверхности у тех и других. Полученные данные свидетельствуют также об адаптивности тегумента цестод к условиям питания и кишечника хозяина. Об этом свидетельствуют значительная активность ферментов, осуществляющих заключительные этапы гидролиза углеводов, а также высокая активность щелочной фосфатазы.

Недавно А. М. Уголем (1982, 1983, 1985) выдвинута гипотеза о реализации клеточных и органических функций с помощью ограниченного набора сходных или идентичных функциональных блоков, представляющих собой молекулярные или надмолекулярные структуры. Функциональная и структурная близость таких блоков была обнаружена у организмов, стоящих на различных ступенях эволюционной лестницы. В качестве примера могут служить гликокаликс и функциональные блоки плазматической мембраны энтероцитов.

Принимая во внимание структурные особенности тегумента, наличие на наружной мембране гликокаликса и набора ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение, можно предположить ряд общих функциональных блоков в покровах ленточных червей и в клетках кишечного эпителия позвоночных животных.

Для полного представления о трофических функциях покровов цестод проведен морфофункциональный анализ этой поверхности и связанных с ней структур. Исследование большой группы низших цестод показало четкую структурную дифференциацию покровов в разных участках стробилы, что отражает многообразие их функций (табл. 3, 4, 5).

Сравнение увеличения поверхности кишечного эпителия за счет микроворсинок у налима и щуки с таковым за счет макротрихий у *E. rigosum* и *T. lodiensis*, паразитирующих в них, показало, что эти характеристики достаточно близки. Так, в дистальном отделе кишечника налима микроворсинки увеличивают поверхность в 36 раз, у щуки в 34, у *E. rigosum* в 41 раз. Ультраструктура микроворсинок клеток кишечного эпителия щуки приведена на рис. 55 (Куперман, Кузьмина, 1984; Куперман и др., 1985).

Морфофункциональная дифференциация исследованных цестод подтверждается данными о соотношении уровня ферментативной активности в различных частях тела *T. podiformis* из кишечника щук (Кузьмина, Кузерман, 1983). Результаты определения активности α -амилазы, сахаразы, мальтазы и целочной фосфатазы говорят о том, что все части тела, включая шею и сколекс, обладают ферментативной активностью. Более высокая активность мальтазам и сахаразам обнаружена в средней части стробилы. Следовательно, данные об активности ферментов, участвующих в мембранном пищеварении, полностью согласуются с установленной морфологической дифференциацией покровов цестод.

Наряду с фиксаторной и трофической микротрихиям цестод отводится ряд других функций. Эти образования могут способствовать передвижению паразита в кишечнике и сохранению его локализации на определенном участке (Berger, Mettrick, 1971; Mettrick, Podesta, 1974). Определенную роль микротрихии могут играть и в питании, нарушая целостность прилегающих тканей хозяина, особенно в области сколекса (Smyth, 1969; Bortoletti, Ferretti, 1971; McVicar, 1972).

Существенные различия в строении микротрихий плероцеркоидов были отмечены нами в зависимости от их локализации. У плероцеркоидов, обитающих в тканях, органах (*Diphyllobothrium*, *Triacanthopus* и др.) и полости тела (*Ligulidae*), апикальные части трубчатых микротрихий достигают значительной длины. Между микротрихиями выявлен толстый слой гликокаликса. Наличие удлиненных микротрихий и сильно развитого слоя гликокаликса способствует питанию и защите личинок от клеточных реакций хозяина. У кишечных форм плероцеркоидов цестод апикальная часть микротрихий развита значительно слабее (рис. 29, а, б). Поверхность тела цестод увеличивается не только за счет микротрихий, но и благодаря различным выростам (Тимофеев, 1966; Morris, Finnegan, 1969; Featherston, 1972, 1975; Кузерман, 1973; Hulinska, 1977a, 1977b). У некоторых личинок цестод, локализованных в полости тела (Uherlaker et al., 1970; Trimble, Lumsden, 1975; Mac Kinnon, Burt, 1983) или окруженных плотной капсулой, обнаружены не микротрихии, а своеобразные сильно разветвленные микроворсинки с расширением на апикальном конце (*Tylodelphalus* sp.) (Rifkin et al., 1970). Одной из важных функций микротрихий следует считать обеспечение прилегания стробилы к слизистой кишечника (McVicar, 1972; Read, 1955, 1973; Pappas, Read, 1975).

Весьма важным представляется вопрос о росте и обновлениях тегументальных клеток (Threadgold, Arme, 1974a). С помощью меченого тимидина было показано, что рост тегументального слоя клеток происходит за счет внедрения в них камбиальных клеток из выстилающей паренхимы (Wiggren, Kluts, 1970; Wondorff et al., 1971; Gustafsson, 1973, 1976). Процесс миграции камбиальных клеток характерен для всех исследованных нами неводофильных и карофильных цестод. Наряду с внедрением и последующей дифференцировкой камбиальных клеток в субтегументе обнаружено широкое распространение амитотического деления дифференцированных клеток, особенно выраженное на взрослой стадии развития (Давыдов, 1981). В клетках тегумента *D. latum* митозы не были выявлены (Wiggren, 1966).

Для покровов плоских червей характерна высокая секреторная активность. В цитоплазме клеток тегумента синтезируются дисковидные, сферические и везикуловидные тела, образующиеся в зоне аппарата Гольджи и поступающие во цитоплазматическим мостикам в наружный свитцитий (Burton, 1966; Cooper et al., 1975; Conway-Jones, Rotman, 1978; Threadgold, Brennan, 1978). Количество, форма и структура телец могут значительно меняться в онтогенезе (Lumsden, 1966; Morris, 1971; Wilson, Barnes, 1974, 1977). Принято считать, что они принимают участие в формировании гликокаликса. Отмечено слияние мембран телец с наружной цитоплазматической мембраной и высвобождение их содержимого на ее поверхность (Bennett, Threadgold, 1975). У плероцеркоида *Spirometra erinacei* описаны два типа образований, связанных, вероятно, с протеолитической активностью сколекса (Kwa, 1972a, 1972b, 1972c). При исследовании нескольких взрослых форм цестод (*E. rigonum*, *S. solidus*) нами также отмечены секреторные образования двух видов: 1) электронно-прозрачные, поступающие

через протоки на поверхность тела; 2) тела, ограниченные мембраной, находящиеся в толще синцития (рис. 67; 70, а—е). Кроме того, через наружный синцитий проходят многочисленные протоки железистых клеток, из которых секрет поступает либо непосредственно в тегумент сколекса и затем выводится посредством различного типа выростов (*Eubothrium*, *Bothriosephalus*, *Trianelephorus*, *Sagorophyllaeus*), либо выводится в окружающую червя среду через специализированные секреторные протоки, пронизывающие тегумент (*Diphyllobothrium*, *Schistosephalus*).

Наличие в тегументе многочисленных округлых везикул с прозрачным матриксом, сливающихся иногда с наружной плазматической мембраной, рассматривалось некоторыми исследователями как пиноцитоз у цестод (Rothmann, 1963; Threadgold, 1965). Однако подтверждения этому явлению в опытах длительное время получить не удавалось. В дальнейших исследованиях процессы эндоцитоза были выявлены как у псевдофиллидных, так и у циклофиллидных цестод.

Для плероцеркоидов *L. intestinalis*, *S. solidus* и половозрелых *S. solidus* с помощью рутения красного доказано присутствие в тегументе множества пиноцитарных пузырьков, распределяющихся неравномерно (Threadgold, Hopkins, 1981). Число пузырьков уменьшается в направлении от апикальной поверхности тегумента к базальной и от внешней складки «паруса» к внутренней. Сильное развитие макромолекулярного транспорта может быть объяснено как процесс пассивного питания быстро растущих и достигающих крупных размеров личинок и как механизм их иммунологической защиты, связанный с включением комплекса антиген—антитело в метаболизм через лизосомальную систему тегумента (Threadgold, Hopkins, 1981). Активный пиноцитоз у личинок компенсирует отсутствие капсулы, что благоприятствует усиленному росту плероцеркоидов.

Из циклофиллидных цестод пиноцитоз выявлен у *T. crassiceps* (Threadgold, Dunn, 1983) и *H. fraterna* (Poljakova-Krusteva et al., 1984, 1985). В тегументе этих цестод обнаружены пиноцитарные везикулы, перичные и вторичные лизосомы. Показана высокая активность кислой фосфатазы в слое наружной цитоплазмы тегумента.

Одна из важных функций покровов — экскреция конечных продуктов метаболизма. Это прежде всего нейтральные липиды, встречающиеся в покровах цестод в виде отдельных капель, локализующихся также в цитоплазме клеток тегумента, в протоках и наружном синцитии (рис. 366, е; 38). На личиночных и взрослых стадиях имеются специализированные клетки, включающие гликоген и крупные липидные гранулы (рис. 41, в, з). Часть липидов экскретируется через тегумент во внешнюю среду (Тимофеев, 1966; Куперман, 1973; Давыдов, 1981). Особенно активно этот процесс идет в передних и средних отделах строения — местах интенсивной утилизации гликогена, связанного с органогенезом половой системы (Сидоров, Смирнов, 1980). Наряду с экскрецией липидов тегумент принимает участие в выведении многих других продуктов метаболизма, что освещено в гл. 3.

Наименее изучено участие покровных тканей цестод в осморегуляторных процессах (Давыдов, 1975). Это побудило нас провести серию специальных экспериментов по сравнительному изучению морфофизиологических особенностей водно-солевого обмена у цестод. Исследовались реакции псевдофиллидных цестод двух видов (*E. rugosum* и *T. nodulosus*) на действие гипо- и гипертонической сред (Виноградов и др., 1980, 1982а, 1982б).

В гипотонической среде первоначальная реакция у обоих видов цестод состоит в увеличении объема и массы тела. Основной водно-солевой обмен между организмами цестод и средой осуществляется благодаря наличию в наружном синцитиальном слое тегумента многочисленных разветвленных каналов, тогда как цитоплазма тегумента осмотически малоактивна. Вода, поступающая через каналы, вначале скапливается над базальной пластиной, что вызывает сжатие наружной цитоплазмы тегумента и образование обширных полостей.

В дальнейшем процессы, протекающие у исследованных цестод, различны. У *E. rugosum* вода, проникающая через базальную пластину, быстро распространяется по межклеточным пространствам и увеличивает их объем. Однако

клетки тегумента при этом остаются без существенных изменений. Одновременно наблюдается преимущественный по сравнению с калием выход во внешнюю среду натрия — основного внеклеточного катиона. У *T. nodulosus*, напротив, клетки значительно увеличиваются в объеме и набухают. Нарушения концентрации электролитов и объема клеток тегумента происходят и значительным изменением в их ультраструктуре. Прежде всего это касается митохондрий: их количество увеличивается, они утрачивают правильную форму, становятся полиморфными, размеры их значительно возрастают. Особо следует отметить набухание наружной камеры митохондрий, увеличение в связи с этим межмембранного пространства и выявление в нем отдельных мультимембранных толщ. Значительное увеличение скорости потери калия у *T. nodulosus* по сравнению с *E. rigidosus* (9 : 1) свидетельствует о высокой проницаемости цитоплазматических мембран клеток для воды и солей у представителей первого вида.

В растворах, гипертонических по отношению к крови рыб, у *T. nodulosus* отсутствуют как осмотическая, так и объемная регуляция. Этим, по-видимому, и объясняется низкая устойчивость этих цестод к увеличению концентрации солей во внешней среде (до 10 г/л NaCl). Цестоды *E. rigidosus*, напротив, способны переносить высокие концентрации солей (до 20 г/л NaCl). В основе их высокой солевой толерантности лежит способность к гипосмотической и объемной регуляции. В гипертонических растворах наружный санвициальный слой тегумента у *T. nodulosus* и *E. rigidosus* увеличивается в размерах. В нем также выявлены многочисленные каналы, участвующие в водно-солевом обмене (Виноградов и др., 1982а, 1982б; Куперман, 1982). Клетки тегумента у *T. nodulosus* реагируют на повышение солёности среды уменьшением размеров и значительным развитием гранулярного эндоплазматического ретикула, что указывает на активацию в них синтетических процессов. Размеры клеток тегумента у *E. rigidosus* в гипертонической среде существенно не меняются. Наряду с другими признаками это может косвенно свидетельствовать в пользу поддержания этих размеров с помощью ионного и осмотического гомеостаза, как это происходит у многих свободноживущих форм (Хлебонич, 1974). В покровах обоих видов цестод выявлена активность Na^+ , K^+ -АТФазы, приуроченная к дистальной цитоплазме тегумента, а в клетках тегумента — сукцинатдегидрогеназа, что свойственно тканям, выполняющим осморегуляторные функции (Гинэцкий, 1964).

Таким образом, нами показано участие тегумента в процессах поддержания водно-солевого обмена у представителей некоторых цестод. Объемная регуляция у *T. nodulosus* осуществляется благодаря изменению объемов клеток тегумента, у *E. rigidosus* — межклеточных пространств. Тегументальные клетки последнего пригодны для воды и солей в меньшей степени, чем таковые у *T. nodulosus*. Структурными единицами, обеспечивающими транспорт воды и солей в наружном санвициальном слое тегумента, являются каналы, впервые выявленные нами в покровах цестод. Происхождение этих каналов связано с инвагинациями базальной мембраны в глубь дистальной цитоплазмы тегумента (Виноградов и др., 1982а, 1982б; Куперман, 1982). Наличие инвагинаций и мультимембранных комплексов в области базальной мембраны *H. diminuta* предположительно связывается с ионным или водным транспортом (Threadgold, Read, 1970). Методом замораживания-скальвания получены новые данные о присутствии в тегументе *T. nodulosus* множества каналов, связанных с базальной мембраной и открывающихся частично на поверхности тегумента (Conder et al., 1983). Они служат для обмена веществами между паразитом и хозяином.

Рассмотрение основных функций покровных тканей и связанных с ними структур у цестод дает основание заключить, что они представляют собой универсальную систему с многообразными функциями: барьерно-защитной, пищеварительно-абсорбционной, опорной, секреторной, экскреторной и осморегуляторной. Тегумент рассматривается как единственная метаболически активная ткань, способная осуществлять ряд важных физиологических и биохимических процессов, лежащих в основе сложных взаимоотношений между паразитами и их хозяевами (Smyth, 1972; Lumsden, 1975b). Они обладают многими структурно-функциональными особенностями, которые свидетельствуют об адаптации цестод к среде обитания. Важно отметить, что поверхность тела ленточных червей,

будучи покровным эпителием, характеризуется сходством многих пищеварительно-абсорбционных характеристик с кишечным эпителием позвоночных.

Для паразитических плоских червей всех классов характерен единый план строения покровов. Однако цестоды продвинулись дальше в специализации поверхностных структур и совершенствовании их трофической функции по сравнению с близкими им моногенейми и трематодами. Длительная адаптация к эндопаразитизму сопровождалась постепенным переходом функции усвоения пищи от кишечника к покровам.

1.6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВРОВНЫХ ТКАНЕЙ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ

Современный уровень познания позволяет провести сравнительный морфофункциональный анализ покровов представителей всех классов Plathelminthes, базирующийся на гистологическом и ультратонком изучении их организации. Сравнение плоских червей различных групп представляет интерес в нескольких аспектах. Оно позволяет выявить структурные и функциональные отличия поверхности тела свободноживущих турбеллярий от таковых паразитических плоских червей, что может способствовать уточнению филогенетических отношений в системе Plathelminthes. Такой подход делает возможным сравнение онтогенеза покровов и связанных с ними структур у разных представителей этого типа. Большое значение имеет выяснение особенностей строения тегумента у акто- и эндопаразитических классов гельминтов.

В данном разделе приводятся данные литературы и некоторые собственные материалы по морфологии и ультратонкому строению покровов турбеллярий, асидиогастрид, трематод и моногеней по сравнению с цестодами, подробно рассмотренными нами в предыдущих разделах работы.

Класс Turbellaria. Для выяснения закономерностей формирования покровов представителей паразитических плоских червей чрезвычайно важны данные о структуре эпидермиса турбеллярий, демонстрирующие значительное разнообразие строения у разных систематических групп — от наиболее примитивного у Acoela до синцитиального у некоторых представителей Neorhabdocoela и Seriata.

Интерес к тонкой структуре и функциям эпидермиса турбеллярий связан также с тем, что имеется возможность сравнить развитие их покровов с таковыми у моногеней, цестод и трематод на свободноживущих стадиях их развития (Lyons, 1973). Особую важность приобретает сопоставление эпидермальных структур паразитических плоских червей с таковыми у турбеллярий, которые находятся в эндокомменсальных или паразитических отношениях с различными беспозвоночными. Наиболее полные сведения о строении покровов турбеллярий содержатся в фундаментальных работах В. Н. Беклемишева (1937, 1964), А. В. Иванова и Ю. В. Мамкаева (1973), Ю. В. Мамкаева (1984). Сведения по ультратонкому строению их эпидермиса приводятся в нескольких крупных обзорах (Lyons, 1973; Bedini, Pappi, 1974; Rieger, 1981).

Покровы ресничных червей наиболее полно демонстрируют становление эпителиального пласта. Для Acoela характерно наиболее примитивное состояние эпидермиса в виде ресничного эпителия без базальной мембраны, состоящего в основном из апителиально-мускульных клеток, несобособленных от паренхимы. Исходное состояние покровов характеризуется слабой топографической обособленностью, проявляющейся в отсутствии или незначительном развитии базальной пластинки у групп Acoela, Catenulida, Macrostomida (Мамкаев, 1984). У других турбеллярий клетки дифференцируются на эпидермальные и мускульные, утратившие связь с эпидермисом и лежащие под базальной пластинкой. Обособленный эпителий — высшая ступень ограничения эпидермиса от паренхимы (Беклемишев, 1937, 1964).

В классе турбеллярий наибольшим разнообразием строения эпидермиса отличается Acoela. На основе его развиваются другие типы покровных эпителиев вышестоящих групп турбеллярий: погруженный и обособленный однослойный. Кроме Acoela погруженный эпителий встречается у Lixothoerithelata и мно-

гих *Proleciophora* и *Seriata* (Иванов, Маммаев, 1973). Нами исследован типичный погруженный эпителий у представителя последнего отряда — *Monocelis* (рис. 56).

На свободной поверхности эпидермиса всех турбеллярий присутствуют микроворсинки, размеры и количество которых у разных видов заметно различаются. Они расположены между ресничками, покрывающими обычно все тело турбеллярий. Однако на некоторых участках поверхности тела исследованных *Seriata* (три вида *Otoplanidae*) (Bedini, Pappi, 1974) и *Monocelis* (по нашим данным) реснички не были обнаружены.

Существуют два типа погруженного эпителия — клеточный и синцитиальный. Тенденция к постоянному синцитиальному строению обнаружена у сравнительно небольшого числа видов: *Gyratrix* (Bedini, Pappi, 1974), *Xenoporphynchus* (Reisinger, 1969) и *Kytorhynchella* (Rieger, 1981). Наиболее обстоятельные исследования ультраструктуры эпидермиса свободноживущих турбеллярий были проведены Бедини и Палпи (Bedini, Pappi, 1974). Эти данные и последующие исследования выявили морфологические особенности ультра тонкой организации пресноводных и морских турбеллярий различных групп, которые были обобщены в обзоре Ригера (Rieger, 1981). Он выделил четыре основных типа эпидермиса: катенулидный, ацело-немертодерматидный, макростомидно-галлофарингидный, нефоро-поликладидный. Ниже приводится их описание.

Нефоро-поликладидный тип эпидермиса характерен для всех отрядов группы нефора (*Lecithoepitheliata*, *Proseriata*, *Tricladida*, *Rhabdocoela*) и *Polycladida*. Основная черта его — наличие хорошо развитой базальной мембраны с ограничивающим его слоем гранулярно-фиброзного вещества у основания эпидермиса (базальная пластинка) и микрофибриллярного слоя разной толщины (0,2—4 мкм). В разных частях тела толщина базальной пластинки неодинакова. У некоторых *Dalyellidae* эпителиальные клетки и базальная пластинка разделены широким пространством (Bedini, Pappi, 1974). У этих форм эпителиальные клетки контактируют непосредственно с базальной пластинкой только на ограниченных участках, соединенных гемидесмосомами. Фибриллы, формирующие базальную пластинку, по-видимому, представлены коллагеном. Они могут быть ориентированы в двух направлениях и имеют сложную трехмерную структуру. Покровный эпидермис этого типа характеризуется двумя особенностями. Первая заключается в переходе его у некоторых видов этой группы к синцитиальному строению, о чем уже упоминалось выше. Особенно это свойственно для представителей подотряда *Kalyptorhynchia* (Rieger, 1974). Второй особенностью — тенденция к слабому развитию терминальной сети в апикальной цитоплазме клеток, за исключением некоторых представителей *Dalyellidae* (Bedini, Pappi, 1974) и *Proseriata* (Ehlers, Ehlers, 1977). Ядерный участок эпителиальных клеток этого типа у некоторых видов погружен под базальную пластинку (виды *Lecithoepitheliata* и *Seriata*). Реснички имеют две разновидности: корневой нити: единичная роstralная (*Otoplanidae*) или двойная роstralная и вертикальная (у большинства видов этой группы).

Второй — макростомидный тип эпидермиса встречается только у родственных отрядов *Macrostromida* и *Harplopharingida*. Базальная пластинка, описанная для предыдущего типа, у этих отрядов отсутствует. Между эпителиальными клетками и мускулатурой стенки тела и вокруг субэпителиальных мышечных клеток обнаружен тонкогранулярный или тонкофибриллярный материал, заполняющий промежутки между ними (Tyler, 1976; Doe, 1981; Rieger, 1981). Для эпителиальных клеток большинства видов этой группы свойственно значительное утолщение терминальной сети (1—3 мкм). Ядерные участки некоторых клеток прикрепительных органов и вокруг р-ового отверстия погружены под эпителиальную мускулатуру. Эпидермальные реснички имеют две корневые нити: горизонтальную и вертикальную.

Третий тип эпидермиса встречается только у отрядов *Acoela* и *Nemertodermatida*. Основная особенность его — полное отсутствие базальной мембраны у основания эпидермальных клеток (Pedersen, 1964; Dorey, 1965; Bedini, Pappi, 1974; Tyler, Rieger, 1977), наличие у всех исследованных видов особой системы ресничных полосатых корневых нитей и своеобразное строение верхушек ресничек.

Терминальная сеть у Acoela развита слабо, гораздо сильнее она представлена у Nemetodermatida (Tyler, Rieger, 1977).

Четвертый — катулидный тип эпидермиса встречается у представителей отряда Catenulida и наименее изучен. О наличии базальной мембраны у них имеются противоречивые данные. Из проведенных исследований следует, что базальная мембрана у Catenulida если и имеется, то развита крайне слабо (Rieger, 1981). Ядерный участок эпидермальных клеток иногда погружен под мускулатуру. Для некоторых Catenulida описана четкая терминальная сеть. Полосатые ресничные корневые нити состоят из роstralно и каудально направленных фибрилл (Bedini, Pappi, 1974; Rieger, 1981).

В результате исследований опорно-скелетных структур эпителия некоторых турбеллярий сделан вывод, что поддерживающие структуры Plathelminthes развивались не путем кутикюлиризации, а при участии материала внутриклеточной фиброзной системы (клеточной, терминальной сети) или межклеточной фиброзной системы у основания эпидермиса (базальной пластинки) (Rieger, 1981). Макростомидный вид эпидермиса, вероятно, демонстрирует тенденцию к преобладанию клеточной сети для механической поддержки, а неоформный тип эпидермиса — доминирование системы базальной пластинки для той же функции. Единая связанная между собой система полосатых корневых нитей ресничек Acoela и Nemetodermatida рассматривается как механическая опорная внутриклеточная система, так как базальная мембрана у этих форм отсутствует (Rieger, 1981).

Для многих ресничных червей (кроме Acoela) свойственна высокая секреторная активность покровных клеток, направленная на создание защитных образований. На поверхности тела турбеллярий наблюдается мукополисахаридная оболочка, выделяющаяся покровными клетками. Доминирующее развитие секреторной деятельности покровов идет двумя различными путями: усиление секреторной активности клеток всего эпителиального пласта и дифференциация специализированных железистых клеток (Мамкаев, 1984).

Большой интерес представляет рассмотрение особенностей ультраструктурной организации эпидермиса и связанных с ним структур у турбеллярий, ведущих эндосимбиотический или паразитический образ жизни. Особое внимание заслуживает группа дилеодонных рабдоцельных турбеллярий, относящихся к сем. Fascariidae. Все восемь описанных до сих пор видов этого семейства — эндопаразиты моллюсков и ракообразных (Christensen, 1981). Исследованиями эндопаразиты не имеют рта, глотки и кишечника. В связи с этим питание их должно осуществляться путем абсорбции пищи через поверхность тела.

На паразитических турбелляриях проведено сравнительно мало ультраструктурных исследований (Burt, Phillips, 1969; Koie, Bresciani, 1972; Lyons, 1973; Mac Kinnon et al., 1981). Была изучена структура эпидермиса видов *Urostoma cyprinae* — паразита устриц, *Kronborgia amphipodica* из полости тела амфипод, *Syndesmis echinorus* из кишечника Echinus, *Paravortex cardii* и *P. karlingi* из кишечника и пищеварительной железы моллюсков и др. Эпидермис паразитических видов турбеллярий, как и многих свободноживущих, — однослойный клеточный, ограниченный базальной пластинкой, свободная поверхность его несет микроворсинки, чередующиеся с ресничками.

Однако у паразитического вида *K. amphipodica*, который лишен кишечника, микроворсинки на поверхности тела заметно длиннее и более многочисленны, чем у других турбеллярий. Предполагается, что эпителий этого вида способен выполнять пищеварительную и абсорбтивную функции. За счет возрастания количества и размера микроворсинок значительно увеличивается абсорбтивная поверхность, что можно рассматривать как пример адаптации к паразитизму. На поверхности микроворсинок выявлен гликокаликс (Bresciani, Koie, 1970). У двух паразитических турбеллярий других видов (*Paravortex cardii* и *P. karlingi*), обладающих кишечником, микроворсинки заметно короче, чем у *Kronborgia* (Mac Kinnon et al., 1981). Изучение паразитических форм турбеллярий требует дальнейшего продолжения. При этом особое внимание необходимо уделить не только ультраструктуре, но и физиологическим исследованиям эпидермиса. В настоящее время неясна функциональная роль микроворсинок, присутствующих на поверхности как свободноживущих, так и паразитических

форм турбелларий, обладающих кишечником. Нет четкого представления о том, принимают ли они участие в процессах абсорбции пищи через поверхность тела. Для этих видов, паразитирующих в разных органах моллюсков, показаны различия в количестве микроворсинок на единицу площади (Rieger, 1981).

Класс Aspidogastrea. Исследования ультратонкая структура тегумента *Aspidogaster conchicola* и *Multicotyle purvisi* (Rohde, 1971). Покровы свободной личинки *M. purvisi* представлены в основном наружным слоем нересничной синцитиальной цитоплазмы, который соединен с клеточными телами. На поверхности личинки имеется несколько ресничных поясов (полей), которые по структуре и расположению напоминают таковые у мирацидия трематод и онкомирацидия моногеней. Межресничный синцитиальный эпидермис несет на своей поверхности длинные, тонкие, нитевидные выросты (микротоуберкулы) длиной до 6 мкм, которые выходят из бугорков (микротоуберкул), расположенных поверхностно на тегументе. Они отличаются от микроворсинок тем, что не имеют цитоплазматического стержня, значительно длиннее их и служат, по-видимому, для парения в воде. Роль ресничных образований несомненно локомоторная.

Тегумент взрослых *M. purvisi*, вероятно, происходит от нересничного эпидермиса личинки. У взрослых аспидогастрид, как и у других паразитических плоских червей, тегумент представляет безядерный синцитий, связанный с клеточными телами, секретирующими дисковидные плотные тела, вступающие в наружную цитоплазму. Отличительной особенностью тегумента аспидогастрид являются регулярно расположенные под поверхностной плазматической мембраной микротоуберкулы, равномерно распределенные по всему тегументу (Halton, Lyness, 1974). Поверхность последнего у аспидогастрид одета filamentозным чехлом толщиной до 0.5 мкм. Эта зона PAS-положительна и содержит полисахариды (Rohde, 1974). В тегументе имеются также сенсорные образования.

Таким образом, строение тегумента *Aspidogastrea* имеет в целом сходные черты с таковым у других паразитических плоских червей, но отличается от них в деталях. Наличие на брюшной стороне тела аспидогастрид большого прикрепительного диска, состоящего из множества ячеек, — наиболее характерная особенность их организации (Тимофеева, 1972). Тегумент ячеек несет на своей поверхности многочисленные микроворсины, в толще его выявлена высокая активность фосфатаз. Высказывается предположение, что прикрепительный диск может участвовать во внекишечном пищеварении (Halton, Lyness, 1974).

Класс Trematoda. Ультратонкому строению тегумента трематод на разных стадиях их онтогенеза посвящены многочисленные исследования, которые нашли отражение в ряде работ и обзоров (Hockley, 1973; Lumsden, 1975b; Добровольский и др., 1983, и др.).

Личинки материнской споронты — мирацидии одеты эпителиальными пластинками, несущими многочисленные микроворсины и реснички (Добровольский и др., 1983). Основание ресничек имеет две корневые нити с поперечной исчерченностью, которые расположены под углом друг к другу. Цитоплазма пластинок содержит многочисленные митохондрии и различные включения секреторной природы. От клеток в глубь тела личинки отходят мешковидные отростки, содержащие запасные питательные вещества (гликоген). Мускулатура тела личинки представлена пучками кольцевых и продольных мышц.

Эпителиальные пластинки отделены друг от друга «гиподермальными» гребнями. Они представляют собой отростки клеток «гиподермы» (цитоплазматический тегумент), за счет которой в дальнейшем формируются покровы материнской споронты. У мирацидия они окружают эпителиальные пластинки в виде поверхностной сети, соединенной с помощью отростков с клеточными телами, лежащими под мускулатурой. Клетки гиподермы активны и способны к секреции (Добровольский и др., 1983). В процессе проинкивания мирацидия в моллюска эпителиальные пластинки отбрасываются и лежащая под ними гиподерма становится тегументом материнской споронты.

Сформированные дочерние споронты и редии имеют типичный синцитиальный тегумент, связанный с клеточными телами, содержащими ядра. Поверхность наружного слоя несет либо микроворсины, либо сложную ветвистую

части цитоплазмы эпидермиса (Lyons, 1972). У *Polystoma* и *Plectanocotyle* терминальная сеть выражена значительно слабее. Создается впечатление, что она лучше развита у высших моногеней.

Синцитиальный эпидермис исследованных нами представителей низших моногеней — *Dactylogyrus extensus*, *Ancyrocephalus paradoxus*, *Tetraonchus momentosus* не имеет микроворсинок. Наружная цитоплазматическая мембрана образует глубокие узкие впячивания в толщу синцитиального слоя, который подстилается извитой базальной мембраной (рис. 57, а—е). Под ней расположены слои кольцевой и продольной мускулатуры. Слой наружной цитоплазмы эпидермиса насыщен множеством электронно-плотных овальных тел, часть которых располагается перпендикулярно к поверхностной мембране, соприкасаясь с ней. Наряду с плотными телами округлой или палочковидной формы в эпидермисе присутствуют мелкие везикулы с гранулярным содержимым и митохондрии. Под базальной пластинкой и прилегающей к ней мускулатурой встречаются протоки железистых клеток и мерцательные клетки протонефридов. Нами выявлена дифференциация структуры эпидермиса в разных частях тела исследованных моногеней. На вентральной стороне всех видов складчатость эпидермиса выражена значительно сильнее, чем на дорсальной.

Эпидермис моногеней обладает высокой секреторной активностью, особенно в цитонах, где образуются плотные тела и светлые пузырьки, поступающие по отросткам клеток в наружный слой цитоплазмы. Аппараты Гольджи и свободные рибосомы обнаружены не только в перинуклеарной цитоплазме эпидермальных клеток, но и в наружной цитоплазме некоторых видов моногеней (*Dicliophora*, *Rajonchocotyle*) (Morris, Halton, 1971; Lyons, 1972).

Включения, описанные в эпидермальной цитоплазме всех исследованных видов *Monogeneoidea* двух основных типов, представляют собой электронно-плотные гранулы округлой или палочковидной формы, ограниченные мембранами, а также пузырьки (везикулы) с электронно-прозрачным содержимым. В эпидермисе *Entobdella* преобладают плотные гранулы, у *Acanthocotyle* присутствуют оба типа включений примерно в равных пропорциях. У *Rajonchocotyle* кроме названных имеются круглые пузырьки с водонистым содержимым. Пластинчатые включения разного типа найдены в эпидермисе многих моногеней (кроме *Entobdella*). Наиболее сильно они развиты у *Gyrodactylus*. В цитоплазме погруженных клеток имеется гликоген. Установлена дифференциация в распределении различных включений в разных частях тела моногеней. Образование тел разного типа имеет место в зоне аппарата Гольджи. О химическом составе этих включений пока еще мало известно.

Поверхностная filamentозная оболочка (чехол, или гликокаликс) обнаружена у большинства исследованных моногеней (Lyons, 1973). Кроме того, на поверхности моногеней имеется слизистый слой, в образовании которого, как предполагается, участвуют электронно-плотные тела тегумента. Filamentозная и слизистая оболочки играют, вероятно, прежде всего защитную роль (механическую, антибактериальную) от иммунных реакций хозяина. Исследования многих авторов не дали до сих пор убедительных доказательств активного участия покровов моногеней в абсорбции пищи.

1.7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение ультраструктуры покровов цестод, моногеней, трематод и аспидогастрид демонстрирует многие черты сходства в общем плане их строения. Для паразитических плоских червей всех групп характерен синцитиальный погруженный эпителий. Наружный слой цитоплазмы тегумента на всем протяжении тела ограничен поверхностной и базальной мембранами, не имеет клеточных границ и не содержит ядер. Цитоны тегументальных клеток, содержащие ядра, расположены под базальной пластинкой и мускульными слоями и связаны отростками с наружной цитоплазмой.

Переход к синцитиальному погруженному строению эпидермиса наблюдается у сравнительно немногих свободноживущих турбеллярий, преимущественно отряда *Serlata*. У большинства турбеллярий эпидермис имеет четкие клеточ-

ные границы. Погруженный эпителий, кроме Acoela, встречается у представителей Lecithoeritheliata и Seriata (Bedini, Pappi, 1974). Однако среди паразитических турбеллярий отряда Neorhabdocoela и родственных им Temnocephalida и Udovellida намечается тенденция к переходу от клеточного эпителия и синцития, иногда с погружением клеточных тел в паренхимы (Иванов, Мамкаев, 1973; Rieger, 1981; Корнакова, 1985). Следовательно, переход от синцитиального строения покровов, намечающийся у турбеллярий некоторых групп, находит свое завершение у всех паразитических плоских червей, имеющих своеобразную единую синцитиальную систему: тегумент—клетки тегумента (цитоны).

Вопрос о происхождении синцития у паразитических плоских червей и его значимость заслуживают специального рассмотрения. Мы разделяем представление о том, что предки моногеней, цестод и трематод имели не синцитиальный, а клеточный эпидермис, подобный тому, который можно наблюдать среди современных неорабдоцельных турбеллярий. Подтверждением может служить тот факт, что у личинок моногеней и трематод на раннем постэмбриональном этапе развития первичные покровы представлены клеточным эпителием, который в процессе развития превращается в синцитиальный или заменяется синцитием (Lyons, 1973). Образование синцитиального состояния покровов у плоских червей может происходить несколькими способами. Первый — путем полного или частичного разрушения боковых клеточных границ, что описано для паразитических турбеллярий *Kronborgia amphipodicola* (Neorhabdocoela) (Bresciani, Koie, 1970). Такой путь приводит к слиянию клеток поверхностного слоя. Второй — за счет слияния цитоплазматических отростков клеток, которые лежат под базальной пластинкой, что наблюдается у моногеней, цестод и трематод.

Помимо плоских червей синцитий обнаружен в гиподерме некоторых нематод и стенке тела скребей. Среди позвоночных и беспозвоночных синцитиальная структура тканей встречается не часто. В этой связи большой интерес представляет трофобласт эмбриона позвоночных, имеющий синцитиальное строение и выполняющий защитные и абсорбтивные функции (Lyons, 1973; Lumsden, 1975b). Трофобласт млекопитающих состоит из двух слоев: внутреннего, содержащего митотически активные и обособленные клетки, и внешнего — синцитотрофобласта. Рост трофобласта происходит путем миграции клеток из внутреннего слоя во внешний и слияния их между собой. Таким образом они становятся частью синцития. Между образованием трофобласта и формированием постэмбрионального тегумента цестод и трематод можно провести параллель (Lumsden, 1975b). По мнению Ламсдена, синцитиальное строение характерно для тех тканей, у которых очень быстро увеличивается масса, происходит быстрая смена компонентов и активный рост (кожа, трофобласт эмбриона, слизистый эпителий). В связи с этим следует отметить, что для паразитических червей свойственна высокая степень роста, всегда превышающая таковую у турбеллярий. Возможно также, что синцитиальное строение тегумента гельминтов обеспечивает более прочную защиту от воздействий хозяина (механического, химического и др.). Важно подчеркнуть, что синцитиальная система покровов всех паразитических плоских червей обладает сильно выраженной секреторной активностью.

В ультраструктуре поверхностного слоя свободноживущих турбеллярий и паразитических плоских червей имеются некоторые черты сходства. Личинки паразитических червей — корацидии, онкомирацидии и мирацидии несут на своей поверхности реснички и микроворсинки, сходные по строению с таковыми у турбеллярий. Микроворсинки или микроворсинкоподобные образования, кроме турбеллярий, свойственны также некоторым группам моногеней, асидогастридам, спороцистам, редиям трематод и процеркоидам цестод. Опорно-скелетные функции в эпидермисе турбеллярий, как уже указывалось, выполняют терминальная сеть (cell web) и базальная пластинка. Элементы терминальной сети встречаются также у моногеней. У паразитических червей других групп опорно-скелетные функции покровов связаны с хорошо развитой базальной пластинкой.

Несмотря на сходство синцитиального строения покровов паразитических червей всех групп, прослеживается ряд отличительных особенностей, свой-

ственных червам каждой группы. Это обусловлено их биологией, экологией и онтогенезом. Обнаружены существенные различия в ультраструктуре покровов плоских червей каждой группы, что отражает функциональную дифференциацию тегумента. Ограниченный цитомембралой наружный слой покровов усилен рядом образований, увеличивающих поверхность тела.

Поверхность эпидермиса большинства моногеней образует глубокие регулярные складки за счет впячивания плазматической мембраны в глубь тегумента и лишена микроворсинок. У взрослых трематод поверхность тегумента имеет большое число ямок и складок, которые глубоко вдаются в наружный слой цитоплазмы и образуют в ней сильно разветвленные каналы, связанные между собой. Микроворсинки у марит трематод обычно отсутствуют.

Для цестод характерно наличие особых специализированных образований — микротрихий, которые регулярно расположены по всей поверхности тела. Микротрихии встречаются только у ленточных червей. В отличие от микроворсинок они обладают уплотненной апикальной частью, боковые стенки их базальной части часто укреплены осmioфильным материалом. Микроворсинки встречаются у цестод только на ранних этапах онтогенеза, в дальнейшем они замещаются микротрихиями. Лишь в отдельных случаях микроворсинки можно встретить на взрослой фазе развития цестод на ограниченных участках сколекса.

Морфофункциональная дифференциация покровов тела отмечена у плоских червей всех исследованных групп, но выражена в различной степени. У моногеней, трематод и аспидогастрид изменения покровов и появление специализированных образований наблюдаются преимущественно в области прикрепительного аппарата и полового атриума (Egasmus, Öhman, 1965; Egasmus, 1972). Однако наиболее высокая степень дифференциации структуры и функций покровных тканей обнаружена на протяжении тела ленточных червей, что обусловлено определенной специализацией отдельных участков сколекса и стробилы, а также ярко выраженной адаптацией к эндопаразитизму.

Наряду с сильно развитым прикрепительным аппаратом на сколексе большинства цестод присутствуют хорошо укрепленные микротрихии, способствующие дополнительной фиксации червей в стенке кишечника хозяина. У представителей отрядов Tetrahyphleida и Trypanorhyncha с сильно вооруженным прикрепительным аппаратом наблюдается более высокая специализация микротрихий и дифференциация отдельных участков сколекса, чем у цестод отрядов Pseudorhyncheida и Caryorhyncheida, имеющих слабо развитые органы прикрепления. Для цестод отряда Trypanorhyncha характерна олигомеризация элементов прикрепительного аппарата (в понимании В. А. Догеля, 1954). Представители отряда Proteosporhyncheida занимают промежуточное положение по разнообразию и специализации микротрихий между псевдофиллидными и карифиллидными цестодами, с одной стороны, и тетрафиллидными и трипаноринхиными — с другой. На основании проведенных исследований мы приходим к выводу: чем сильнее развит и сложнее устроен прикрепительный аппарат цестод, тем выше специализация и полиморфизм микротрихий и дифференциация зон прикрепления на сколексе и шейке.

Стробила цестод покрыта многочисленными трубчатыми микротрихиями трофического типа, значительно увеличивающими площадь абсорбции. У ленточных червей, полностью лишенных пищеварительного тракта, функция покровных тканей и связанных с ними структур более многообразна, чем у плоских червей других групп, обладающих кишечником.

На поверхности тела цестод осуществляются прежде всего процессы мембранного пищеварения с последующим транспортом пищевых веществ и диффузия пищи. Трубочные микротрихии могут служить относительным показателем интенсивности абсорбционно-пищеварительной функции на разных участках тела цестод, так как за счет их значительно увеличивается мембранная поверхность тела. Как было показано нами, за счет трубчатых микротрихий поверхность всасывания у некоторых цестод может увеличиваться до 50—70 раз. Это вполне сравнимо с увеличением поверхности за счет микроворсинок клеток кишечного эпителия у их хозяев — рыб. Морфометрические показатели подтверждают данные о высокой активности пищеварительных ферментов, участвующих в мембранном пищеварении, на поверхности тела цестод. Среди плоских чер-

ной других групп полный переход к усвоению пищи покровами произошел только у одного поколения трематод — спорозоит (Гивецкая и др., 1966). Участие тегумента в восприятии пищи у других паразитических червей достоверно не подтверждено или эти процессы протекают менее интенсивно, чем у цестод. Нами установлено, что покровы цестод активно участвуют также в осморегуляторных и экскреторных процессах, что не было показано для гельминтов других групп. Общей особенностью всех исследованных Plathelminthes является наличие на поверхности их тела надмембранного комплекса мукополисахаридной природы — гликокаликса, тесно связанного с цитомембраной. При участии этого слоя влияют на абсорбтивные и иммунологические свойства поверхности тела (Smyth, 1972; Lumsden, 1975b). Защитная функция покровов в широком смысле представляется единой для всех плоских червей.

Следует рассмотреть некоторые современные представления о происхождении покровов цестод. Определенное внешнее сходство структуры эпидермиса бичищечных турбеллярий с таковой у гельминтов послужило одним из доводов для А. Д. Логачева (1968, 1970) считать, что цестоды произошли от Acoela. В частности, он утверждает, что у цестод, как и у Acoela, отсутствует базальная мембрана. Однако в настоящее время убедительно показано, что все исследованные виды ленточных червей обладают хорошо развитой базальной мембраной с подстилающим ее фибриллярным слоем, образующим базальную пластинку. Последняя выполняет преимущественно опорную, механическую роль, что особенно важно для кишечных гельминтов, постоянно подвергающихся воздействию со стороны хозяина (Куперман, 1976б, 1980а). Исследования ультраструктуры и функций покровных тканей, как и других систем органов (выделительной, нервной) цестод, опровергают точку зрения Е. Д. Логачева (Котикова, 1976; Куперман, 1976б).

На основании сравнительного анализа ультраструктуры покровов представителей 6 отрядов цестод установлены отличительные признаки на уровне отрядов, семейств, родов и даже некоторых видов в пределах одного отряда. Наиболее существенные различия выявляются на уровне семейств. Полученные данные позволяют использовать ультраструктурные признаки для разработки и уточнения некоторых вопросов систематики цестод отдельных групп, в особенности тех, у которых морфологические различия слабо выражены (Куперман, 1980а).

Представление о том, что поверхностный слой гельминтов служит основным местом молекулярного обмена с окружающей их средой (Smyth, 1972; Lumsden, 1975b), в наибольшей степени справедливо для ленточных червей, у которых роль тегумента в физиологических и биохимических процессах взаимодействия с хозяином наиболее многообразна. Цестоды продвинулись дальше в специализации поверхностных структур и совершенствовании трофической функции покровов по сравнению с трематодами и моногенеями.

Анализ полученного материала по ультраструктуре и функциям покровных тканей Plathelminthes приводит нас к выводу, что длительная адаптация к эндпаразитизму сопровождается постепенным переходом трофической функции от кишечника к покровам. При этом кишечник может частично или полностью редуцироваться. Эта закономерность становится общей для плоских червей всех групп.

В онкосфере протосцефалидной цестоды *P. osculatus* также выявлены железы проникновения, состоящие не менее чем из двух клеток (рис. 9, а). Сравнительно небольшие клетки имеют расположенное центрально округлое ядро с ядрышком. Цитоплазма этих клеток содержит плотные гомогенные гранулы секрета округлой, овальной и продолговатой формы, развитый гранулярный ретикулум, множество свободных рибосом и крупные митохондрии с редуцированными кристами. Край цитоплазмы железистых клеток глубоко инвагинирован и образует много лопастей. Железистые клетки локализованы в поверхностных слоях онкосферы, протоки их, наполненные секретом, открываются в задней части личинки, в области расположения крючьев (рис. 9, б).

Таким образом, как показали наши исследования, онкосферы цестод отрядов Pseudophyllidea, Tetracophyllus, Protoscephalida обладают железами проникновения, ранее обнаруженными только у Cyclophyllidea. Отмечены некоторые различия в степени развития этих желез, а также в форме, величине и иногда в структуре секрета у низших цестод разных групп. В цитоплазме железистых клеток всех исследованных видов содержится большое количество свободных рибосом и умеренно развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум, присутствует аппарат Гольджи. Крупные ядра этих клеток расположены центрально или смещены к основанию, включают ядрышко и значительное количество хроматина, прилегающего в основном к ядерной оболочке. Микротрубочки, присутствующие в большом количестве в конечных участках секреторных протоков желез, способствуют продвижению секреторных тел к поверхности онкосферы и выполняют поддерживающую и укрепляющую функцию, препятствуя сжатию протоков при сокращения мускулатуры онкосферы.

Секреторные покровные клетки второго типа, обнаруженные у псевдофиллидных цестод, расположены в поверхностных слоях онкосферы под зачатком базальной пластинки и мускулатуры. Секрет этих клеток существенно отличается от такового в железах проникновения. Материал, продуцируемый клетками этого типа, по длинным отросткам поступает в наружный цитоплазматический слой онкосферы и распространяется по нему. По всей видимости, секрет этих клеток участвует в формировании покровов и связанных с ним структур на следующем этапе развития — у процеркодов.

Несомненный интерес представляет сравнение желез проникновения низших и высших цестод. На основе ультраструктурного исследования онкосфер некоторых видов Cyclophyllidea установлен основной тип желез проникновения, свойственный высшим цестодам. Для изученных циклофиллидных цестод *Hymenolepis citelli*, *H. diminuta*, *Dipylidium caninum*, *Taenia taeniaeformis*, *Choanotaenia pusilla* и др. характерна крупная у-образная многоклеточная или синцитиального строения железа, расположенная в передней половине онкосферы (Collin, 1968, 1969; Nieland, 1968; Pence, 1967, 1970; Swiderski, 1972; Lethbridge, Gijssels, 1974). В отличие от указанных выше у вида *H. nana* железа проникновения состоит из одной клетки (Furukawa et al., 1977; Fairweather, Threadgold, 1981). В последнее время изучена морфология и гистохимия желез онкосфер большой группы цестод сем. Dilepididae и Hymenolepididae — паразитов птиц (Кашня, Плужников, 1983; Кашня, 1986).

Клетка железы проникновения состоит из увеличенной базальной части, расположенной в передней половине тела онкосферы в цитоплазматических выростах, направленных к ее задней части. Они разветвляются на 2—4 протока, которые проникают через базальную пластинку и открываются в области крючьев (Reid, 1948; Sawada, 1961; Collin, 1969; Swiderski, 1972; Lethbridge, Gijssels, 1974). У *H. nana* протоки более многочисленны и открываются не на заднем, а на переднем конце тела (Fairweather, Threadgold, 1981). Конечные участки секреторных протоков, как и у низших цестод, укреплены микротрубочками, которые выполняют поддерживающую или вспомогательную функцию для движения цитоплазмы железистых клеток.

Способ выведения секрета через наружный слой онкосферы до конца не ясен и требует дальнейшего исследования. Предполагается апоринный тип секреции у *H. nana*, при котором часть цитоплазмы выбрасывается вместе с секреторным материалом (Furukawa et al., 1977), и мерокриновый для *H. diminuta*, при

котором секреторный материал сваливается в эпителиальный слой, образуя выстилку, а затем выводится наружу (Lethbridge, Gijbers, 1974).

У большинства исследованных циклофаллидных цестод описаны два морфологически разных типа секрета, различающихся формой, размерами и относительной электронной плотностью. Остается неясным, отражают ли эти различия разный химический состав и функцию секрета. Однако наличие переходных форм между двумя типами секрета, которые наблюдаются довольно часто, свидетельствуют в пользу того, что морфологические изменения могут быть связаны с созреванием секреторного материала (Pence, 1970; Swiderski, 1972; Lethbridge, Gijbers, 1974).

Точный химический состав секрета желез проникновения еще предстоит выяснить. Гистохимическими исследованиями показано, что секреторный материал дает положительную реакцию на основные белки и гликоген и представляет собой нейтральные (или) кислые мукополисахариды (Heath, 1971; Fairweather, Threadgold, 1981). Получены данные, что попадание в промежуточных хозяев онкосфер некоторых Cyclophyllidea (*T. plattformis*, *T. serialis*, *Echinococcus granulosus*) сопровождается выделением таких ферментов, как мукополисахаразы, цитазы и гиалуронидазы, способствующих проникновению и миграции личинок в тканях хозяев (Heath, 1971).

Современные представления о функциях желез проникновения опираются на два основных довода. Согласно первому, получены доказательства лизирования клеток хозяина в месте проникновения онкосферы (Heath, 1971; Moszon, 1977). Согласно второму, проникновение сопровождается значительным снижением или полным исчезновением окрашивающегося секреторного материала (Silverman, Mansely, 1955; Sawada, 1964; Heath, 1971; Lethbridge, Gijbers, 1974; Moszon, 1977). Существует, однако, и другая точка зрения. В соответствии с ней проникновение может осуществляться чисто механически с помощью крючков и мускульного движения тела, а секреторный материал способствует адгезии онкосфер к кишечному эпителию хозяина и выполняет эмалочную функцию, облегчая проникновение онкосферы через стенку кишечника (Reid, 1948), или функцию защиты онкосфер от переваривающего действия пищеварительных ферментов хозяина (Barker, 1970).

Выброс секрета из желез проникновения происходит в результате ритмичного сокращения соматической мускулатуры и мускулатуры крючков, так как лезла не имеет сократительных элементов (Collin, 1969; Lethbridge, Gijbers, 1974). Предполагается, что секрет желез проникновения помогает прежде всего онкосфере освободиться от окружающей ее мембраны (Heath, 1971). В дальнейшем в процессе активного внедрения онкосферы в ткани хозяина используются как крючья, так и железистая секреция на разных стадиях проникновения (Fairweather, Threadgold, 1981).

Общий план строения желез проникновения онкосфер низших цестод *T. nodulosus* (Pseudophyllidea) и *Grillotia erinaceus* (Trypanorhyncha) сходен с таковым в онкосферах видов *Hymenolepis* (Cyclophyllidea). Вместе с тем у псевдофаллидных и протеоцефалидных цестод других видов (род *Diphyllobothrium*, *P. osculatus*) строение желез существенно отличается от циклофаллидных. Структура, размеры и форма секреторных гранул желез проникновения в онкосферах низших и высших цестод весьма сходны.

Химический состав секрета желез проникновения онкосфер низших цестод пока не изучен. Все же аналогичный способ проникновения в организм хозяина позволяет предположить, что состав его близок секрету высших, циклофаллидных цестод.

Следовательно, обнаружение желез проникновения у низших цестод дает основание считать, что попадание онкосфер последних через стенку кишечника и полость тела первых промежуточных хозяев (ракообразных и олигохет) осуществляется не только с помощью крючков, как предполагалось ранее, но и под действием секрета желез, обладающего лизирующими свойствами.

Исследование желез процеркоидов низших цестод представляет большой интерес прежде всего потому, что данные по ним до последнего времени практически отсутствуют. Гистологическое и электронно-микроскопическое изучение процер-

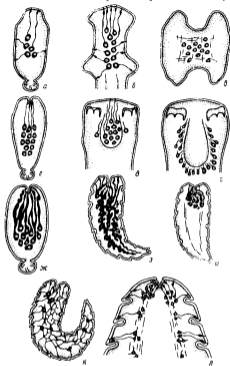


Рис. 59. Схема строения и локализации фронтальных желез у процеркоидов и плероцеркоидов псевдофиллидных цестод.

а — процеркоид *E. rugosum*; б, в — плероцеркоид *E. rugosum*; г — процеркоид *T. nodulosus*; д — плероцеркоид *T. nodulosus*; е — плероцеркоид *T. ovata*; ж — процеркоид *D. latum*; з — плероцеркоид *D. latum*; и — плероцеркоид *D. dendriticum*; к — плероцеркоид *D. ovaloid*; л — плероцеркоид *Ligula intestinalis*.

коидов псевдофиллидных цестод *E. rugosum*, *B. acheilognathi* и *T. nodulosus* из полости тела циклопов показало, что все они обладают железистым аппаратом, представленным одноклеточными железами, и имеют сходные черты в строении, локализации и способе выведения секрета (Куперман, Давыдов, 1978; Давыдов, Куперман, 1979; Куперман, Давыдов, 1980, 1982а). Железистые клетки у процеркоидов исследованных цестод располагаются в центральной паренхиме средней части личинки (рис. 17, б; 59). Клетки имеют грушевидную форму, крупное ядро, их цитоплазма содержит мелкие округлые гранулы электронноплотного секрета (диаметр 0,23 мкм), четко выраженный аппарат Гольджи, боль-

ное количество свободных рибосом и мембранные комплексы (рис. 18, з, 60, з). Отростки железистых клеток, выполняющие функцию секреторных протоков, направлены к переднему концу тела и проходят через базальную пластинку в дистальную цитоплазму тегумента. Секреторный материал, поступающий через протоки в этот слой, образует вместе с содержимым цитоплазмы выпячивания или выросты на поверхности процеркоидов (рис. 60, б).

Образование выростов на поверхности тегумента характерно для процеркоидов цестод *Eubothrium*, *Triclaenophorus* и *Bothriocephalus*. Выход секрета и образование выростов имеют место не только на переднем конце, но и на всей поверхности тела личинок этих видов. Соответственно выросты, содержащие секрет, встречаются как на переднем участке тела, так и на латеральных его сторонах.

Секрет желез процеркоидов *T. nodulosus* имеет своеобразное строение. Диаметр секреторных гранул заметно больше, чем у *E. rugosum* и *B. achellognathi*. Наряду с гомогенными электронно-плотными гранулами в цитоплазме клеток и в секреторных протоках встречаются гранулы, неоднородные по своей структуре. В них различается более или менее обширная электронно-светлая зона с фибриллярным материалом и зона с электронно-плотным содержимым. По всей видимости, в железистых клетках и их протоках у *T. nodulosus* мы наблюдаем разные стадии созревания секрета. Кроме описанного выше типа железистых клеток у *T. nodulosus* обнаружен другой тип секреторных клеток, который располагается в области тегумента и содержит мелкие плотные гранулы секрета (рис. 18).

У процеркоидов *D. latum* количество и размер одноклеточных желез, а также степень наполнения их секретом значительно больше, чем у личинок цестод других видов. Железистые клетки лежат в паренхиме задней, реже средней части процеркоида. Отходящие от клеток отростки сливаются в широкие протоки, которые идут к переднему концу тела и открываются только в области фронтальной ямки (рис. 59, ж). Секрет желез разнообразной формы, размер гранул почти в пять раз больше, чем у других процеркоидов исследованных видов. Выход секрета в окружающую среду у процеркоидов *D. latum* не связан с образованием выростов на поверхности тела личинки. Железы проникновения у процеркоида *D. latum* обнаружены ранее Братеном (Braten, 1968a).

При сравнении железистых образований у процеркоидов разных видов псевдофаллидных цестод прослеживается постепенное усложнение их, обусловленное различной биологией отдельных видов. У процеркоидов *E. rugosum* и *B. achellognathi*, паразитирующих на последующих стадиях онтогенеза в кишечнике рыб, железистый аппарат представлен 5—7 секреторными клетками, функциональная роль которых сводится, вероятно, к защите от воздействий среды кишечника хозяина.

Процеркоиды *T. nodulosus* попадают во второго промежуточного хозяина, проникая через стенку кишечника и внедряясь в печень. Секреторные образования выполняют при этом функции желез проникновения. Число железистых клеток у этих цестод увеличивается до 12—16, что объясняется скорее всего интенсификацией их деятельности.

Процеркоиды *D. latum* не только проникают через стенки кишечника, но и мигрируют в тканях внутренних органов и мускулатуре рыб. Железы у *D. latum* развиваются еще интенсивнее, чем у *T. nodulosus*, в результате больших функциональных нагрузок. В процеркоидах *D. latum* увеличивается не только общее число железистых клеток, но и прослеживается тенденция к слиянию этих клеток и особенно их протоков, что наиболее сильно выражено на стадии плероцеркоида (Куперман, Давыдов, 1982a).

При изучении ультраструктуры процеркоидов протоцефалидной цестоды *P. longolus* из полости тела циклопов нами обнаружены одноклеточные железы, локализованные в центральной паренхиме тела личинки. В цитоплазме клеток содержится секрет в виде округлых гранул средней и высокой плотности. Отростки железистых клеток, выполняющие роль протоков, направлены к переднему концу тела. Секреторный проток заполнен продольно идущими микротрубочками, которые могут способствовать продвижению секрета и укреплению стенки протока, препятствуя сжатию его мускулатурой. При прохождении через ба-

зальную пластинку проток выпячивает базальную мембрану глубоко в дистальную цитоплазму тегумента. При этом контакт между базальной мембраной и мембраной протока осуществляется с помощью десмосомоподобного образования (рис. 22, а).

При исследовании ультраструктуры процеркоида *Grillotia erinaceus* (отряд Туранофунксы) мы наблюдали развитый железистый аппарат. Железистые клетки занимают центральную паренхимную среднюю и задней частью личинки. Цитоплазма этих клеток включает крупные гранулы (диаметр 0.433 мкм) однородного плотного секрета разнообразной формы. Следует отметить чрезвычайно высокое содержание свободных рибосом в цитоплазме, что иногда затрудняет рассмотрение цистерн гранулярного ретикулума. Ядра клеток крупные с большим количеством хроматина.

Секреторные протоки, наполненные секретом и укрепленные по периферии микрогубочками, направлены к переднему концу тела (рис. 60, а). В области воронкообразного углубления и в прилегающих зонах секреторные протоки проникают через слой мускулатуры и выпячивают базальную мембрану в дистальной цитоплазме по направлению к поверхности тегумента. Аппикальный конец протока замыкает специализированный контакт типа десмосомы, соединяющий базальную мембрану и мембрану протока, подобную таковой у процеркоидов *P. togilovae*. Выход секрета на поверхность тела личинки происходит, вероятно, путем разрыва контакта при переполнении протока секретом.

Наряду с фронтальными железами у процеркоида *G. erinaceus* широко представлены тегументальные клетки, содержащие палочковидные, гантелеобразные и овальные тела, которые выступают по отросткам этих клеток в дистальную цитоплазму тегумента. Эти тела равномерно заполняют тегумент процеркоида на всем его протяжении — от переднего до заднего концов тела (рис. 60, в). Палочковидные тела располагаются обычно перпендикулярно поверхности мембраны, тесно прилегая к ней. В цитоплазме клеток обнаружено несколько аппаратов Гольджи с набухшими диктисомами, гранулярный эндоплазматический ретикулум и митохондрии. Выход содержимого тегумента путем образования выростов у процеркоида не наблюдается. Такого рода тегументальные клетки обнаружены в слюдке взрослых особей *Grillotia erinaceus* и описаны как тегументальные железы (Давыдов, Бисерова, 1985).

Следует подчеркнуть, что появление железистых образований у исследованных нами процеркоидов было отмечено в первые сутки (*T. nodulosus*), хорошо развитый железистый аппарат — на 5-е сут (*G. erinaceus*). Окончательное формирование железистых аппаратов и секреторных протоков имеет место на 7—15-е сут, что совпадает с завершением формирования процеркоидов и способностью их к инвазированию второго промежуточного хозяина.

Особого внимания заслуживает строение железистого аппарата представителя карофилидных цестод — *Archigetes sieboldi*, достигающего половой зрелости на стадии процеркоида в полости тела олигохет (Поддубная и др., 1984). Этот вид цестод обладает фронтальными железами, заполняющими большую часть медуллярной паренхимы передней части тела, а также часть кортикальной паренхимы его среднего отдела. Цитоплазма железистых клеток богата рибосомами, митохондриями, содержит развитую эндоплазматическую сеть и аппарат Гольджи. Секреторные гранулы, локализованные в цитоплазме, достигают 0.3—0.5 мкм. Железистые клетки, соединяющиеся отростками, образуют ячеистый синцитий. Способ выведения секрета и строение фронтальных желез *A. sieboldi* типичны для желез проникновения карофилид. Но уровень развития этих желез значительно выше, чем у взрослых особей *Caryophyllaeus laticeps* и *Klaona stenosis*, что вообще характерно для процеркоидов.

Таким образом, железы проникновения, обнаруженные у оксофер и процеркоидов исследованных цестод, необходимы для обеспечения их проникновения и миграции в промежуточных хозяевах или для нормального развития на последующей стадии онтогенеза. Это обстоятельство дает нам основание рассматривать их развитие как ценотическую адаптацию.

Наличие желез у плероцерковидов цестод некоторых видов отмечалось ранее. Трехные их у личинок рода *Diphyllobothrium* использовалось как систематический признак (Kuhlöw, 1953). Однако изучение ультраструктуры и функций железистых образований низших цестод началось лишь в последнее время (Kwa, 1972a, 1972b, 1972c; Öhman-James, 1973; Andersen, 1975b; Куперман, Давыдов, 1978, 1982a, 1982b; Давыдов, Куперман, 1979; Куперман, 1981; Gustafsson, Vaihela, 1981).

Г.З.1. ОТРЯД PSEUDOPHYLLIDEA

Сем. Amphicotylidae. Количество железистых клеток у плероцерковидов *Eubothrium rugosum* и *E. salvelini* значительно больше, чем у процерковидов. Основная их масса локализуется в центральной паренхиме полностью дифференцированного сколекса и вдоль верхнего и нижнего краев бофтрий. Железистые клетки имеют вытянутые очертания, размер их варьирует от 4,8 до 9,6 мкм. В цитоплазме этих клеток обнаружено большое число мелких округлых электронно-плотных секреторных гранул, ограниченных мембраной. Секреторные протоки большинства клеток направлены к теменной пластинке, часть из них выходит к боковой стороне сколекса (рис. 59, б). Они укреплены микротрубочками, расположенными на периферии протоков (рис. 66, а). Секрет из протоков, пронизывающих базальную пластинку, скапливается под поверхностной мембраной дистальной цитоплазмы тегумента, где образуются, как и у процерковидов, выросты (Куперман, 1980a).

Сем. Triacnophoridae. Прослежено формирование желез в процессе развития плероцерковидов *T. nodulosus* (Давыдов, 1981; Куперман, Давыдов, 1982a, 1982b). На раннем этапе развития плероцерковидов железистые клетки обнаруживаются в субтегументальном слое вдоль всего тела личинки. Секрет этих клеток поступает по протокам в крупные (5—10 мкм) выросты тегумента (рис. 33, а), количество которых достигает 6 на 100 мкм² поверхности тела личинки. Железистые клетки и выросты, содержащие секрет, появляются в значительном количестве после 10—15 сут развития личинок *T. nodulosus* в печени окуней. В этот период вокруг плероцерковидов наблюдается скопление лимфоцитов и фибробластов, характеризующее интенсивную воспалительную реакцию. У полностью сформированных плероцерковидов, окруженных капсулой из соединительной ткани, тегументальные железистые клетки не выявлены, а выросты тегумента единичны (Давыдов, 1981). Секрета этих желез может быть связана с нейтрализацией инвазивных клеточных реакций хозяина.

Наряду с тегументальными железистыми клетками у полностью сформированных плероцерковидов *T. nodulosus* наблюдается значительное количество секреторных клеток, расположенных в центральной паренхиме сколекса. Их протоки открываются в области теменной пластинки и латеральных поверхностей сколекса. После инкапсуляции и полного развития плероцерковидов эти клетки выражены очень слабо. Однако при экспериментальной реинвазии пармочем в процессе прохождения через стенку кишечника наблюдается активизация секреторной деятельности личинки, сопровождающаяся образованием новых железистых клеток (Давыдов, 1981). Последние имеют округлую форму, размер их достигает 3—6 мкм, количество клеток варьирует от 20 до 30. Цитоплазма содержит овальные гранулы секрета средней плотности. Структура и локализация железистых клеток у плероцерковидов *T. stizoides* заметно отличается от таковых близкого ему вида *T. nodulosus* (рис. 59, в). Клетки значительно крупнее (9—24 мкм), удлинённые, с 1—2 секреторными протоками, открывающимися на краю бофтрий. Секреторные клетки лежат в области бофтрий неосредственно под тегументальным слоем, их протоки проходят между мышечными пучками. В цитоплазме железистых клеток содержится множество мелких плотных гранул (диаметр 0,22 мкм) секрета, хорошо развитый аппарат Гольджи, гранулярный ретикулум и большое число прозрачных вакуолей, диаметр которых вдвое меньше диаметра гранул секрета. В протоках этих клеток наряду

с секретом имеются митохондрии. Важно отметить, что железистые клетки в сколесе плероцеркоидов *T. crassus*, локализованных и мигрирующих в мускулатуре рыб, встречаются и функционируют постоянно, что отличает их от *T. nodulosus*, железы которых действуют периодически.

Таким образом, секреторные образования плероцеркоидов *T. nodulosus* и *T. crassus* представлены железами, участвующими в прохождении через стенку кишечника и миграции в тканях и органах хозяина, функционируя как железы проникновения.

Сем. Diphyllobothriidae. Проведено гистологическое, гистохимическое и электронно-микроскопическое изучение железистых аппаратов плероцеркоидов *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. latum*, *D. ditremum*, *D. erinacei* (Kuhlow, 1953; Kwa, 1972a, 1972b, 1972c; Öhman-James, 1973; Давыдов, Кунерман, 1979; Кунерман, 1981, 1982; Кунерман, Давыдов, 1982a; Gustafsson, Vahela, 1981). Железистые образования у плероцеркоидов *D. latum* из внутренних органов и мускулатуры лиски, налимов, ершей и окуней наиболее сильно развиты и существенно отличаются от таковых у цестод других видов как по структуре, так и по уровню развития. В результате слияния железистых клеток и их протоков образуется многоклеточный железистый комплекс, заполняющий паренхиму от переднего до заднего конца тела церкоида *D. latum*. Железистые клетки, лежащие вне этого комплекса, встречаются редко. Секреторные протоки, направляющиеся к переднему концу тела, открываются в области фронтальной ямки и на поверхности сколеса (рис. 59, з).

У плероцеркоидов *Diphyllobothrium dendriticum* из внутренних органов нерки и *D. ditremum* из корюшки фронтальные железы развиты значительно слабее, чем у *D. latum*. Они локализируются только в области сколеса и редко выявляются в передней трети тела (рис. 59, и).

У *D. erinacei* из мышц лягушки выявлен четко выраженный железистый аппарат. Строение и локализация его в общих чертах аналогичны таковым у *D. latum*. Железистые клетки лежат в паренхиме по всей длине личинки, однако секреторный комплекс *D. erinacei* менее компактен и сильно разрежен по сравнению с *D. latum* (рис. 59, к). Кроме того, секреторные протоки этого вида открываются не только в передней части тела, но и на латеральных поверхностях тела личинки. В специальном исследовании (Kwa, 1972a, 1972b, 1972c) на этом виде цестод железистый аппарат не был обнаружен. Выявлено лишь присутствие двух типов органочидов в виде темноокрашенных и прозрачных гранул, заключенных в «пакеты», которые открываются на поверхности тела. В паренхиме личинки обнаружены аморфные тела (Kwa, 1972c). Последние оказались, по нашим данным, скоплением секреторного материала в протоках. Следует отметить, что плероцеркоиды *D. erinacei* способны к многократной реинвазии промежуточных и резервуарных хозяев (Дубинина, 1954). По-видимому, этот процесс может осуществляться главным образом благодаря высокой функциональной активности хорошо развитого железистого аппарата у плероцеркоидов цестод данного вида.

Ультратонкая организация фронтальных желез исследованных нами плероцеркоидов дипфиллоботриид имеет много сходных черт. Железы *D. latum* представляют собой олигомеризованный орган, контуры которого очень изрезаны, и проследить их весьма трудно. В их цитоплазме присутствует сильно развитая гранулярная сеть, богатая рибосомами, что свидетельствует об активном синтезе белка в этих клетках. Крупные электронно-плотные округлые гранулы секрета заполняют цитоплазму этих клеток, достигая в диаметре 0.8—1 мкм, что почти в 5 раз превышает величину таковых у плероцеркоидов *Eubothrium* и *Bothriocercalus*. Многочисленные секреторные протоки, плотно прилегающие друг к другу, часто образуют расширения в виде лакун, наполненных секретом. Стенки протоков укреплены микротрубочками, расположенными продольно по их периферии (рис. 61). Протоки, заполненные секреторными гранулами, насыщены большим количеством рибосом. Они направлены в переднему концу тела и к краям бофтрий. Проток железистой клетки проходит через слой мускулатуры и образует глубокие впячивания базальной мембраны в дистальной цитоплазме по направлению к поверхности тела. В апикальной части проток ограничен мембраной и соединяется с базальной и поверхностной мембранами с по-

мондо специализированных контактов типа десмосом (рис. 62, а, б). Выход секрета осуществляется путем разрыва наружной мембраны протока и выведением гранул в окружающую среду по мерокриновому типу (рис. 62, в). В отличие от цестод видов рода *Eubothrium* и *Triaenophorus* представители *Diphyllobothrium* не имеют на поверхности сколекса выростов, где скапливается секрет, поступающий из железистых клеток.

Наряду с фронтальными железами у *D. latum* выявлен второй тип секреторных клеток, существенно отличающихся от первых. Локализация этих клеток ограничена лишь областью сколекса. Цитоплазма клеток и секреторные притоки содержат большое число очень мелких, ограниченных мембраной округлых плотных гранул и митохондрий. Секреторный материал обнаружен в основном в нейронах, аксонах и среди мышечных пучков сколекса. Принимая во внимание наличие связи между железистыми клетками этого типа и нейронами центральной нервной системы, можно заключить, что мы имеем дело с нейросекреторными клетками.

У плероцеркоидов другого вида дифиллоботридных цестод *D. dendriticum* с использованием гистохимических методов окраски паральдегид-фульгином, калициановым синим и желтым удалось также обнаружить два типа желез: «золотистые» и «зеленые» (Gustafsson, Vahela, 1981). Идентификация их показала, что золотистые железы имеют связь с нейросекреторной системой, а зеленые соответствуют фронтальным железам других дифиллоботрид. Показано, что нервная система сколекса взрослых *D. dendriticum* богата слабжеена нейросекреторными клетками пептидергического и аминергического типов (Gustafsson, Wikgren, 1981).

Было проведено изучение цитологии и цитохимии плероцеркоидов и взрослых особей вида *D. ditremum* (Öhman-James, 1973). По своей ультраструктуре железистые клетки этого вида очень близки к таковым *D. latum*. Однако железистый аппарат *D. ditremum* развит значительно слабее, чем у *D. latum*, и локализован только в области сколекса. При цитохимическом исследовании железистые клетки дали положительную реакцию на карбогидрат-протеиновый комплекс, а на все исследованные ферменты — отрицательную. Функциональное значение секрета желез взрослого *D. ditremum* связывается с прикреплением паразита к стенке кишечника хозяина (Öhman-James, 1973).

Несмотря на то что железы плероцеркоидов дифиллоботрид описаны давно, их функциональная роль до сих пор дискутируется. Высказано предположение об их участии в миграции личинок в тканях хозяев (Павловский, Гнездилов, 1939; Kuhlow, 1953; Halvorsen, Wissler, 1973), однако специальными исследованиями это не подтверждено (Kwa, 1972b).

Среди всех исследованных плероцеркоидов *Diphyllobothrium* наиболее мощный железистый аппарат имеет *D. latum*, степень развития которого значительно выше, чем у других видов этого рода — *D. dendriticum*, *D. ditremum*. Экспериментально показано, что плероцеркоид *D. latum* обладает высокой способностью к многократной инвазии резервуарных хозяев (Halvorsen, Wissler, 1973). Плероцеркоиды *D. dendriticum* и особенно *D. ditremum* мало способны к реинвазии и миграции в хозяине и ограничиваются лишь проникновением в полость тела хозяев, где и инкапсулируются.

Для выяснения функциональной связи между способностью плероцеркоидов *D. latum* к проникновению в ткани хозяев и секреторной активностью железистого аппарата была проведена экспериментальная реинвазия шук (Давыдов, 1981; Куперман, Давыдов, 1982а). При этом регистрировалось состояние желез до инвазии и после проникновения личинок через стенку желудка шук. Было показано, что общее количество секреторного материала у плероцеркоидов, проникающих через стенку желудка, резко сократилось, а в задней половине тела некоторых из них секрет практически отсутствовал. Результаты наших исследований и данные литературы дают основание заключить, что способность плероцеркоидов к реинвазии в ряде хозяев и миграции в их органах и тканях определяется уровнем развития железистого аппарата и количеством выделяемого им секрета. Особенно ярко это демонстрируется на примере плероцеркоидов видов *Diphyllobothrium*.

Сем. Ligulidae. У плероцеркоидов *L. intestinalis* и *S. solidus* из полости тела рыб впервые обнаружены железистые образования, расположенные не только в области переднего конца, но и вдоль всего тела с выходом секрета на латеральную поверхность (Давыдов, Куперман, 1979). В передней части тела они представлены отдельными железистыми комплексами синцитиального строения, вдоль боковой поверхности — единичными железистыми клетками, лежащими в области продольных мышц (рис. 59, а). Эти клетки связаны между собой и с железами, расположенными на апикальном конце тела, тонкими протоками. Железистые клетки размером 15—20 мкм имеют полигональную форму. Протоки клеток переднего конца открываются преимущественно в бокалдиальную ямку и частично на боковые поверхности этой части тела. Латеральные железы приурочены к границам дозных сегментов, а их протоки открываются на верхних складок последних. Протоки тонкие, извитые, под слоем дистальной цитоплазмы тегумента они сильно расширяются и образуют лакуны, наполненные секретом. Эти протоки пронизывают наружный синцитиальный слой и открываются на поверхности тела (Куперман, Давыдов, 1982а). Округлые гранулы секрета диаметром 0,5—0,6 мкм ограничены мембраной. Структура секреторных протоков лигулид, укрепленных продольно расположенными микротрубочками, аналогична описанным у плероцеркоидов дифиллоботрид. Локализация и строение желез, а также ультраструктурные особенности секрета и способ выведения сходны с таковыми у плероцеркоидов *D. latum*. Выход протоков на латеральную поверхность тела подобен наблюдаемому у *D. erinacei*.

Структура железистых клеток и секреторных протоков, а также способ выведения секреторного материала у плероцеркоидов лигулид аналогичны таковым у взрослых форм цестод этой группы (рис. 69, а—в). Можно предположить, что происхождение желез у плероцеркоидов лигулид и дифиллоботрид одинаково. Фронтальные железы лигулид связаны, по-видимому, с функцией проникновения. Некоторое недоразвитие желез объясняется тем, что их деятельность ограничивается проникновением в полость тела и проредением различных органов хозяина: брызгальки, жировой ткани, а иногда и печени. Вероятно, после внедрения в полость тела активность железистых образований снижается.

2.3.2. ОТРЯД TRYPA NORHYNCHA

Сем. Tentaculariidae. У плероцеркоидов *Nybelinia surmenicola* из мускулатуры чавычи при окраске паральдегид-фуксином выявлены железистые образования в виде группы клеток, расположенных у основания хоботковых влагалищ. Секреторные протоки этих клеток направлены к поверхности переднего конца личинки. Миграция *N. surmenicola* в мускулатуре рыб связывается с механическим действием ботридий, вооруженных крючьями. Присутствие железистых образований у этих личинок позволяет предположить, что передвижение червей в тканях хозяев осуществляется не только с помощью крючьев, но и под действием секрета желез, локализованных в хоботковом влагалище.

2.4. ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ВЗРОСЛЫХ ЦЕСТОД

В ранних исследованиях у ряда взрослых цестод обнаружены железистые образования, интерпретируемые как фронтальные, сколексовые или головные железы (Fuhrmann, 1930—1931). Присутствие желез выявлено в сколексах взрослых цестод отрядов Pseudophyllidea (*Glandicephalus antartoticus*, *Adinocephalus pacificus*, *Abotrium gadi*), у некоторых Tetraphyllidea и ряда видов Cyclophyllidea (*Hymenolepis grandularis*, *Taenia solium*, *Echinococcus granulosa* и др.) (обзор: Smyth, 1969). Однако сведения о морфологии железистых аппаратов, их локализации, степени развития и функциональной значимости у цестод разных отрядов весьма ограничены. В последние годы появились отдельные работы, посвященные ультраструктуре желез псевдофиллидных (Jones, 1975; Arme, Threadgold, 1976; Bouce, 1976), карнофаллидных (Hayunga, 1979; Richards, Arme, 1981), протеоцефалидных (Coggins, 1980) и циклофиллидных

цестод (Smyth, 1964; Jha, Smyth, 1971; Specian et al., 1979; Thompson et al., 1979). В нашей лаборатории исследованы железистые образования взрослых особей большой группы цестод — представителей отрядов Pseudophyllidea, Gyralorhynchia, Caryophyllidea, Proteocephalidea, Cyclophyllidea (Куперман, Давыдов, 1978, 1982a, 1982b; Давыдов, Куперман, 1979; Andersen, 1979; Куперман, 1980a, 1981, 1982; Tedesco, Coggins, 1980). Впервые подобные образования были описаны на поверхности сколекса *B. scorpii* как место выведения продукции железистых клеток паренхимы (Jones, 1975). С помощью сканирующего электронного микроскопа на поверхности сколекса *E. salvelini* были выявлены выросты, получившие названия «stamuli» и интерпретированные как новый орган (Boyce, 1976). Наличие выростов на сколексе видов *Eubothrium*, *Bothriocephalus* и *Trianaeophorus* получило подтверждение (Andersen, 1979). Однако детальное изучение железистых образований у цестод этих видов не проводилось.

14.1. ОТРЯД PSEUDOPHYLLIDEA

В последние десятилетия у ряда видов псевдофиллидных цестод на электронномикроскопическом уровне были изучены железистые клетки и обнаружены цитоплазматические выросты на поверхности сколекса, содержащие секреторный материал (Jones, 1975; Arme, Threadgold, 1976; Boyce, 1976; Куперман, Давыдов, 1978, 1982a, 1982b; Давыдов, Куперман, 1979; Andersen, 1979; Куперман, 1980a, 1981, 1982; Tedesco, Coggins, 1980). Впервые подобные образования были описаны на поверхности сколекса *B. scorpii* как место выведения продукции железистых клеток паренхимы (Jones, 1975). С помощью сканирующего электронного микроскопа на поверхности сколекса *E. salvelini* были выявлены выросты, получившие названия «stamuli» и интерпретированные как новый орган (Boyce, 1976). Наличие выростов на сколексе видов *Eubothrium*, *Bothriocephalus* и *Trianaeophorus* получило подтверждение (Andersen, 1979). Однако детальное изучение железистых образований у цестод этих видов не проводилось.

Более глубокое изучение было проведено у цестод *E. crassum*, в сколексе которых выявлено два типа одноклеточных желез, синтезирующих различные виды секреторного материала (Arme, Threadgold, 1976). Клетки желез первого типа продуцируют плотные гранулы секрета в форме плоского овала, клетки второго типа — тела различной плотности, которые выводятся на поверхность тегумента единой массой.

Железистый аппарат у большой группы псевдофиллидных цестод (*Eubothrium rugosum*, *E. salvelini*, *E. acipenserinum*) локализуется в центральной паренхиме сколекса и вдоль верхнего и нижнего краев ботрий. В области шейки и в остальной части стробилы он встречается редко (Куперман, Давыдов, 1982b). Протоки одноклеточных желез открываются в области темной пластинки и ботрий. У *E. crassum* (в отличие от цестод указанных видов) железы расположены преимущественно на границе сколекса и шейки. В этой же области открываются значительное число секреторных протоков (рис. 63). Расположение и величина железистых клеток в сколексах взрослых особей *Eubothrium* сходны с таковыми у их плероцеркоидов. Различия состоят в большем числе клеток и более интенсивном развитии сети секреторных протоков у взрослых червей. Протоки на своем протяжении имеют различный диаметр, они значительно расширяются в концевых участках, непосредственно под дистальной цитоплазмой тегумента. Сравнение железистых образований разных видов *Eubothrium* показывает, что наибольшее количество секреторных клеток обнаружено в сколексе *E. crassum* и *E. salvelini*, заметно меньше их у *E. rugosum*. В сколексах взрослых *E. acipenserinum* железистые клетки единичны, у некоторых экземпляров они вообще не выявляются. Величина железистых клеток у *Eubothrium* разных видов варьирует от 6 до 9 мкм.

Железы трех представителей рода *Bothriocephalus* — *B. achelognathi*, *B. scorpii* и *B. claviceps* — одноклеточные и приурочены в основном к сколексу червей. Значительное количество их, однако, обнаруживается в переднем отделе; в среднем и заднем отделах они редки. В сколексе и переднем отделе *B. achelognathi* и *B. scorpii* железистые клетки многочисленны, тогда как у *B. claviceps* единичны (рис. 63, б, в). Железистые клетки крупные (15–24 мкм), локализируются непосредственно под тегументальным слоем. От каждой клетки отходят отростки, переходящие в протоки, которые в области покровов разветвляются на многочисленные тонкие протоки, пронизывающие тегумент и образующие на поверхности червей цитоплазматические выросты (рис. 64, б–з) (Давыдов, Куперман, 1979).

Электронно-микроскопическое исследование взрослых *Eubothrium rugosum*, *E. salvelini*, *E. crassum*, *E. acipenserinum*, *B. acheilognathi*, *B. scorpii* показало, что ультраструктура железистых клеток, характер секрета и способ его выведения имеют сходные черты. Они представляют собой тегументальные железы. Железистые клетки сколены преимущественно грушевидной формы, с крупными ядрами, ядерная мембрана с многочисленными инвагинациями (рис. 65, а; 66, е). Цитоплазма этих клеток содержит секрет на различных стадиях форми-

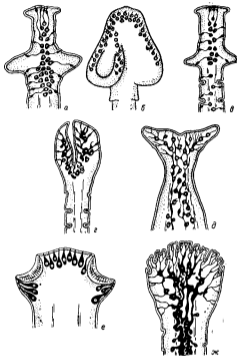


Рис. 63. Схема строения тегументальных фронтальных желез взрослых цестод.

а — *E. salvelini*; б — *B. acheilognathi*; в — *B. cf. steperi*; г — *D. latum*; д — *C. crassum*; е — *Protoscolex*; ж — *K. sinensis*.

рования: округлые гранулы (0,24—0,38 мкм) высокой электронной плотности, ограниченные унитарной мембраной, гранулы средней плотности и электронно-прозрачные вакуоли той же величины. Цитоплазма некоторых клеток насыщена крупными гранулами формирующегося секрета различной формы и содержит хорошо развитый гранулярный ретикулум, аппарат Гольджи, крупные митохондрии и гранулы гликогена (рис. 65, а). В формировании секрета участвует аппарат Гольджи (Куперман, Давыдов, 1982 в).

Секреторные протоки являются продолжением отростков железистых клеток. При прохождении в наружный синцитиальный слой цитоплазматическая мембрана протоков сливается с базальной, образуя воронку. Протоки входят

через эту воронку в дистальную цитоплазму тегумента. Секрет, поступающий через протоки, скапливается под поверхностной мембраной. Вместе с содержащим слоем наружной цитоплазмы тегумента секреторные гранулы образуют выпячивания или выросты на поверхности тела, как правило, равномерно распределенные на темной пластинке и на краях боковой сколеки (рис. 64, а — б; 66, а). Однако у *E. rigosum* наибольшее количество выростов наблюдается во краях боковой и темной пластинки. Количество выростов на поверхности темной пластинки сколеки *E. rigosum* составляет 8—10 на 100 мкм², на краях боковой — 2—4, на шейке — 1—3, в остальной части стробилы они весьма редки. У *B. acheilognathi* секреторные выросты обнаружены также в средней и задней частях стробилы (рис. 65, б). Протоки укреплены микротрубочками, расположенными продольно по периферии их стенок (рис. 66, в). Непосредственно на поверхность сколеки протоки не открываются. Выведение секрета у видов *Eubothrium* и *Bothriocercophalus* в окружающую червей среду происходит по микроапокринному типу путем частичного или полного разрушения выростов (рис. 66, б) (Куперман, 1982). Структура желез и способ выведения секрета у взрослых особей подобны таковым у плероцеркоидов этих же видов. Наряду с тегументальными железами имеются одноклеточные специализированные железы прокишечника.

Тонкая структура желез взрослых *Triacnophorus nodulosus*, *T. crassus* и *T. meridionalis* имеет много общих черт с таковой у видов *Eubothrium* и *Bothriocercophalus*. Покровные железистые клетки первых — крупные, сосредоточены в паренхиме сколеки в области боковой железистой пластинки под тегументом и связаны с ним своим происхождением. Матрикс цитоплазмы мелкогранулярный и включает гранулы секрета различной формы, величины и плотности. У видов *Triacnophorus* выведение секреторного материала осуществляется по апокринному типу (Куперман, 1982). Стенки протоков в дистальной цитоплазме тегумента укреплены электронно-плотным материалом. Крупные выросты на поверхности сколеки содержат секрет. Строение и локализация железистых клеток в сколеке взрослых особей и плероцеркоидов *T. crassus* и *T. nodulosus* имеют аналогичный характер. У взрослых *T. nodulosus* наряду с выростами, наполненными секретом, встречаются выпячивания, не содержащие его (Куперман, 1973).

Наряду с типом железистых клеток, описанным выше, в области сколеки у *T. nodulosus* нами выявлен другой тип желез. Крупные расширенные «мешки» заполнены секреторными телами аморфной структуры разной плотности, без четко очерченных границ. По своей организации и характеру секрета они напоминают бокаловидные клетки кишечного эпителия (рис. 33, в). Протоки этих клеток проникают через дистальную цитоплазму тегумента. Апокринный конец их замкнут поверхностной мембраной, которая разрывается при переполнении протока секретом.

В отличие от плероцеркоидов, обладающих мощным железистым комплексом, у взрослых особей *D. latum* обнаружено небольшое число клеток, расположенных только в области сколеки. Их протоки извитые, с большими расширениями, открываются не только в области боковой железистой пластинки, но и по всей поверхности сколеки (рис. 63, в). У взрослых особей *D. dendriticum* из кишечника выдры нами выявлены два типа железистых клеток, локализующихся в области сколеки. Первый тип одноклеточных желез содержит электронно-плотные округлые гранулы секрета. Протоки этих клеток укреплены микротрубочками (рис. 68, в). Железистые клетки второго типа продуцируют электронно-прозрачный секрет, протоки их образуют большие расширения (рис. 68, в). Выведение секреторного материала у взрослых *Diphyllobothrium*, как и у плероцеркоидов, осуществляется через протоки, пронизывающие тегумент, по микроапокринному типу.

У взрослых особей *Cyatocephalus truncatus* имеется хорошо развитый железистый аппарат (рис. 63, д). Секреторные клетки локализованы не только в сколеке, но и в паренхиме передней и средней частей тела червей. Железистые клетки невелики по размерам (4—5 мкм), большей частью вытянуты, их тонкие, почти без расширений протоки простираются к переднему концу тела и открываются в области воронки сколеки. Цитоплазма секреторных клеток заполнена электронно-плотным секретом, окруженным мембраной. У *C. truncatus* выявлена

гипертрофированный аппарат Гольджи, в замкнутых цистернах которого происходит формирование мелких округлых гранул секрета.

Железистые образования взрослых особей *Ligula intestinalis* и *Schistocephalus solidus* сохраняют основные черты организации, присущие им на стадии плеоцеркоида. Железы расположены не только в переднем конце, но и вдоль боковой поверхности тела. Комплекс желез передней части тела *L. intestinalis* более развит, чем на латеральных поверхностях. Железистые клетки содержат крупные гранулы секрета и множество рибосом (рис. 69, а). Секреторные протоки *S. solidus* укреплены большим числом продольно ориентированных микротрубочек, направленных к поверхности тела, сильно расширены и в области наружной цитоплазмы тегумента образуют лакуны, наполненные секретом (рис. 69, а, б). Секреторные гранулы (0,5—0,7 мкм) в основном округлой формы, средней и высокой плотности. Выведение секрета у представителей *Ligulidae* происходит по мерокриновому типу. Второй тип секрета в виде светлых гранул разлочной формы скопированная в «мешках» и выделяется через широкие протоки, проходящие сквозь дистальную цитоплазму тегумента. Третий тип секрета обнаружен в наружной цитоплазме тегумента *S. solidus*. Многочисленные секреторные тела полигональной формы с гранулярным матриксом, более светлым в центре и уплотненным по периферии, ограничены мембраной. Они распределены по всей толще синцития (рис. 70, а, б). Выведение их в окружающую среду осуществляется, по-видимому, по мерокриновому типу (рис. 70, а) (Куперман, Давыдов, 1982б). Функции этих секреторных тел пока неясны.

Железистые клетки лигулид, локализующиеся вдоль латеральной поверхности тела червей, напоминают по своему расположению мекпроглоттидные железы цестоды *Moniezia expansa* (Логачев, Димитрова, 1961; Howells, Erasmus, 1969), хотя структура их различна.

2.4.2. ОТРЯД ТРУПАНОНУСНА

Изучены морфология и особенности ультраструктуры фронтальных желез взрослых особей *Grillotia erinaceus* (Давыдов, Бисерова, 1985). По данным этих авторов, в сколексе этих цестод присутствуют два типа желез, связанных с покровами червей. По своей локализации и ультраструктуре железы первого типа являются составной частью покровов и представляют собой модифицированные клетки тегумента. Внутренний слой покровов сколекса представлен целиком этими одноклеточными железами, в стробиле они не встречаются. Клетки этих желез не образуют специализированных секреторных протоков, а соединены отростками с наружным синцитием, как и тегументальные клетки. Цитоплазма этих клеток заполнена светлыми везикулами и электроно-плотными гранулами различной формы (длина 0,23 мкм), содержит аппарат Гольджи, эндоплазматическую сеть, большое количество рибосом, митохондрии, гликоген, липидные включения. Наряду с экзокришной секрецией тегументальные железы сколекса выполняют функции, свойственные клеткам покровов стробила червей, поставляя в наружную цитоплазму везикулы, митохондрии и другие компоненты. Выведение секрета этим типом желез осуществляется выростами наружной цитоплазмы (рис. 51, в).

Фронтальные железы второго типа лежат в центральной части сколекса на уровне задних концов ботрий и локализованы вокруг хоботковых впадин. Протоки желез открываются в теменной области. Цитоплазма железистых клеток содержит большое число округлых, плотных гранул секрета (0,37 × 0,18 мкм), аппарат Гольджи, множество рибосом и небольшие митохондрии. Отростки железистых клеток переходят в протоки, укреплённые по периферии микротрубочками. При внедрении протона в наружную цитоплазму тегумента базальная мембрана образует инвагинацию, окружающую проток, наружная плазматическая мембрана также втягивается. Между ними и мембраной протока образуется зона специализированных контактов.

Предполагается, что действие секрета тегументальных желез *G. erinaceus* направлено на подавление защитных клеточных реакций хозяина. Железы второго типа участвуют в процессе внедрения паразита в клеточную стенку хозяина, выполняя функцию желез проникновения (Давыдов, Бисерова, 1985).

Исследование ультраструктуры фронтальных желез ряда карофилидных цестод проведено лишь в последнее десятилетие (Давыдов, Куперман, 1979; Nayunga, 1979; Richards, Arne, 1981; Куперман, Давыдов, 1982б; Поддубная и др., 1984; Тимошечкина, 1984).

У половозрелых цестод *Khawia zinnensis* и *C. laticeps* выявлен сильно развитый синцитиальный железистый комплекс, заполняющий медуллярную и частично мантиальную паренхиму передней и средней частей тела червей (рис. 63, ж) (Давыдов, Куперман, 1979; Куперман, Давыдов, 1982б; Тимошечкина, 1984). Железистые клетки с крупными ядрами, цитоплазма содержит гранулы секрета, ретикулярный ретикулус, свободные рибосомы, активно функционирующий аппарат Гольджи (рис. 71, з). Образование секрета у *C. laticeps* происходит по типу формирования белковых секретов. От цистерн эндоплазматического ретикулума отделяются небольшие вакуоли, окруженные рибосомами, и транспортируются к диктиосомам аппарата Гольджи, где происходит их слияние (Тимошечкина, 1984). По мере наполнения вакуоли отшнуровываются от цистерн диктиосом, формируя секреторные гранулы. В процессе конденсации, созревания и окончательного формирования образуются электронно-плотные секреторные тела, окруженные мембраной. Они имеют продолговатую, реже округлую форму и расположены преимущественно в перинуклеарной цитоплазме клеток. По мере продвижения к сколеку секреторные тела увеличиваются в размерах и достигают у *K. zinnensis* длины 1—1.5 мкм и ширины 0.5—0.8 мкм (Куперман, 1980а).

Широкие отростки железистых клеток, заполненные секретом, направляются к передней части сколекса. Цитоплазматическая мембрана клеточных отростков сливается с базальной, образуя широкую воронку. Секреторные тела интрузуют непосредственно в наружный слой цитоплазмы тегумента сколекса и равномерно заполняют его (рис. 53, а, б; 71, а, б). Вместе с секретом через отростки этих клеток транспортируются палочковидные тельца — основной компонент тегумента карофилид. Выделение секрета осуществляется по микропорноковому типу по всей поверхности сколекса (рис. 71, б) (Куперман, 1982). Одно или несколько секреторных тел, лежащих перпендикулярно к поверхности цитоплазматической мембране и тесно соприкасающихся с ней, образуют выпячивания этой мембраны, содержащие секреторные и палочковидные тела. У основания выпячивания возникает перетяжка, оно отшнуровывается и попадает в окружающую червя среду — кишечник хозяина (рис. 71, б, в). Мембрана после этого, по-видимому, восстанавливается.

Особенности ультраструктурного строения желез этого типа у карофилид свидетельствуют в пользу их происхождения из тегументальных клеток путем усиления их секреторной функции. Сходные сведения получены при исследовании некоторых псевдофилидных и трипанориных цестод (Давыдов, 1981; Давыдов, Бисерова, 1985). Возможность возникновения желез данного типа из вторичных элементов у других карофилидных цестод обсуждалась ранее (Nayunga, 1979; Richards, Arne, 1981). Гистохимически в железистом синцитии *C. laticeps* выявлены соединения типа гликопротеина (Прошина и др., 1985). Циты по воздействию сыворотки крови хозяев на цестод приводили к усилению у последних секреции и выводу секрета (Давыдов, 1981). Предполагается защитная функция секрета, направленная на нейтрализацию иммунного воздействия хозяина.

Железы второго типа обнаружены у всех исследованных карофилид (по данным В. Г. Давыдова и Л. Г. Поддубной). Они представлены одиночными клетками, лежащими в паренхиме сколекса. Протоки этих желез открываются на всей поверхности сколекса. Железистые клетки наиболее многочисленны у процеркоидов и неполовозрелых червей. Особенно сильно они развиты у *A. sieboldi* (см. раздел 2.2).

Протоки желез второго типа укреплены микротрубочками и отделены от наружной цитоплазмы тегумента специализированными контактами типа десмосом. Апикальные части протоков ограничены мембраной, разрывающейся в момент выхода секрета. Железы второго типа более специализированы, чем первого.

Особенности их ультраструктуры демонстрируют большое сходство с железами проникновения псевдофилидных цестод. Функционирование их как желез проникновения на стадии процеркода у карофилид дает возможность мигрировать им в целоме олигохет, преодолевая тканевые барьеры. У карофилидных цестод, паразитирующих в кишечнике, железы проникновения представлены лишь одиночными клетками. У других исследованных видов карофилид также обнаружено два типа желез: фронтальные — у вершины сколекса и железистые клетки (клетки Фаэра) — в медуллярной паренхиме шейки (Hayunga, 1979; Richards, Arne, 1981).

2.4.4. ОТРЯД PROTEOCEPHALIDEA

Железистое образование у некоторых протеоцефалидных цестод исследованы на электронно-микроскопическом уровне лишь в последнее десятилетие (Куперман, Давыдов, 1978, 1982б; Давыдов, Куперман, 1979; Coggins, 1980; Куперман, 1980а, 1982).

При изучении плероцеркода *P. ambloplitis* с применением сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов обнаружено множество лабиринтоподобных сферических секреторных тел в полости его апикального органа (Coggins, 1980). Эти структуры секретированы тонким слоем клеток, обрамляющих полость этого органа и связанных с тегументом сколекса. Морфология этих клеток и связь с тегументом дает основание автору рассматривать их как модифицированные тегументальные клетки, специализированные для синтеза секрета, который поступает в полость апикального органа. Обширная сеть гранулярного эндоплазматического ретикулула в цитоплазме этих клеток указывает на высокий уровень синтеза белка.

У *Echinococcus granulosus* и других циклофилидных цестод описана ростеллярная железа, состоящая из модифицированных субтегументальных клеток, все еще связанных с покровами апикального ростеллума (Thompson et al., 1979). Эти данные позволяют предположить, что имеется определенное сходство в общем плане строения апикального органа протеоцефалидных и ростеллярной железы некоторых циклофилидных цестод (Coggins, 1980). С использованием сканирующего электронного микроскопа показано, что крупные глобулы секрета (диаметр 1.2 мкм) выделяются из порв апикального органа на поверхность сколекса. Предполагается участие апикального органа в миграции личинок *P. ambloplitis* в организме хозяина (Фресе, 1965; Fisher, Freeman, 1969). После попадания плероцеркода этого вида в кишечник его апикальный орган и связанные с ним структуры атрофируются. В сколексе взрослых червей апикальный орган и его пора полностью отсутствуют (Coggins, 1980). В сколексе взрослых *P. ambloplitis* обнаружены одноклеточные железы, содержащие много округлых плотных тел. Протоны этих клеток, наполненные секретом, нивагинируют в дистальную цитоплазму и тянутся к поверхности тегумента. Дистальный конец протона присоединяется специализированными контактами к поверхностной мембране тегумента.

В результате изучения взрослых *P. exiguus*, *P. percae*, *P. torulosus* на трансмиссионном микроскопе в сколексе и шейке нами выявлены многочисленные одноклеточные железы, лежащие под синцитиальным слоем тегумента. Железистые клетки имеют вытянутую форму и четко очерченные границы (рис. 63, е). В цитоплазме железистых клеток обнаружено значительное скопление секреторных гранул округлой формы диаметром 0.30—0.37 мкм. Секреторный материал находится на разных стадиях созревания и формирования — от электронно-прозрачных вакуолей до гранул высокой электронной плотности. Цитоплазма железистых клеток содержит сильно развитую гранулярную эндоплазматическую сеть с расширенными округлыми цистернами, несущими на мембранах большое количество рибосом, и многочисленные митохондрии (рис. 72, в, е).

Секреторные протоны заполнены секретом, стенки по периферии окаймлены множеством микротрубочек. В процессе проникновения в дистальную цитоплазму тегумента наблюдается глубокое нивагинирование базальной мембраны в направлении поверхности тегумента. Соединение мембраны, замыкающей

дистальную часть протока, с базальной мембраной осуществляется посредством контакта типа десмосомы. Выход секрета у протоцефалидных цестод происходит по мерокриновому типу в результате разрыва мембран при поступлении в проток большого количества секрета (рис. 72, а, б).

2.4.5. ОТРЯД CYCLOPHYLLIDEA

Изучение взрослых *Chaetanotaenia porosa* из кишечника чайки позволило нам выявить железистые клетки, локализующиеся в центральной части хоботка. Они имеют веретеновидную форму, сильно вытянутые отростки и центрально расположенное ядро. Окружные секреторные гранулы диаметром 0,4 мкм avvolют цитоплазму. Наряду с ними в цитоплазме клеток содержится мелкозернистый диффузно распределенный секреторный материал и формирующиеся гранулы секрета. Отростки железистых клеток, содержащие секрет, сливаются между собой, образуя протоки, направленные к поверхности хоботка. Стенки протоков укреплены электронно-плотным материалом. Из них секрет попадает в наружный слой тегумента хоботка. Нам не удалось наблюдать выведение секрета из хоботка в окружающую паразита среду.

При исследовании ряда циклофиллидных цестод *Echinococcus granulosus*, *Taenia solium* и *T. crassiceps* были обнаружены железистые аппараты в виде хоботковых желез, сосредоточенные у основания хоботка сколекса (Fagoogi, 1958; Smyth, 1964, 1969; Jha, Smyth, 1971; Specian et al., 1979; Thompson et al., 1979; Краснощекоев, Плужников, 1981). Химический состав секрета этих желез до сих пор не выяснен, что затрудняет оценку его функциональной роли. Так, у *E. granulosus* секреторный материал богат лизопротеинами, цистиним и имеет PAS-положительную реакцию (Smyth, 1964, 1969). Относительно функций секрета хоботковых желез нет единого мнения. Обычно с ним связывают участие в прикреплении, питании, защите, создании иммунологического барьера от воздействия хозяина и др. (Smyth, 1964, 1969; Jha, Smyth, 1971; Thompson et al., 1979). Предполагается, что секрет желез *T. crassiceps* участвует в формировании крючьев (Краснощекоев, Плужников, 1981).

У большинства исследованных видов желез, локализованные в сколексе, продуцируют секрет, который выводится на поверхность сколекса и поступает в окружающую червей среду. Следовательно, у цестод преобладают железы экзокринного типа. Наряду с ними у ряда цестод встречаются эндокринные железы. Субстанциям, которые они продуцируют, приписывается регуляторная роль в мышечных сокращениях (Specian et al., 1979). Кроме того, у цестод некоторых видов обнаружено несколько типов нейросекреторных клеток в головных ганглиях и продольных нервных стволах (Голубев, 1982, и др.).

2.5. ФУНКЦИИ ЖЕЛЕЗИСТЫХ ОБРАЗОВАНИЙ

В результате исследования желез у большой группы цестод, относящихся к 5 отрядам, установлено, что эти образования присутствуют на всех стадиях онтогенеза червей и играют существенную роль во взаимоотношениях паразитов и их хозяев. У цестод разных систематических групп железистые аппараты различаются по уровню развития, особенностям ультраструктуры, способам выведения секрета.

На основе структурной организации и локализации у цестод различают два основных типа экзокринных желез: фронтальные и тегументальные (покровные). Фронтальные железы — специализированные образования, обладающие самостоятельными секреторными протоками. По своей функции они выполняют роль желез вживочных.

Тегументальные железы состоят из одной клетки или имеют синцитиальное строение. Они образуются из покровных клеток и входят в их состав; секрет их поступает непосредственно в слой наружной цитоплазмы тегумента сколекса из отростков клеток. Кроме того, у цестод некоторых видов нами выявлены

секреторные клетки, напоминающие по своей структуре и составу секрета слизистые клетки эпителиа позвоночных и беспозвоночных животных. Следует подчеркнуть, что все клетки тегумента цестод, как и плоских червей других групп, продуцируют чрезвычайно большое количество различных секреторных тел, которые поступают по отросткам клеток в синцитиальный слой и служат структурной основой тегумента. Тегументальные железы цестод многих видов по своему происхождению связаны с покровными клетками, модифицированы в направлении усиления железистой функции и локализованы только в сколесе.

В процессе онтогенеза железистые образования цестод претерпевают значительные изменения не только в структуре, но и в выполняемой ими функции. На основании функциональной роли на разных стадиях онтогенеза четко различаются две основные группы желез. Первая группа — железы цестод на личиночных стадиях развития (корацидий, протеркоид, плероцеркоид), которые обеспечивают преодоление паразитами тканевых барьеров, попадание в полость тела или внутренние органы промежуточного хозяина и миграцию в нем для достижения мест обитания. Они выполняют функцию желез проникновения и их действие можно рассматривать как адаптацию к паразитизму на уровне ценотенеза. У взрослых цестод желез этого типа развиты слабо. Их железистый аппарат представлен одиночными клетками. Уровень развития железистого аппарата и количество продуцируемого им секрета определяет различную способность протеркоидов и тканевых плероцеркоидов к проникновению, повторному инвазированию в ряде хозяев и миграции личинок в органах и тканях рыб. Секрет желез, вероятно, обладает полифункциональными свойствами и не только облегчает возможность попадания в нового хозяина, но и обеспечивает защиту от его клеточных реакций.

Вторая группа желез встречается у цестод всех видов, обитающих в кишечнике хозяина как на взрослой стадии, так и на стадии плероцеркоида и в основном представлена тегументальными железами. Для выяснения функциональной роли секрета тегументальных желез цестод, обитающих в активной среде кишечника, был изучен их химический состав путем проведения серии гистохимических реакций на наличие белков и их функциональных групп, РНК, липидов, полисахаридов и неспецифических фосфоинозитероз (кислая и щелочная фосфатаза) (Давыдов, 1979, 1981; Прошина и др., 1985). Положительная реакция на суммарные белки и выявление значительного количества РНК указывает на присутствие в составе секрета белковых соединений, богатых SH- и NH₂-группами. Установлено также наличие кислых мукополисахаридов в цитоплазме железистых клеток. Секрет желез изученных цестод представляет собой углеводно-белковый комплекс, состоящий из нейтральных гликотриглицеридов.

Отсутствие в секрете кислой и щелочной фосфатаз показывает, что функция тегументальных желез не связана с абсорбционно-пищеварительными процессами. Это подтверждается и культивированием *E. rugosum* и *B. acheilognathi* в растворах, содержащих пищеварительные ферменты, которые не вызывают активизации функциональной деятельности желез. Инкубация червей в сыворотке крови хозяев, содержащей гуморальные иммунные факторы, приводит к значительной стимуляции секреторной функции железистых клеток и интенсивному выделению секрета (Давыдов, 1981).

Результаты экспериментов свидетельствуют о связи интенсивности секреции покровных желез с уровнем защитных реакций хозяев (Давыдов, Микриков, 1986). Импантация псевдофиляридных цестод, извлеченных из кишечника, в полость тела рыб для стимуляции ответной реакции паразита на воздействие хозяина вызывает повышение секреторной активности желез. Активация желез сопровождается образованием большого числа железистых выростов на поверхности стробилы червей. Экспериментально показано, что воздействие на культуру лимфоцитов карпа экзометаболитов цестод *E. rugosum* и *B. acheilognathi* снижает антигенориспознающую функцию иммунокомпетентных клеток.

Таким образом, химический состав секрета и проведенные опыты дают основание считать, что функциональная роль покровных желез сводится к защите

паразита от иммунологического воздействия хозяина, а секрет желез обладает иммунодепрессивным действием.

Выявлены три различных способа выведения секреторного материала из тела цестод экзокринными железами (Куперман, 1982). Первый — микроапокринный тип связан с накоплением секрета в выростах дистальной цитоплазмы тегумента, куда он поступает из желез через отростки клеток (рис. 66). Этот способ секреции путем частичного или полного разрушения выростов тегумента и попадания секрета в окружающую среду характерен для многих низших цестод (*Eubothrium*, *Bothriosephalus*, *Trienophorus* и др.) на разных фазах развития.

Второй — микроапокринный тип выведения обнаружен у карифиллидных цестод, секрет которых из железистого комплекса по многочисленным отросткам попадает в дистальную цитоплазму тегумента сколекса и равномерно заполняет его. Выход секрета осуществляется путем образования небольших выпячиваний наружной плазматической мембраны, которые включают несколько гранул секрета вместе с содержимым тегумента. Затем эти выпячивания отщипываются.

Третий способ выведения секреторного материала характерен для фронтальных желез, функционирующих как железы проникновения на фазе процеркоида, плероцеркоида и взрослых цестод из отрядов *Pseudophyllidea* (виды родов *Diphyllobothrium*, *Ligulidae*), *Trypanorhyncha* (*Grillotia erinaceus*) и отряда *Proteocephalida*. Секреторные протоки железистых образований этих цестод пронизывают наружный слой цитоплазмы тегумента и выделяют секрет непосредственно в окружающую червей среду по мерокриновому типу.

Следует отметить, что у цестод многих видов сочетаются различные способы выведения секрета. Различие способов выхода секрета у цестод разных групп определяется структурой железистого аппарата, его происхождением, активностью и количеством синтезируемого секрета. У цестод, имеющих одноклеточные железы, которые периодически выделяют сравнительно небольшое количество секрета, выведение его осуществляется по апокриновому способу путем накопления в выростах тегумента. У представителей карифиллидных и особенно дифиллоботридных цестод, обладающих мощными железистыми комплексами синцитиального строения и продуцирующих большое количество секрета, способы его выведения относятся к мерокриновому и микроапокриновому типу. В некоторых случаях эти способы секреции могут сочетаться. В последнем случае выведение секрета из тела червей в окружающую их среду значительно ускоряется и облегчается.

Полученные данные дают основание заключить, что структура железистых образований, уровень их развития и функциональная активность имеют важное адаптивное значение, тесно связаны с биологией и жизненными циклами цестод и определяют многие стороны взаимодействия паразитов и их хозяев.

2.6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЖЕЛЕЗИСТЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ

Сравнительный морфофункциональный анализ плоских червей показывает значительное разнообразие строения железистых аппаратов и их важную роль в биологии как свободноживущих, так и паразитических групп животных.

Эпидермис турбелларий, как и других низших многоклеточных, характеризуется высокой секреторной активностью. От этого исходного состояния возможны два пути: 1) усиление секреторной активности всей массы клеток, составляющих эпителиальный пласт; 2) дифференциация специализированных железистых клеток (Маммаев, 1984). У бесшнечных турбелларий секреторная активность покровных клеток выражена слабо, тогда как у многих более продвинутых групп — весьма сильно. Усиление секреторной активности может идти в направлении специализации всего эпителиального пласта для выработки покрывающих тело защитных образований (мукополисахаридной обкладки, перидермы, кутикулы) или в сторону усиления активности определенных участков эпидермиса и развития их в многоклеточные железистые органы.

Турбелляриям свойственно многообразие железистых систем прежде всего за счет широкого набора желез, образующихся из специализированных железистых клеток. При этом секреторные системы турбелляриев могут быть представлены с одной стороны, сложными устроенными одноклеточными железами, имеющими специальный механизм для выведения секрета, с другой, — многоклеточными органами, образованными из комплекса железистых клеток (Маммаев, 1984).

Ресничные черви обладают большим числом желез, разнообразных по структуре, составу секрета и функции. Они представлены бокаловидными, грушевидными одноклеточными либо объединенными в комплекс слизистыми или белковыми железами (Иванов, Маммаев, 1973). Особый интерес представляют для нас лобные или фронтальные железы турбелляриев, обнаруживающие гомологию с головными железами многих низших беспозвоночных, в том числе с таковыми у ряда личинок и взрослых Gyrocotylidae, Monogenoidea, Cestoda.

Фронтальные железы турбелляриев состоят из комплекса одноклеточных планофильных желез, слизистый секрет которых обволакивает добычу. Они открываются на переднем конце тела. Сильно развиты фронтальные железы почти у всех Acoela, имеются они также у макростомид и многих видов Neorhoga. К специфическому образованию покровов ресничных червей относятся рабдитные железы, выполняющие функции наведения и защиты. Рабдиты — палочковидный, оформленный, свойственный турбелляриям секрет, структура и способ выведения которого у организмов разных групп существенно различаются. Наряду с рабдитными железами у Acoela и Polyclada встречаются специализированные органы кожного вооружения: иглообразующие железы, сагиттоциты, грушевидные железы, железистые щипцы, а также паракниды у некоторых Proseriata (Иванов, Маммаев, 1973).

Ультраструктура рабдитов изучена у представителей Macrostomida, Proseriata, Tricladida, Neorhabdocoela с разной степенью полноты. У большинства исследованных видов рабдиты имеют вид плотных овальных или палочковидных крупных тел, окруженных мембраной. У некоторых видов секреторные тела состоят из гомогенного на периферии и гранулярного в центральной части материала. В формировании рабдитов участвует аппарат Гольджи (Bedini, Pappi, 1974).

В эпидермисе и прилегающих слоях исследованных нами турбелляриев *Mopolcelis* (Proseriata) были обнаружены рабдиты гомогенной структуры различной формы: продолговато-вытянутые, заостренные на обоих концах и округлые. Наряду с рабдитами мы обнаружили еще не менее двух разных типов секрета, формирующегося в железах, лежащих под базальной пластинкой. Секреторные протоки, отходящие от железистых клеток, пронизывают эпидермис и выводят секрет наружу (рис. 5б).

На основании последних данных по ультраструктурному строению рабдитов сделан вывод, что наличие настоящих рабдитов ограничивается турбелляриями отряда Macrostomidea и линией Neorhoga. У Acoela имеется другой вид палочковидного секрета (Rieger, 1981).

В апикальной цитоплазме эпидермальных клеток выявлены также ультраабдиты: округлые электронно-плотные гранулы диаметром 0,4—0,8 мкм (Bedini, Pappi, 1974; Tyler, Rieger, 1977; Doe, 1981). По нашим данным, у *Mopolcelis* (Proseriata) ультраабдиты представлены небольшими овальными плотными телами, ограниченными мембраной, которые расположены перпендикулярно к наружной цитоплазматической мембране и непосредственно прилегают к ней (рис. 5б). Функциональное значение ультраабдит не выяснено. Весьма интересно, что у нескольких паразитических видов неорабдопельных турбелляриев (*Sindestuis*, *Paravotrex*) рабдитные включения и железистые клетки, открывающиеся в эпидермисе, не наблюдаются (Lyons, 1973; Mac Kinnon et al., 1981). Вместе с тем у *Kronborgia* они обнаружены (Bresciani, Koie, 1970).

У асидогастрид сложный железистый аппарат связан с прикрепительным диском, занимающим большую часть вентральной поверхности червей. По направлению краю диска расположены грушевидные образования — маргинальные органы, которые до последнего времени принимали за органы чувств. Как показали исследования Т. А. Тимофеевой (1972), они служат для выделения на-

р-ку секрета многочисленных одноклеточных желез. Выявлены железы двух типов, продуцирующие слизистый, содержащий нейтральные мукополисахариды, и белковый секрет. Слизистый секрет может играть определенную роль в прикреплении и передвижении (скольжении) по телу хозяина (Гинецкая, Добровольский, 1976а, 1978б). Считается, что секрет белковых желез может участвовать в переваривании тканей хозяина вне тела паразита.

Железистый аппарат трематод изучен достаточно полно. Для мирацидиев различных систематических групп трематод характерны два типа железистых образований — железы выдувания и апикальные железы. Секрет желез выдувания способствует открытию крышечки яйца и выходу мирацидия из скорлупки. Апикальная железа, секрет которой содержит протеолитические ферменты и гиалуронидазу, играет роль желез проникновения в процессе внедрения личинки в тело моллюска (Добровольский, 1967; Wilson, 1971). Среди мартитов сосальщиков железистые образования обнаружены в основном у поколения редий, в теле которых выявлено до 4—5 типов железистых клеток (Гинецкая, 1968).

Свободно плавающие личинки трематод — церкарии характеризуются наличием многочисленных и разнообразных одноклеточных желез. В их теле выявлено 4 основных типа: цистогенные, мукоидные, чехлообразующие и железы прикрепления (Kruidenier, 1953, 1960; Burton, 1963; Добровольский, 1967; Гинецкая, 1968; Гинецкая, Бхутта, 1976; Краснодарский, 1972, 1977; Jbarska, 1977; Бхутта, Краснодарский, 1979, и др.).

Цистогенные железы — одноклеточные образования, расположенные дорсально, вентрально и латерально в поверхностных слоях паренхимы. У церкарий, принадлежащих к примитивным семействам трематод, железы этого типа многочисленны и иногда располагаются сплошным слоем. Секрет желез многих видов трематод (*Echinostomidae*, *Notocotylidae*) имеет вид крупных гранул, палочек и палочек, напоминающий таковой у рабдитных желез турбелларий (Гинецкая, 1968). У высших трематод число цистогенных желез невелико, что связано с исчезновением способности к инцистированию у некоторых *Strigentia* и *Plagiostomidae*. Секрет этих желез содержит нейтральные полисахариды, муцины, протеины и служит для построения многослойной цисты, окружающей личинку (Dixon, 1966, 1976; Гинецкая, Бхутта, 1976).

Железы проникновения встречаются только у церкарий, которые активно внедряются в тело хозяина. Они дают положительную реакцию на протеины, мукотептины, мукополисахариды, муцины и эластин. Состав секрета включает также аминокислоты и некоторые ферменты (Stirewalt, 1963, 1973; Dixon, 1966; Гинецкая, 1968).

Мукоидные железы наиболее подробно изучены Крейденаром (Kruidenier, 1953, 1960). Они лишены выводных протоков и характеризуются, как и большинство других желез церкарий, голокриновым типом секреции. По мере развития секрет желез, состоящий из муцинов и белков, образует вокруг тела слизистую оболочку, играющую защитную роль в процессе миграции церкарий в теле моллюска. Кроме того, секрет мукоидных желез способствует прикреплению личинок к поверхности тела вторых промежуточных хозяев, что облегчает процесс проникновения церкарий через их покровы.

Основное направление эволюции железистого аппарата церкарий тесно связано с эволюцией жизненного цикла трематод (Гинецкая, 1968). Для вышних трематод с фасциолидным типом жизненного цикла характерно инцистирование церкарий во внешней среде, что связано с сильным развитием цистогенных и чехлообразующих желез. С появлением вторых промежуточных хозяев в жизненном цикле вышних трематод наблюдается постепенная дегенерация и полное исчезновение желез этих типов. Постепенное значение для них приобретают железы проникновения, дальнейшая эволюция которых идет по пути олигомеризации. На основании сходства химического состава секрета высказывается предположение об общности происхождения у церкарий желез всех типов (Гинецкая, Бхутта, 1976).

Морфологический ряд мартит различных видов трематод от наиболее древних и примитивных форм к высшим позволяет проследить путь постепенного усложнения железистых образований за счет их морфофункциональной дифферен-

циации и специализации от групп организмов с 1—2 типами клеток до трематод с 4—5 типами клеток. Эволюция желез у мартит идет по пути олигомеризации, что приводит к уменьшению их числа, увеличению размеров, а также интенсификации функций (Краснодембский, 1977).

Железы у Monogeneoidea сильно развиты и связаны большей частью с их прикрепительными образованиями, группируясь на переднем и заднем концах тела. У переднего конца они располагаются обычно по бокам глотки и ротового отверстия и открываются наружу терминально или субтерминально (Быховский, 1957).

У видов *Dactylogyrus* различают два типа головных желез — одноклеточные и многоклеточные, клейкий секрет которых скапливается в протоках желез, заполняющих головные выросты (Герасев, 1977). Более совершенный прикрепительный аппарат в виде мускульных валиков представляет многочисленными протоками на их поверхности. При дальнейшем совершенствовании прикрепительных органов путем образования головных ямок и присосок, служащих для фиксации переднего конца тела червей в период питания, железистые клетки в них сохраняются. Однако отмечено, что у взрослых форм относительное число головных желез уменьшается по мере усложнения мускульного прикрепительного аппарата (Быховский, 1957). Описаны также одноклеточные железистые глотки и сильно развитые «слизистые», или надглоточные, железы.

Железы заднего конца тела локализируются в области прикрепительного диска. Наиболее сильно они развиты у *Dactylogyrus*, но нередко встречается и у остальных моногеней, чаще всего на ранних стадиях жизненного цикла. У *Dactylogyrus* железистые клетки лежат выше прикрепительного диска, а протоки их входят в него. Максимального развития железы достигают у крупных червей. У *D. extensus* различают 4 типа многоклеточных и одноклеточных желез, у другого вида этого рода — *D. robustus* железы занимают половину объема тела (Герасев, 1977). Большая часть желез переднего и заднего концов тела вырабатывает клейкий секрет, а остальные — слизистый. Для личинок всех моногенетических сосальщиков характерно наличие головных желез, выводные протоки которых группируются пучками, открывающимися на передней головной лопасти тела (Быховский, 1957).

Наряду с железами, локализованными в специализированных участках, у многих видов моногеней обнаружены кожные железы, протоки которых открываются по всей поверхности тела. Их функциональное значение пока не выяснено.

Тонкое строение железистых клеток головной части и прикрепительного диска исследовано у видов рода *Polystomoides* (Rohde, 1975). У двух видов *Dactylogyrus* — *D. amphibothrium* и *D. hemiamphibothrium* на переднем конце тела описаны три вида железистых клеток, формирующих секрет разных типов: палочковидный, в виде округлых гранул и электронно-прозрачных пузырьков. Расширенные секреторные протоки железистых клеток заполняют лопасти переднего конца тела и открываются на их вершине (El-Naggar, Keam, 1980).

2.7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение железистых аппаратов плоских червей разных групп показывает, что наибольшим многообразием отличаются железы турбелларий. Свободноживущие турбелларии имеют железы многих типов, различающиеся по своей организации, составу секрета и его функциям. Среди паразитических плоских червей большим набором железистых образований обладают свободноживущие личинки трематод — церкарии. Появление в ходе эволюции жизненного цикла трематод вторых промежуточных хозяев — животных разных систематических групп привело к активному проникновению церкарий в их ткани. Преодоление разнообразных по структуре и химическому составу тканей вызвало появление у церкарий железистых образований разного типа в отличие от мирацидий, у которых осуществлялся переход из внешней среды в организм только одного типа промежуточных хозяев — моллюсков (Краснодембский, 1972, 1977). Как уже указывалось, лобные или фронтальные железы турбелларий обнаруживают

определенную гомологию с головными и фронтальными железами Gyrocotyleidae, Monogenoidea и Cestoda. Наряду с головными у моногеней имеются также железы, приуроченные к прикрепительному диску заднего конца тела.

У большинства взрослых цестод фронтальные железы приурочены к сколексу и переднему концу тела. Однако у ряда видов цестод, кроме фронтальных, обнаружены и латеральные железы как на личиночных, так и на взрослых стадиях. Фронтальные и тегументальные железы многих червей одноклеточны. У цестод некоторых групп (из Pseudophyllidea — у шлероцеркоидов *D. latum* и взрослых *C. truncatus*, из Caryophyllidea — *C. laticeps* и *K. sinensis*) фронтальные и тегументальные железы развиты чрезвычайно сильно, образуя железистые комплексы синцитиального строения. Железистые образования цестод менее разнообразны и более специализированы по своей функции, чем у турбеллярий, моногеней и трематод, что можно объяснить более ранним переходом цестод к эндопаразитическому образу жизни. Интересно отметить, что у паразитических турбеллярий число железистых образований и их видовое разнообразие заметно сокращается по сравнению со свободноживущими.

Железы цестод на личиночных стадиях развития выполняют преимущественно функцию желез проникновения, обеспечивая внедрение червя в организм хозяина и достижение мест паразитирования. Степень развития желез и секреторная активность их может определить круг инвазируемых хозяев. У половозрелых цестод железы выполняют преимущественно защитную функцию, подавляя иммунологическое воздействие со стороны хозяина и в меньшей степени функцию желез проникновения. Уровень развития желез у взрослых цестод определяется разнообразием видового состава их окончательных хозяев. Эволюционные преобразования фронтальных желез цестод связаны с полимеризацией отдельных железистых клеток, их последующим слиянием и с образованием олигомеризованных железистых органов (в понимании В. А. Дорского, 1954). Функция железистых образований чрезвычайно важна в осуществлении жизненных циклов плоских червей.

ПРОТОНЕФРИДАЛЬНАЯ СИСТЕМА НИЗШИХ ЦЕСТОД В ОНТОГЕНЕЗЕ

Представления об анатомическом строении экскреторной системы ленточных червей до настоящего времени базируются преимущественно на данных известных зоологов прошлого и начала этого столетия, которые были обобщены в крупных сводках (Nybelin, 1922; Fuhrmann, 1930—1931; Wardle, McLeod, 1952, и др.). В дальнейшем эти данные были лишь дополнены и детализированы.

По тонкой морфологии и функциям протонефридальной системы цестод имеются лишь единичные специальные исследования, выполненные в последнее время главным образом на некоторых представителях отряда Cyclophyllidea (Howells, 1969; Webster, 1970, 1972; Swiderski, 1975; Yamane et al., 1982). В нескольких работах дано описание небольших участков этой системы, преимущественно протонефридальной мерцательной клетки (Bonsdorff, Telkka, 1966; Lamsden, 1967; Mørseth, 1967).

Отсутствие сведений об ультраструктуре пламенных клеток и экскреторных каналов представителей разных отрядов не позволяло провести сравнительно-морфологический анализ протонефридальной системы в пределах класса цестод, сопоставить строение этой системы с таковым у плоских червей других групп и выяснить ее функциональное значение у ленточных червей. Исходя из этого, мы исследовали ультраструктуру протонефридальных пламенных клеток и экскреторных сосудов у низших цестод отрядов Pseudophyllidea, Tetraphyllidea, Diphyllidea, Trypanorhyncha, Caryophyllidea, Proteocephalidea. У ряда псевдофиллидных цестод — *D. latum*, *E. rugosum*, *E. salvelini*, *B. acheilognathi* нами прослежено строение пламенных клеток и экскреторных сосудов на разных этапах онтогенеза червей. Для выяснения функциональной роли протонефридальной системы цестод были проведены специальные эксперименты.

3.1. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПРОТОНЕФРИДАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Экскреторная система цестод построена по протонефридальному типу и представлена тремя основными отделами: протонефридальными клетками с мерцательным пламенем, отходящими от них капиллярными канальцами и системой собирательных протоков, включающей главные экскреторные стволы и концевой экскреторный пузырек, открывающийся наружу (Fuhrmann, 1930—1931; Wardle, McLeod, 1952).

Терминальные клетки с мерцательным пламенем располагаются одиночно или могут образовывать пучки. Выводящие канальцы отходят от них и впадают в последовательно увеличивающиеся в диаметре протоки, которые сливаются с главными экскреторными сосудами. Большинство протонефридальных клеток лежит на периферии медуллярной паренхимы. Их число и расположение у цестод не постоянно и в отличие от трематод не может быть использовано как систематический признак.

Основной для всех групп цестод следует считать протонефридальную систему, состоящую из 4 главных продольных сосудов: 2 более развитых вентральных и 2 дорсальных, расположенных в медуллярной паренхиме широко в боковых частях стробилы. В сколексе дорсальные сосуды соединяются с вентральными посредством кольцевого анастомоза или более или менее сложной сосудистой сети, что обусловлено формой сколекса. Вентральные сосуды (исходя-

щие), по которым жидкость движется от сколекса к заднему концу стробилы, большого диаметра. Дорсальные сосуды (восходящие) более узкие и сохраняют обычно постоянный диаметр на всем протяжении стробилы. Жидкость по ним движется по направлению к сколексу. В конечном членике стробилы вентральные и дорсальные стволы соединяются в общий экскреторный сосуд, открывающийся в середине заднего края терминальной порой. После отделения последнего членика стробилы все четыре экскреторных сосуда открываются раздельно. Кроме соединения в сколексе и задней части тела, главные экскреторные каналы у многих цестод связаны поперечными протоками, образующими сложную сосудистую сеть.

Выделительная система цестод отряда Pseudophyllidea устроена более сложно и имеет ряд особенностей, отличающих ее от таковой представителей Gyrogonhyncha, Tetrarhyllidea, Proteocephalidea и Cyclophyllidea. У большинства псевдофилидных цестод обнаружено в медуллярной паренхиме 4 главных продольных экскреторных ствола, которые соответствуют 4 сосудам цестод других отрядов. Однако у многих представителей Pseudophyllidea имеет место полимеризация продольных экскреторных сосудов, число которых возрастает от 4 до 16 (Ligula, Schistocephalus, Eubothrium, Trienophorus) (Fehlmann, 1930—1931; Wardle, McLeod, 1952).

Характерной чертой экскреторной системы псевдофилидных цестод является присутствие в медуллярной паренхиме многочисленных протоков, которые соединяют между собой все продольные каналы, образуя сложную анастомозирующую сосудистую сеть. Такое строение выделительной системы типично для цестод сем. Ligulidae (Дубинина, 1966). Сильно разветвленные экскреторные сосуды у них анастомозируют друг с другом, располагаясь почти в одной плоскости в центральной части паренхимы, и образуют медуллярную выделительную сеть. Наряду с медуллярной существует и более тонкая кортикальная сосудистая система, образованная за счет многочисленных капилляров и капилляров, отходящих от боковых стволов или от сети сосудов в сторону кортикальной паренхимы. Кортикальная сеть экскреторных сосудов окружает стробилу, располагаясь непосредственно под тегументальными клетками. Связь между внутренней и наружной сосудистыми системами у цестод некоторых видов трудно проследить.

Таким образом, наряду с выделительной сосудистой системой в медуллярной паренхиме у большинства Pseudophyllidea существует еще одна сеть сосудов, которая расположена между тегументом и паренхимой продольной мускулатурой. Часто можно обнаружить многочисленные периферические сосуды, образующие тонкую сеть даже между клетками тегумента (Eubothrium, Diphyllobothrium). У многих цестод соединение наружной и внутренней сетей сосудов имеет место только в сколексе. У псевдофилидных цестод связь между продольными стволами посредством поперечных комиссур в каждом членике не наблюдается.

Протофериальные клетки с мерцательным пламенем локализуются в кортикальной и медуллярной паренхиме, многочисленные капиллярные канальцы, отходящие от этих клеток, сливаются с сосудами кортикальной сети.

У представителей Caryophyllidea, как и у Pseudophyllidea, наблюдаются разветвленная медуллярная и кортикальная сосудистые выделительные сети, связанные между собой большим числом сравнительно широких канальцев и тонких капилляров. Отличительная особенность карнофилидных цестод — расположение протофериальных мерцательных клеток непосредственно над наружным цитоплазматическим слоем тегумента. При этом 2—3 терминальные клетки лежат близко друг к другу и образуют пучки, от каждого из которых отходит тонкий капилляр, сливающийся с продольным сосудом.

У цестод отряда Cyclophyllidea, имеющих обычно 4 продольных экскреторных канала, регулярно присутствуют поперечные сосуды, соединяющие между собой 2 боковых вентральных ствола у заднего края каждого членика. Дорсальные боковые стволы также могут образовывать анастомозы. У некоторых видов циклофилидных цестод количество продольных сосудов увеличено.

Экскреторная система цестод отряда *Proteocephalidea* чаще всего представлена двумя парами продольных экскреторных сосудов. Однако и здесь наблюдаются отклонения в строении этой системы, отмеченные и у цестод других групп. Так, экскреторные каналы (чаще вентральные) образуют на некоторых участках многочисленные ответвления, идущие в том же направлении, что и основной ствол. Количество продольных каналов у цестод некоторых видов увеличено. Продольные стволы иногда объединяются поперечными анастомозами (Фресе, 1965). В сколексе все 4 экскреторных сосуда объединяются между собой сосудистым плексусом. В последнем членике стробилы обе пары экскреторных стволос сливаются в общий непарный канал, который расширяется в конечный пузырек, открывающийся наружу.

У цестод отрядов *Tyranophryncha* и *Tetraphyllidea* отмечено наличие вторичных пор (*foramina secundaria*), которые через отдельные каналцы, отходящие от продольных экскреторных стволос, соединяются с наружной средой. Чаще вторичные поры открываются на вентральной поверхности сколекса или передней части стробилы, реже на дорсальной. Эти поры обнаружены также у псевдофиллидных и протеоцефалидных цестод ряда видов (Fuhmann, 1930—1931). Наличие большого количества часто встречающихся вторичных пор у ряда цестод, наблюдаемое на светооптическом уровне, иногда подвергается сомнению (Соорег, 1918), что, на наш взгляд, не лишено оснований. При гистологическом и электронно-микроскопическом исследовании большого числа цестод разных систематических групп наличие вторичных пор наблюдалось крайне редко.

У цестод *Tentacularia* и *Nybelinia* (*Tyranophryncha*) в каждом членике (около его соединения с последующим) на дорсальной поверхности присутствует экскреторная пора, которая ведет в маленький пузырек, куда впадают каналцы, отходящие от экскреторных сосудов.

Развитие экскреторной системы цестод в онтогенезе изучено недостаточно. В онкосфере *D. latum* описаны экскреторные клетки, локализующиеся в области крючков. На ранней стадии развития процеркоиды имеются две пламенные клетки по одной на каждой половине тела. От обеих клеток отходят тонкие неразветвленные изогнутые капилляры, которые заканчиваются в задней половине тела личинки с обеих сторон крючков экскреторными порами (Vogel, 1930). Аналогичное строение и расположение протонефридий обнаружено у других видов рода *Diphyllbothrium* — *D. dendriticum* и *D. omeri*. Эта простая экскреторная система, развивающаяся в онкосфере и молодом процеркоиде до момента образования церкомера, получила название перичной протонефридиальной системы (Malmberg, 1971).

Развитие вторичной протонефридиальной системы происходит независимо от перичной. Формирование ее совпадает с периодом образования церкомера и начинается с появления небольших пламенных клеток, которые позднее объединяются в группы по 2—3 клетки. Дальнейшее развитие системы сопровождается впадением общих протоков капилляров, отходящих от пламенных клеток, и поперечные и продольные каналы. В этот период развития процеркоид имеет 2 протонефридиальные системы — перичную и вторичную, активно действующие независимо друг от друга (Malmberg, 1971). После полного формирования процеркоиды вторичная протонефридиальная система расширяется по все части тела: окружает центральную часть, а вдоль тела проходят латеральные и медиальные каналы с многочисленными короткими ответвлениями к поверхности тела. Развитие экскреторной системы прослежено также у процеркоиды, близкого к *Diphyllbothrium* — *Spirometra malmonoides*. Из двух перичных протонефридий развивается сложная выделительная система, состоящая из 30—50 пламенных клеток, а также собирательных каналов, впадающих в 3—4 главных продольных канала, которые открываются наружу в задней части тела после отделения церкомера. Тонкие ответвления от каналов открываются на поверхности через вторичные поры.

Выделительная система у инвазионного процеркоиды *T. nodulosus* представлена сложной сетью крупных и мелких протоков (Rosen, 1918; Michajlow, 1934). Вдоль всего тела тянутся 4 главных канала, которые соединяются между собой перед церкомером, образуя кольцо. От кольца отходят короткие трубочки,

огрызавшиеся у основания церкомера. Продольные каналы соединены поперечными, в результате чего образуется 5—6 неправильных колец. От главных каналов отходят многочисленные разветвления, образующие густую сеть в наружных процеркоидах. В задней части процеркоида имеется несколько пор экскреторной системы.

1.2. УЛЬТРАСТРУКТУРА ПРОТОНЕФРИДАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Электронно-микроскопическое исследование экскреторной системы цестод до сих пор ограничивалось лишь несколькими видами отряда Cyclophyllidea (Howells, 1959; Swiderski, 1975). С помощью сканирующей электронной микроскопии в последнее время была изучена ультраструктура экскреторного канала цестоды *D. latum* (Yamane et al., 1982). Некоторые авторы приводят микрофотографии или дают описание с разной степенью полноты ограниченных участков этой системы у цестод нескольких видов (Rothman, 1963; Bonsdorff, Filkka, 1966; Morseth, 1967). Низшие цестоды почти не были охвачены такого рода исследованиями.

Чтобы восполнить этот пробел, мы исследовали ультратонкую организацию разных отделов протонефридальной системы у представителей 6 отрядов низших цестод: Pseudophyllidea (*L. intestinalis*, *S. solidus*, *D. interrupta*, *T. nodulosus*, *T. crassus*, *E. rugosum*, *E. salvelini*, *E. crassum*, *B. acheilognathi*, *B. scorpii*, *D. latum*, *D. dendriticum*, *D. ditremum*); Tetracyphylidea (*A. dujardini*); Diphyllidea (*E. typus*); Trypanorhyncha (*G. erinaceus*); Caryophyllidea (*C. laticeps*, *K. sinensis*, *A. sieboldi*); Protocephalidea (*P. exiguus*). У 6 видов псевдофилидных цестод (*D. latum*, *E. rugosum*, *E. salvelini*, *B. acheilognathi*, *T. nodulosus*, *T. crassus*) изучена ультраструктура отдельных участков этой системы на всех этапах онтогенеза — от ооцисты до взрослых особей. Рассмотрим ультратонкое строение разных отделов протонефридальной системы цестод.

3.2.1. ПЛАМЕННАЯ ПРОТОНЕФРИДАЛЬНАЯ КЛЕТКА — ЦИРТОЦИТ

Изучение ультраструктуры пламенных (мерцательных, ресничных) клеток протонефридов у всех исследованных нами цестод показывает, что они построены по типу циртоцитов, описанных впервые для мирацидиев *Fasciola hepatica* (Küttel, 1958; Küttel, Brandenburg, 1961).

Мерцательная клетка цестод располагается в концевом участке слепо заканчивающегося протонефридального канальца. Ядро клетки крупное, на срезе варьирует от округлой до треугольной формы. Оно лежит в базальной части клетки или иногда смещено латерально по отношению к основанию ресничек. Цитоплазма глубоко инвагинирована, образует многочисленные складки и выросты и содержит гранулярный ретикулум, свободные рибосомы, а также большое число мелких митохондрий, везикул и вакуолей. В перинуклеарную часть цитоплазмы глубоко вдаются базальные тельца ресничек (киноцилий). Пучок киноцилий образует «мерцательное пламя», направленное в просвет терминальной трубочки (рис. 73; 74, а).

Цитоплазма клетки с двух сторон обгибает основание ресничек и дает выросты, которые участвуют в формировании внутренней камеры пламенной клетки. От наружного края этих выростов отходит большое число изогнутых первичных палочек, имеющих на срезе форму завитка. От внутренней поверхности выроста в полость камеры также направляются многочисленные изогнутые отростки, которые в свою очередь дают ответвления в виде вторичных палочек (рис. 19, а; 74, з). Первичные и вторичные палочки ориентированы параллельно или перпендикулярно по отношению к оси ресничного пучка.

Примечательная черта циртоцитов — наличие терминальной трубочки вокруг пучка ресничек, в которой присутствует участок в виде верши, или ресетки, служащий фильтрующим или транспортным устройством (Küttel, 1958). Строение верши у беспозвоночных разных групп имеет свои отличительные особенности.

Терминальная трубочка протонефридия, содержащая пучок ресничек, продолжается в извитой капиллярный каналец. Стенка небольших капилляров формируется из одного ряда эпителиальных клеток, соединенных между собой центриональными контактами (рис. 75, в). Цитоплазма клеток сильно вакуолирована, содержит большое количество мелких везикул, митохондрий и элементы гранулярной сети. Характерная особенность этих клеток — глубокая инвагинированность цитоплазмы, вследствие чего клетки образуют вокруг капилляра множество складок, отходящих от него на значительное расстояние (рис. 76, б). На внутренней поверхности капилляров всех исследованных цестод выявлены мелкие округлые микроворсинки (рис. 19, б; 76, а). Просвет каналцев невелик, стенки их укреплены электронно-плотным материалом.

Более крупные собирательные сосуды окружены несколькими клетками. Количество микроворсинок на внутренней поверхности их стенок значительно возрастает, размеры их также увеличиваются. Просвет этих сосудов сравнительно невелик. Стенки сосудов образованы клетками, апикальные концы которых сливаются и дают большое число выростов, уходящих в глубь паренхимы. Поверхностная мембрана клеток сосудов образует микроворсинки, под которыми располагается тонкий фибриллярный слой (рис. 76, б, г). В цитоплазме клеток присутствуют митохондрии, гранулярный ретикулум, рибосомы и аппарат Гольджи. Ядро расположено в апикальной зоне клетки.

Крупные экскреторные сосуды построены по тому же типу, что и собирательные, но отличаются большим диаметром. Внутренняя поверхность сосудов значительно увеличивается за счет большого числа микроворсинок на их стенках. Экскреторные сосуды большого диаметра образуют сложные конфигурации, которые на поперечном срезе выглядят как впячивания в их полость (рис. 76, в).

Клетки, сопровождающие главные экскреторные каналы, разделены большими межклеточными пространствами, в которые часто внедряются выросты паренхимных клеток, достигающие стенок сосуда. Стенки экскреторных сосудов многих цестод укреплены фибриллярным материалом и мускульными тяжами, которые, вероятно, способствуют продвижению по ним содержимого (рис. 76, в).

Микроворсинки присутствуют во всех экскреторных сосудах большинства исследованных цестод, значительно увеличивая их внутреннюю поверхность. Выявлены два типа микроворсинок. В экскреторных сосудах большинства цестод обнаружены микроворсинки первого типа: короткие (средняя длина 0,2 мкм), булавовидной формы, суженные у основания и имеющие округлую расширенную апикальную часть (Куперман, 1982). В центре апикальной части имеется округлый плотный эстерижень, расположенный на некотором расстоянии от мембраны, ограничивающей микроворсинку (рис. 76, г; 77 г). Количество микроворсинок на единицу площади поверхности в экскреторных сосудах сколекса и передней части стробилы цестод значительно больше, чем в задней части стробилы. Встречаются радиальные микроворсинки, имеющие общее основание. Микроворсинки этого типа обнаружены нами у большинства Pseudophyllidea (Triacanthophorus, Bothriosephalus, Schistosephalus, Diphylobothrium, Eubothrium, Ligulidae). Микроворсинки аналогичного строения встречаются также в капиллярах и экскреторных сосудах ряда циклофаллидных цестод — *H. dimidiata* (Rothman, 1963), *E. granulosus* (Morseth, 1967), *M. expansa* (Howells, 1969). Микроворсинки второго типа обнаружены у представителей отряда Trypanolophus. В экскреторных каналах *Christianella minuta* и *Nybelinia surme-nicola* наблюдается множество переплетенных микроворсинок на высокой интевидной ножке с небольшим округлым расширением на апикальном конце (рис. 77, а) (Куперман, 1981, 1982). Длина микроворсинок 0,44 мкм. Подобные интевидные микроворсинки встречаются также в выделительных сосудах *Bothriomus fallax* (Caryoccephalidae). У другого представителя этого семейства — *C. truncatus* выявлены микроворсинки обоих типов: булавовидные и интевидные.

При исследовании представителей отряда Caryophyllidea — *C. laticeps*, *K. si-nensis*, *Archigetes sieboldi* показано, что небольшие микроворсинки в виде выпячивания поверхностного слоя присутствуют лишь на внутренней поверхности

мифальных собирательных канальцев (рис. 76, б). В более крупных сосудах они встречаются в незначительном количестве или полностью отсутствуют. Стенки каналов в задней части тела образуют пластинчатые выросты (рис. 77, а). Своеобразное строение микроворсинок, отличающихся по своей структуре и величине от типичных тубулярных микроворсинок, вызвало дискуссию относительно их природы и функции. Некоторые авторы указывают на морфологическое сходство этих образований с вирусом типа С, поражающих *Sparganium* (Mueller, Strano, 1974). Однако идентичность их не была доказана (Daly et al., 1975; Dougherty et al., 1975). На основании исследования на сканирующем электронном микроскопе внутренней поверхности экскреторных сосудов взрослых особей *D. latum* высказано предположение о секреторной природе выростов. Многочисленные чашки и выросты на внутренней стенке сосудов рассматриваются как результат усиленного экзоцитоза в поверхностном цитоплазматическом слое стенки экскреторных сосудов (Yamada et al., 1982). Мы разделяем точку зрения тех авторов, которые рассматривают образования на внутренней поверхности экскреторных сосудов как своеобразные микроворсинки, увеличивающие реабсорбционную поверхность. Не исключено, что величина и форма микроворсинок в экскреторных каналах у цестод непостоянны и могут меняться в зависимости от функционального состояния.

В просвете экскреторных сосудов исследованных цестод содержится не обнаружено. Лишь в единичных случаях, например у *Grillotia erinaceus* (Турапольска) наблюдается мелкодисперсный материал, заполняющий просвет сосуда. В непосредственной близости от пламенных клеток и экскреторных сосудов взрослых цестод часто обнаруживаются большие скопления гранул гликогена и электронно-плотные липидные гранулы (рис. 77, б). Однако поступление и присутствие липидов и гликогена в протонефридных каналах проследить не удается.

У процеркодов многочисленные каналы протонефридальной системы проходят в области периферической и центральной паренхимы. На внутренних стенках всех сосудов этой системы (канальцах пламенной клетки, собирательных и главных продольных каналах) присутствуют микроворсинки, аналогичные таковым взрослых форм (рис. 76, а). Иногда рядом с каналами расположены желваковые клетки и их протоки, однако связь между ними, как и у взрослых особей, не прослеживается.

Развитие экскреторной системы наблюдается у молодых процеркодов. Окончательное формирование мерцательных клеток и разветвленной сосудистой сети, состоящей из продольных каналов и соединяющих их поперечных сосудов, совпадает по времени с завершением формирования процеркода в целом, образованием в нем известковых тел и отделением церкомера от тела личинки. После образования церкомера связь его с телом процеркода сохраняется в виде тонкого перешейка, через который в церкомер могут проникать одна или несколько выделительных сосудов.

Сеть протонефридных каналов при переходе от процеркода к плероцеркоду и от плероцеркода к взрослой особи заметно усиливается и разветвляется, что в основном связано с возрастанием размеров червей и их последующей стробилиацией.

3.3. ФУНКЦИИ ПРОТОНЕФРИДАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Принято считать, что протонефридальная система цестод выполняет осморегуляторную, экскреторную и гидростатическую функции (Wardle, McLeod, 1952; Smith, 1969). Однако до последнего времени экспериментального подтверждения этой гипотезы получать не удалось.

Высказано предположение, что нефридальная система могла бы участвовать в перераспределении веществ (например, гликогена) между отдельными участками тела цестод (Howells, 1969; Павлова, 1976). Так, паренхимные клетки стробилы содержат большое количество гликогена, тогда как в сколексе и шейке его значительно меньше. Кроме того, при голодании хозяина в течение суток количество гликогена в сколексе снижается на 80 %, тогда как в задней части

стробилы при голодании хозяина в течение 3 сут — лишь на 30 % (Daugherty, Taylor, 1956; Read, Simmons, 1963). Протонефридальные протоки — единственный путь, по которому могло бы происходить передвижение глюкозы от задней части стробилы к передней и сколексу (Howells, 1969). Это предположение весьма вероятно, однако получение прямых доказательств этого связано с трудностями экспериментальной проники. Особую сложность представляет выделение содержимого из протонефридальных каналов для химического анализа. Лишь с помощью метода микропункции удалось получить образцы жидкости из продольных протонефридальных каналов (диаметр 0,5 мкм) *Hymenolepis diminuta* и затем определить ее качественный и количественный составы (Webster, Wilson, 1970; Webster, 1971). Первые результаты этих исследований как будто бы подтвердили экскреторную функцию протонефридальной системы. Было показано, что в жидкости каналов содержится молочная кислота, аммоний, мочевина, общий азот, натрий, калий, хлор и др. Дальнейшие опыты с введением меченых изотопов в протонефридальные каналы показали, что глюкоза, молочная кислота и мочевина способны реабсорбироваться из них (Webster, 1972). Эти данные поколебали представление об исключительно экскреторной функции протонефридальной системы цестод. Они позволили нам предположить, что основные функции протонефридальной системы сводятся не к осморегуляции и экскреции, а скорее к распределению, или циркуляции, веществ в организме цестод. Подтверждением этого служат прежде всего особенности морфологии этой системы. Показано, что внутренняя стенка протонефридальных сосудов цестод покрыта множеством регулярно распределенных микроворсинок, значительно увеличивающих их поверхность. В цитоплазме клеток, сопровождающих экскреторные сосуды, присутствуют многочисленные митохондрии, везикулы, каналы гранулярного ретикулула и аппарат Гольджи, что свидетельствует о высокой функциональной активности этих клеток.

Общей чертой экскреторных каналов (давние гистохимического исследования) цестод является наличие активности неспецифической щелочной фосфатазы (Egasmus, 1957; Parshad, Guraya, 1977; Давыдов, 1979; Логачев, Богданов, 1984). При этом некоторые авторы отмечают высокую активность щелочной фосфатазы, с которой связывается участие в реабсорбции метаболитов в стенках венгеральных и поперечных сосудов (Egasmus, 1957; Логачев, Богданов, 1984). Механизм транспорта метаболитов через стенку канала до сих пор не изучен. Вероятно, он происходит против градиента концентраций.

Таким образом, присутствие микроворсинок и наличие в стенках каналов щелочной фосфатазы, связанной с активным транспортом, свидетельствуют, что сосуды протонефридальной системы могут участвовать в процессах секреции и реабсорбции.

Существенным подтверждением этих взглядов могут служить результаты исследований Вебстера и Вилсона (Webster, Wilson, 1970; Webster, 1972), в которых приводится соотношение натрия и калия в содержимом канала. Преобладание натрия указывает скорее на межклеточное, чем на внутриклеточное происхождение жидкости, так как калий локализуется преимущественно внутри клетки, а натрий — в межклеточном пространстве. Присутствие глюкозы, аминокислот, а также преобладание натрия над калием позволяют предположить не экскрецию, а фильтрацию этой жидкости через плазматичекие клетки. Фильтрационным аппаратом для поступающей жидкости служит ресничная клетка протонефриды. Благодаря действию мерцательного пламени внутри терминальной трубочки протонефриды создается градиент гидростатического давления (Wilson, 1969). Участком, где происходит фильтрация, служит место соединения продольных рядов внутренних и наружных ребер верши цистод.

Для решения вопроса об участии протонефридальной системы цестод в экскреции и осморегуляции нами совместно с Г. А. Виноградовым и В. Г. Давыдовым была проведена серия экспериментов, в которых изучалось выведение воды, солей и продуктов метаболизма из организма псевдофиллидных цестод *Eubothrium rugosum* и *Triacnophorus nodulosus*.

Выделение воды. Цестод *E. rugosum* и *T. nodulosus* после извлечения из кишечника хозяев — наяды и жуки — помещали на 30 мин в инкубацион-

лую среду, содержащую 0.5 г/л NaCl, а затем переносили в вазелиновое масло для наблюдения за выделением жидкости из тела. У одной группы червей (опытной) путем наложения лигатуры на заднюю часть тела исключали возможность выхода жидкости через экскреторные поры, у другой (контрольной) выход жидкости через экскреторные отверстия оставляли свободным. Через 20—30 мин как в опыте, так и в контроле на всей поверхности тела червей происходило выделение воды. Результаты эксперимента свидетельствуют об участии покровных тканей в объемной регуляции.

Экскреция солей. Цестод *E. rigosum* и *T. nodulosus* помещали в инкубационную среду, содержащую 2 г/л NaCl. Червей с изолированными экскреторными отверстиями после 2 ч инкубации содержали в пробирке с притертой пробкой еще 2 ч. Экскретируемую из червей жидкость исследовали на ивменном фотометре на содержание Na^+ и K^+ . Содержание ионов натрия и калия в экскретируемой через покровы жидкости было весьма высоким. Как у *E. rigosum*, так и у *T. nodulosus* концентрация Na^+ была одинаковой и составляла соответственно (1.08 ± 0.14) и (1.06 ± 0.16) г/л. В то же время концентрация K^+ в жидкости, выделяемой *T. nodulosus*, была в 3.5 раза больше — (0.369 ± 0.025) г/л, чем у *E. rigosum* — (0.095 ± 0.009) г/л. Это хорошо согласуется с данными по высокой скорости потери K^+ в единицу времени у *T. nodulosus* в отличие от таковой у *E. rigosum* (см. гл. 2).

Таким образом, у червей обоих видов процесс адаптации к гипосмотической среде осуществляется благодаря выделению избыточной воды с растворенными в ней солями через покровы тела. Как было показано ранее, высокая концентрация K^+ в жидкости, экскретируемой *T. nodulosus*, связана с участием тегументальных клеток в объемной регуляции, тогда как у *E. rigosum* в этот процесс вовлечены преимущественно межклеточные пространства.

Экскреция аммония. Цестод *E. rigosum* помещали в дистиллированную воду на 1 ч, после чего в среде с помощью аммоний-селективного электрода измеряли содержание NH_4 . Концентрацию аммония в тканях червей измеряли после их гомогенизации и последующего разбавления гомогената в 100 раз. Скорость выхода аммония через покровы цестод с изолированными экскреторными отверстиями составляла (1.7 ± 0.25) мкМ/г·ч⁻¹, а со свободными — (2.4 ± 0.6) мкМ/г·ч⁻¹. Концентрация аммония в тканях червей была весьма высокой — (14.0 ± 1.2) мМ/л.

Экскреция кислых продуктов метаболизма. У исследованных цестод в опыте и контроле наблюдалось интенсивное снижение pH инкубационной среды. Скорость изменения pH в обоих случаях была практически одинакова. Максимальное закисление в течение 7 ч опыта достигало pH 5.1, минимальное — 5.7. Следовательно, цестоды способны активно экскретировать кислые продукты метаболизма через покровы в окружающую их среду.

Таким образом, у исследованных цестод выявлена хорошо развитая объемная регуляция. Показано, что *E. rigosum* обладает гипо- и гипертонической регуляцией, тогда как *T. nodulosus* только гипертонической (Виноградов и др., 1982а, 1982б). Установлено участие в этих процессах покровов цестод, сопровождаемое заметными морфологическими изменениями (см. гл. 1). Однако в протонефридальной системе при изменении солёности среды морфологических перестроек не было обнаружено.

Результаты наших исследований демонстрируют, что покровные ткани цестод участвуют в реализации функций осмотической и объемной регуляции, в такие экскреция, свойственных обычно протонефридальной системе. Именно покровы, обладая высокой проницаемостью для воды и солей, осуществляют также интенсивное выделение продуктов метаболизма, в частности NH_4 и H^+ , из организма червей.

На основании собственных и литературных данных мы приходим к выводу, что основная функция протонефридальной системы цестод — распределительная, или циркуляторная. Она обеспечивается несколькими сопряженными механизмами: фильтрацией жидкости, содержащей продукты экскреции и питательные вещества, распределением их по всему телу цестод, последующей реабсорбцией через стенки каналов и выведением экскретов и воды через тегумент.

Возникновение распределительной функции и обеспечивающих ее структурных единиц у цестод не случайно. По-видимому, это связано с характерным для представителей этого класса плоских червей значительным увеличением линейных размеров тела, что требует переноса питательных и экскреторных веществ, неравномерно распределенных в организме, на большие расстояния. Тот факт, что эту функцию приняла на себя протонефридальная система, можно объяснить тем, что у цестод как парехиматозных животных это единственные сосудистые органы, связывающие все части организма на всем протяжении стробилы. Размеры цестод сыграли, вероятно, определяющую роль в усложнении и усовершенствовании этой системы, что подтверждается более слабым развитием ее у нестробилированных видов, имеющих сравнительно небольшую протяженность.

3.4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРОЕНИЯ ПРОТОНЕФРИДАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ

Результаты исследований ультратонкой организации протонефридальной системы у представителей 6 отрядов низших цестод в совокупности с имеющимися данными литературы по высшим цестодам позволяют сравнить строение этой системы с таковой турбеллярий, асидогастрид, трематод и моногеней.

Протонефридальная система впервые возникает у турбеллярий и обладает значительным морфологическим многообразием. У *Acoela*, еще не имеющих протонефридий, намечается исходная морфологическая основа для возникновения будущей системы. У турбеллярий всех остальных отрядов имеется целостный выделительный аппарат (Маммаев, 1967, 1984).

Структурной основой экскреторной системы беспозвоночных многих групп служат протонефридии, построенные по типу циртоцитов или первообразных жгутиковых клеток (*Reizungszellzellen*), впервые описанных Кюммелем и Бранденбургом (Kümmel, 1958, 1960; Kümmel, Brandenburg, 1961). По их мнению, протонефридии разных видов, начиная от клеток хоанодитов у губок и воротничковых жгутиконосцев до протонефридальных пламенных клеток сколецид и соленодитов полихет и ланцетника, представляют собой разновидность одного определенного морфологического типа — циртоцитов. В отечественной литературе они получили название корзинчатых, или фильтрующих, жгутиковых (Иванов, Маммаев, 1973). Различают два типа циртоцитов. Первый тип — циртоцит с пучком ресничек и с одним жгутиком (соленодиты). Такие циртоциты с ресничным пламенем встречаются у Plathelminthes, Acanthocephala, Rotatoria, Kinorhyncha, Kamptozoa, Nemertini, Dinophilida и личинок моллюсков. Второй тип — соленодиты у *Gastrotricha*, *Priapulida*, *Polychaeta*, актинотрохи форонид и ланцетника.

Важно подчеркнуть, что общий план ультратонкого строения циртоцитов исследованных цестод совпадает с таковым мирацидиев и взрослых трематод *Fasciola hepatica* (Kümmel, 1958; Gallacher, Threadgold, 1967; Threadgold, 1968; Wilson, 1969), редкой трематоды *Petasiger neocommense* (Гавецкая, 1968), асидогастрид *Multicotyle purvoti* (Rohde, 1971, 1972), моногеней *Polystomoides malayi* (Rohde, 1973, 1975, 1982) и турбеллярий *Macrostotum tuba*, *Bothrioplana semperi* (Reisinger, 1969). У двух последних видов турбеллярий ресничное пламя представлено 20—30 рыхло соединенными друг с другом ресничками, тогда как у цестод мертцательное пламя образовано плотно соединенными между собой ресничками, количество которых варьирует от 40 до 135. Пучок ресничек цестод образует единый олигомеризованный структурный и функциональный ресничный комплекс. Различия в строении пламенной клетки у плоских червей разных видов касаются числа ресничек в пучке, их соединения между собой, миграция ядра клетки до уровня фильтрующей части (например, у *Stenostomum*) (Kümmel, 1962).

У всех исследованных цестод участок верши — фильтрующей стенки терминальной рубрики протонефриды — представлен двумя концентрическими кругами хорошо развитых продольных ребер (палочек), расположенных на разных уровнях. Двойная решетка из внутреннего и наружного параллельных

«одной палочек — наиболее частая форма строения верши у цестод, трематод и моногеней. Модификации фильтрующего участка стенки терминальной трубки отмечены у примитивных турбеллярий Xenoturbellida, у которых наружный «од палочек отсутствует (Reisinger, 1968). У другого представителя турбеллярий — Stenostomum (Catenulida) участок верши имеет решетку из продольных и поперечных перекладки (Kümmel, 1962). Свообразное строение фильтрующей стенки имеют планарии, у которых существует, вероятно, много «одов» и у каждого из них только по одному ряду параллельных палочек McKenna, 1968).

Таким образом, описанный выше тип протонефриды широко распространен среди плоских паразитических червей (моногеней, трематоды, асидогастриды и цестоды) и турбеллярий некоторых групп (Macrostomida, Lecithorhithelata, Chonhabdosoela). Этот тип протонефридального органа наиболее близок к исходной гипотетической форме цистоцитов, предложенной Кюммелем (Kümmel, 1958).

Общая характерная особенность экскреторной системы почти всех изученных нами цестод заключается в присутствии на их внутренней поверхности осудов (капилляров, собирательных канальцев и более крупных продольных и поперечных каналов) большого числа регулярно расположенных микроворсинок двух типов. Микроворсинки своеобразного строения имеются не только на внутренней стенке экскреторных сосудов плероцеркоидов и половозрелых червей, но и у процеркоидов всех исследованных цестод.

У плоских червей других групп в отличие от цестод микроворсинки локализованы на отдельных небольших участках экскреторных сосудов, а чаще вовсе не встречаются. Так, показано, что в капиллярах моногеней *Polystomoides chalyi* микроворсинки отсутствуют, стенки сосудов образуют пластинчатые выросты. У асидогастриды *Multicotyle* в капилляре, отходящем от терминальной трубки, обнаружены узкие короткие пластинки. В более крупных сосудах, включая главные каналы, вместо микроворсинок присутствуют широкие пластинчатые выросты поверхностной мембраны, глубоко проникающие в полость канала (Rohde, 1971).

Строение стенки экскреторных сосудов трематод существенно отличается от такового цестод. Настоящие микроворсинки у них отсутствуют во всех осудах, кроме терминальной области канальцев, в которых обнаружены булавовидные микроворсинки (Wilson, 1969). На стенках экскреторных каналов высшей *Schistosoma mansoni*, метациеркарии *Diplostomum* и церкарии *Tetrapyllostoma* найдены выросты в виде пластин, внедряющиеся в просвет сосудов (Rohde, 1971).

Наряду с мерцательным пламенем ресничных клеток у ряда плоских червей в протонефридальных каналах встречается другой тип ресничного аппарата — «проталкивающее» или «прогоняющее» ресничное пламя (Treibenwirperflammen) (Reisinger, 1968). Оно представлено отдельными ресничками или пучками ресничек, закрепленными в стенках каналов. Пучки ресничек распределены неравномерно, своим движением они гонят жидкость по сосудам. У некоторых турбеллярий (отдельные виды *Polycladida*, *Catenulida*, *Prolecithophora* и *Tricladida*) стенки крупных каналов одеты сплошным покровом ресничек. У турбеллярий *Baikaractia* (*Prolecithophora*) реснички располагаются тремя продольными рядами (Иванов, Мамкаев, 1973). В стенке каналов многих турбеллярий (*Neorhabdosoela*, *Prolecithophora*), у асидогастриды видов скреблей, гастротрих и киноринхов имеются пучки или отдельные реснички (Иванов, Мамкаев, 1973). В крупных экскреторных каналах асидогастриды *Multicotyle* также описано большое число ресничных пучков, корни которых глубоко внедряются в стенку (Rohde, 1972). Наличие ресничек не отмечено в стенке капилляров протонефридальной системы низших цестод большой группы, исследованных нами; реснички ни в одном случае не были выявлены, не обнаружены они также и у изученных высших цестод (Morseth, 1967; Неллс, 1969).

Таким образом, отличительными чертами морфологии протонефридальной системы цестод могут служить следующие признаки: наличие у большинства из них двух пар главных продольных каналов и сети поперечных сосудов, для

цестод некоторых групп — увеличение числа протоков, присутствие многочисленных комиссур, способствующих слинию в единую протонефридальную систему. Для цестод почти всех групп характерно появление микроворсинок во всех сосудах — от мелких капилляров до крупных экскреторных каналов.

Протонефридальная система, впервые появляющаяся у турбеллярий, функционирует в дальнейшем у представителей всех классов паразитических плоских червей. Исходная и основная функция протонефридальной системы турбеллярий заключается в регуляции осмотического давления внутри организма, при этом избыток воды выводится через каналы (Westblad, 1922). Следующий этап развития этой системы связан со становлением выделительной функции. Следует отметить, что экспериментальные данные об осморегуляторной и экскреторной деятельности протонефридальной системы у плоских и в особенности паразитических червей крайне ограничены и требуют детального изучения.

Наряду с протонефридальной системой у некоторых трематод выявлена резервная (вторичная) система и паранефридальный шлестус. Однако морфологически и, вероятно, функционально эта система не имеет ничего общего с подлинной экскреторной системой (Судариков, 1959; Гинецинская, 1968). Показано, что паранефридальный шлестус ответствен за анаэробный гликолиз и экскрецию липидов.

Что касается функций протонефридальной системы у цестод, то мы считаем, что она заключается не столько в осморегуляции и экскреции, сколько в распределении питательных веществ и продуктов метаболизма. По всей вероятности, у них произошла частичная смена функций этой системы, что связано с адаптацией цестод к паразитизму. Обычные функции протонефридальной системы у цестод — поддержание водно-солевого обмена и выведение продуктов метаболизма выполняются при активном участии покровов тела.

3.5. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ ИЗВЕСТКОВЫХ ТЕЛ

Образование известковых тел совпадает с окончательным формированием протонефридальной системы и происходит на завершающем этапе развития процеркоидов. Число и размеры этих тел на начальных этапах их формирования невелики и увеличиваются с ростом процеркоида. В процеркоидах *T. podilovus* число известковых тел достигает 55—60, размер — 5—11 мкм. Более крупные тела (до 20 мкм) обнаружены у *T. meridionalis*, причем число их варьирует от 15 до 40 (Кушнерман, 1973). Известковые тела локализируются преимущественно в периферической паренхиме, чаще всего среди покровных клеток тегумента, вблизи от плазматических клеток нефридальной системы. По своему строению и генезису известковые тела процеркоидов разных видов псевдофилидных цестод сходны между собой. Раньше считалось, что известковые тела у процеркоида *T. podilovus* лежат вдоль главных экскреторных сосудов и связаны с ними тонкими канальцами (Michajlow, 1934). Однако наши электронно-микроскопические исследования не подтвердили этого предположения.

Известковые тела встречаются не только у процеркоидов, но и у плероцеркоидов и взрослых цестод. Несмотря на большой интерес к ним, вопрос об образовании и роли этих тел в организме цестод до сих пор до конца не выяснен. Их генезис и функции обсуждаются в ряде работ (Brand et al., 1960, 1969; Тимофеев, 1964a; Nieland, Brand, 1969; Brand, 1972; Chowdhury, De Rycke, 1977; Baron, Appleton, 1977).

Формирование известковых тел детально прослежено В. А. Тимофеевым (1964a) у плероцеркоидов и половозрелых форм *Schistocephalus pungitii*. Им показано, что они развиваются в специализированной известковой клетке, цитоплазма которой значительно вакуолизирована. Предполагается, что эти вакуоли, сливаясь, образуют обширную полость, в которой начинается формирование известкового тела. В этой полости накапливается некоторое количество гранул, микропузырьков и тяжей, которые становятся центрами петрификации. Обычно таких центров несколько, вокруг них группируются минеральные гранулы, образующие concentрические окружности. Рост известковых тел сопро-

наблюдается увеличением их числа и продолжается до достижения ими размеров данной клетки. Периферический слой известковой гранулы более плотный, чем ее центральный слой.

Исследование ультраструктуры и образования известковых тел у другого вида рода *Schistoscephalus* — *S. pungitii* на плероцеркоидной и взрослой фазах, проведенное нами, показало полное соответствие этапам развития известковых тел, указанное для *S. solidus* Тимофеевым (1964а). Было зарегистрировано отложение минеральных веществ в виде концентрических окружностей вокруг центров петрификаций, рост известковых конкреций, постепенное уплотнение наружных слоев и достижение ими размеров клеток, в которых они формируются. У половозрелых форм *S. solidus* образования известковых тел не наблюдается. Они или полностью разрушены, или находятся на стадии разрушения (рис. 78).

В состав известковых тел цестод разных видов входят кальций, магний, фосфор и др. В известковых телах содержатся в основном фосфаты и в меньшей степени карбонаты (Brand, 1972). Относительно функциональной роли этих тел нет единого мнения. По представлениям некоторых авторов известковые тела — специализированные клетки, накапливающие продукты экскреции организма (Joyeux, Baer, 1961). Одновременно они способны нейтрализовать вредное действие кислой среды желудка хозяина при прохождении через него личинок паразита (Тимофеев, 1964а; Brand, 1972). Косвенным доказательством участия известковых тел в нейтрализации кислой среды желудка при переходе в другого хозяина служат значительное уменьшение их числа и глубокие деструктивные изменения структуры. Вероятно, известковые тела образуются как продукты экскреции и в свою очередь служат для нейтрализации среды желудка хозяина.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ НЕРВНОГО АППАРАТА НИЗШИХ ЦЕСТОД И НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕГО ЭВОЛЮЦИИ

Анатомия нервной системы цестод изучалась преимущественно зоологами прошлого века, что нашло отражение в ряде трудов (Fühmann, 1930—1931; Joueux, Baer, 1964; Bullock, Harridge, 1965). И хотя изучение этой системы проводилось многократно с использованием классических методов (импрегнация серебром и окраска метиленовым синим), полученные данные, однако, были фрагментарны, во многом устарели и подвергаются сомнению главным образом из-за несовершенства применяемых методов исследования. Сложность выявления даже крупных нервных стволов в связи с отсутствием вокруг них оболочек автентично затрудняло изучение всего нервного аппарата цестод, которое ограничивалось обычно лишь его центральными областями (Bullock, Harridge, 1965). Отсутствие специальных методов выявления нервной системы значительно задержало ее исследование.

Использование гистохимической реакции на холинэстеразы — ферменты, топографически связанные с нервной системой, оказалось весьма эффективным методом изучения ее строения у целого ряда животных (Gerebtzoff, 1959). Успешное применение различных методов определения холинэстераз значительно продвинуло исследование нервного аппарата и у плоских червей (Котикова, 1967, 1971). Такие исследования были проведены на представителях турбеллярий, трематод, моногней и цестод (Котикова, 1976, 1977, 1980; Ramisz, Szankowska, 1970; Мамкаев, Котикова, 1972, и др.).

Сравнительное изучение нервной системы цестод как наиболее специализированной группы эндопаразитических червей представляет большой интерес, особенно в связи с многообразием морфологии их сколекса и стробилы, что дает основание ожидать значительные различия в строении этой системы. Существенное значение имеет также сопоставление нервной системы цестод с таковой свободноживущих турбеллярий и других групп паразитических червей (трематод, моногней) для понимания особенностей ее эволюции.

С помощью методов выявления холинэстераз изучено строение нервного аппарата представителей 6 отрядов цестод (Котикова, 1971, 1979). Позднее более полное аналогичное исследование было выполнено на представителях 6 семейств цестод отряда Pseudophyllidea: Triaenophoridae, Amphicotyliidae, Syatocerphalidae, Ligulidae, Diphylobothriidae, Bothriocephalidae (Котикова, Куперман, 1975, 1977, 1978а, 1978б). До последнего времени большинство исследований касались взрослых форм, работы по нервной системе личиночных стадий были единичны. Между тем развитие этой системы в онтогенезе представляет несомненный интерес. В связи с этим на примере трех видов псевдофиллидных цестод (*T. nodulosus*, *E. rugosum*, *D. latum*) был изучен нервный аппарат на всех фазах онтогенеза червей — онкосфера, процеркоид, плероцеркоид и взрослый (Котикова, Куперман, 1977, 1978а). Строение центральной и периферической нервной системы Pseudophyllidea изучалось на тотальных препаратах и поперечных срезах посредством выявления холинэстераз гистохимическим методом Жеребцова (Gerebtzoff, 1959).

4.1. РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НА РАННИХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

Развитие нервной системы изучено на разных стадиях онтогенеза псевдофиллидных цестод *T. nodulosus*, *E. rugosum*, *E. salvelini*, *D. latum*, *D. dendriticum*.

Онкосфера. Холинэстераза выявлена в онкосфере корацидия *T. nodulosus* в виде скопления фермента в области крючков. Форма этих скоплений варьи-

ругот от округлой до неправильной (рис. 80, а). Аналогичная картина распределения холинэстеразы наблюдается в онкосферах другого вида — *D. latum*. В онкосфере лич *E. riosum* и *E. salvelini* также выявлено скопление этого фермента в расширенной части личинки в виде пятна округлой или удлиненной формы, расположенного в области крючков. Этот фермент связан, по-видимому, с началом нервной системы цестод.

На основе изучения ультратонкого строения онкосферы *Hymenolepis nana* впервые получено доказательство существования нервных клеток в онкосфере цестод и дано их описание (Fairweather, Threadgold, 1981). Клетки паразитодегидрофугинополжительны и показывают высокий уровень секреторной активности. Это подтверждается наличием большого количества секреторного материала, заключенного в везикулы с электронно-плотной сердцевинкой, и секреторных гранул, образованных с помощью аппарата Гольджи в перикарионе. Нервные клетки отличаются от клеток других типов в онкосфере синтезированием секрета, заключенного в везикулы, и наличием одного или нескольких нейтронов, отходящих от перикариона и содержащих такого же рода везикулы. Везикулы транспортируются по аксонам, скапливаются в специализированных утолщениях на концах, которые образуют контакты с мышечными клетками. Эти клетки рассматриваются как нейросекреторные. Нервные клетки локализованы в середине и ближе к задней области онкосферы, рядом с крючками и мышечными клетками. Наиболее вероятная функция нейросекреторных клеток онкосферы — моторная, стимулирующая и контролирующая движение онкосферы во время выталкивания и проникновения в хозяина. Предполагается также, что нейросекрет может оказывать более общее гормоноподобное влияние на эмбриогенез цестод, контролируя рост, развитие и дифференциацию разных типов соматических клеток из эмбриональных (Fairweather, Threadgold, 1981).

Процеркоид. Эта стадия развития оказалась наиболее сложной для исследования, что обусловлено наличием в средней части личинки участка интенсивно движущихся клеток с высокой активностью холинэстеразы.

В связи с тем, что в дальнейшем этот участок не связан с развитием нервной системы, можно предположить, что холинэстеразная активность в этой области объясняется другими причинами.

Для процеркоида *T. nodulosus*, сколекс которого не сформирован, характерна нервная система ортогонального типа, представленная тремя парами продольных нервных стволов, соединенных поперечными комиссурами. Самые мощные из них — боковые, объединенные на заднем конце тела. Кроме того, они связаны редкими поперечными комиссурами, число которых (от 3 до 7) зависит от размеров процеркоида. Толщина комиссуры соответствует дорсальным и вентральным продольным стволам, которые удалось проследить только в переднем отделе тела. В церкомаре холинэстераза не обнаружена, по-видимому, нервные окончания в нем отсутствуют.

У процеркоида *E. salvelini* (длина 0.35 мм) обнаружено также 3 пары продольных стволов — дорсальные, вентральные и латеральные — с одинаковой толщиной на всем протяжении. Они проходят через все тело личинки и соединяются комиссурой на переднем конце (рис. 81, а).

Плероцеркоид. Развитие плероцеркоида *T. nodulosus* в промежуточном хозяине продолжается около 40 сут (Куперман, 1973). К этому времени заканчивается формирование сколекса с двумя псевдоботриями и двумя парами крючков (Куперман, 1973). Плероцеркоиды *T. nodulosus* в возрасте 10 сут обладают нервной системой ортогонального типа, которая представлена 3 парами продольных нервных стволов, связанных кольцевыми комиссурами, равномерно распределенными по всей длине тела (Котикова, Куперман, 1977). Как и у процеркоида, самыми мощными остаются боковые нервные стволы, соединенные друг с другом на заднем конце тела, где к ним подходит дорсальные и вентральные стволы. Все они связаны между собой кольцевыми комиссурами, число которых даже у самых молодых плероцеркоидов больше, чем у процеркоидов. Плероцеркоиды этого вида в возрасте 20 сут имеют тот же тип нервной системы, но содержат уже 5 пар продольных нервных стволов. На этой стадии появляются 2 пары сопровождающих стволов (рис. 80, б). Они расположены латерально

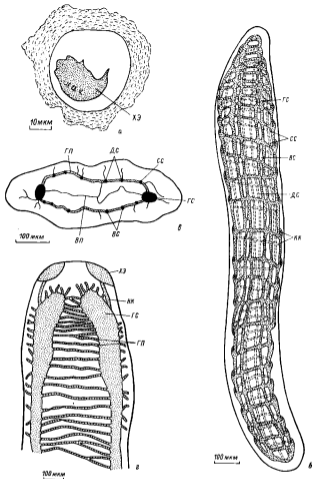


Рис. 80. Схема развития нервного аппарата *T. polydora* в онтогенезе. (По: Котикова, Курбаня, 1977).

а — колонистераля в области зрелых ооцестов гонадии; б — нервный аппарат 20-дневного личинки; в — главные боковые стволы в спинном мозге взрослого *T. polydora*; г — нервный аппарат взрослого *T. polydora* в задней части тела. ХЭ — ооцесты колонистераля; ГС — главный боковой нервный ствол; ДС — дорсальный нервный ствол; ВС — вентральный нервный ствол; СС — супраэзофагальный нервный ствол; АК — кольцевая комиссура; ГП — грубый нервный пlexus; ВП — внутренний нервный пlexus; КК — нервы, идущие к зрелым.

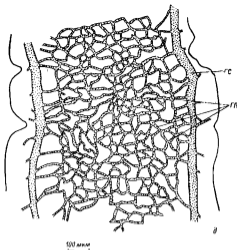


Рис. 80 (продолжение).

по отношению к главным стволам и отходят от их слегка расширенных концов. У мелких плероцеркоидов (2—3 мм) эти стволы можно проследить лишь в передней части тела.

Образование новых продольных стволов начинается, по-видимому, на переднем конце тела плероцеркоидов. Число кольцевых комиссур определяется размерами личинок. Эти комиссуры располагаются почти равномерно по всей длине особи, сгущаясь на переднем конце. Эти комиссуры рассматриваются как пучки грубого нервного плексуса, правильность в расположении которых нарушается при дальнейшем развитии плероцеркоидов (Котлякова, Куперман, 1977).

У полностью сформированных плероцеркоидов *T. nodulosis*, способных к инвазивному окончательного хозяина, основные элементы нервного аппарата находятся на одном уровне, т. е. на границе кортикальной и медуллярной паренхимы. На этой стадии плероцеркоиды имеют сформированный сколекс, в котором выделяется лишь 5 пар продольных нервных стволов: главные боковые, 2 пары сопровождающих, дорсальные и вентральные. Псевдотри сколекса иннервируются густой сетью нервных волокон. Интенсивное скопление холинэстеразы отмечено по нижнему краю псевдотри и в области крючьев. От главных стволов и крючьям подходят короткие веточки. В очень коротком шейном отделе имеется только 5 пар продольных стволов. В теле плероцеркоидов выявляются две дополнительные пары стволов: дорсальные и вентральные, в результате чего общее число их достигает 7 пар (рис. 80, в). Эти стволы сохраняются на протяжении всей личинки (максимальная ширина — 1 мм).

У сформированных плероцеркоидов нервные стволы часто разветвляются, образуя короткие боковые ветви, которые затем соединяются в один продольный ствол. Кроме грубого нервного плексуса, впервые у cestод выявлен и так называемый внутренний плексус (Котлякова, 1976), проходящий через медуллярную паренхиму и связывающий два главных боковых ствола. Внутренний нервный плексус состоит из редких волокон, соответствующих по толщине петлям грубого плексуса. Можно предположить, что его функция состоит в иннервации внутренних органов.

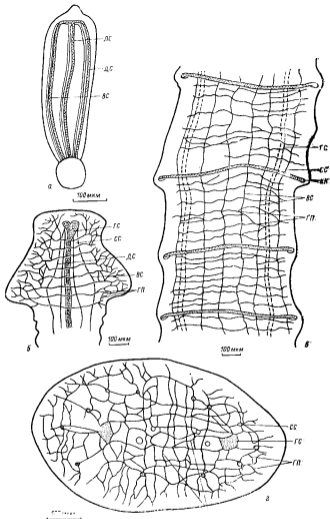


Рис. 81. Схема строения первого аппарата цестод рода *Eubothrium*. (По: Котикова, Куперман, 1978а).

а — нервный аппарат prepupa *E. zaitzevi*. Вид сбоку; б — нервный аппарат взрослого *E. zaitzevi*; в — anteriorный аппарат передней части стробилы *E. zaitzevi* с вентральной стороны; г — поперечный срез в задней части стробилы короткого *E. tyadomi*; ДС — латеральный нервный ствол. Остальные обозначения как на рис. 80.

У молодых плероцеркоидов *E. rugosum* и *E. salvelini* длиной 1 мм нервная система представлена 5 парами продольных нервных стволов, связанных кольцевыми комиссурами. Наиболее развиты главные боковые стволы, менее мощные — дорсальные и вентральные и, наконец, самые слабые — 2 пары сопровождающих нервных стволов, появляющихся только на стадии плероцеркоида. Число кольцевых комиссур у них варьирует от 14 до 16 и определяется размерами тела личинки. Комиссуры по толщине соответствуют сопровождающим стволам. Почти все элементы нервной аппаратуры плероцеркоидов залегают на одном уровне, на границе кортикальной и медуллярной паренхимы. Несколько глубже остальные располагаются главные боковые стволы (Котикова, Куперман, 1978а).

Первый аппарат полностью сформированных плероцеркоидов *D. dendriticum* из внутренних органов нерки образован продольными нервными стволами, число которых меняется от переднего конца тела к заднему. Между собой они связаны поперечными нитями грубого нервного плексуса, равномерно распределенными по всей длине плероцеркоида.

Сколлекс плероцеркоидов иннервируется 5 парами продольных нервных стволов, как и у видов *Triacanthophorus* и *Eubothrium*. У *D. dendriticum*, однако, главные нервные продольные стволы несколько усилены в передней части и попарно соединены между собой. Остальные 4 пары подходит к ним (рис. 82, а). Кроме того, поверхностный слой сколекса и ботрии снабжены густой сетью нервных волокон. В передней части тела число стволов возрастает до 7 пар, в средней — самой широкой — до 11 пар, а в задней части число их снижается до 6 пар. Главные продольные стволы погружены в центральную паренхиму, как и у *Eubothrium*, и соединяются между собой на заднем конце тела. Все остальные стволы связаны почти параллельно идущими поперечными нитями грубого нервного плексуса, равномерно распределенными по всей длине личинки. Прослеживается четкая постоянная связь главных боковых с другими продольными стволами, осуществляемая внутренним нервным плексусом.

Общий план строения нервной аппаратуры плероцеркоидов *D. latum* длиной 5—6 мм совпадает с таковым у *D. dendriticum*. Число продольных стволов у нервы варьирует от 5 до 13 пар, а поперечные нити грубого нервного плексуса у *D. latum* более тонкие и представлены меньшим числом, чем у *D. dendriticum*.

Таким образом, выявлены следующие закономерности развития нервной аппаратуры у псевдофиляцидных цестод в онтогенезе. В онкосфере юранияца зачаток нервной системы, судя по холинэстеразной активности, представляет собой скопление нервных клеток. На стадии процеркоида возникает ортогональная нервная система с 3 парами продольных нервных стволов. У плероцеркоида происходит увеличение количества стволов от 5 до 13 пар и развитие как грубого, так и внутреннего нервного плексусов, а также формирование нервной системы сколекса.

Исходя из строения нервной системы у процеркоидов *Triacanthophoridae* и *Amplicotyphidae*, за исходное состояние ее можно принять хорошо развитый ортогон с 3 парами продольных нервных стволов.

4.2. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ВЗРОСЛЫХ ЦЕСТОД

Материалом для исследования служили взрослые цестоды из 6 семейств отряда *Pseudophyllidea*, собранные из кишечника их окончательных хозяев — рыб, птиц, млекопитающих (Котикова, Куперман, 1975, 1977, 1978а, 1978б). Для цестод всех исследованных видов характерна нервная система ортогонального типа, представленная мозговым ганглием в сколексе, с парой главных продольных и различным количеством дополнительных продольных стволов, соединенных кольцевыми комиссурами и 3 нервными плексусами.

Сем. *Triacanthophoridae*. У взрослых цестод *T. nodulosus* нервная система почти идентична таковой у полностью сформированных плероцеркоидов. Имеются лишь вторичные изменения, связанные в основном с развитием половой системы.

Нервная система представлена 7 парами продольных нервных стволов, соединенных густой сетью грубого волокнистого нервного плексуса. Между головными стволами располагается внутренний плексус. В передней части сколекса главные нервные стволы слегка утолщаются, и к ним подходит 2 пары сопровождающих стволов — дорсальные и вентральные. Вся поверхность сколекса иннервируется сетью нервных волокон. Скопление холинэстеразы обнаружено как по краям ботрий, так и в центральной части сколекса, а именно в области крючьев. Сюда подходит пара нервных стволов, берущих свое начало от главных боковых (рис. 80, з). Следует отметить, что одновременно с развитием полой системы в задней части стробилы все нервные стволы, кроме главных, полностью утрачивают продольную ориентацию, так что между главными стволами различима только неправильная, очень густая сеть нервного плексуса (рис. 80, д).

Все элементы центральной нервной системы *T. lodoloxi* как на личиночной стадии, так и у взрослых червей закладываются на одном уровне — на границе кортикальной и медуллярной паренхимы. Лишь внутренний плексус лежит в медуллярной паренхиме. Возможно, это наиболее примитивное состояние нервного аппарата у псевдофилидных цестод.

Сем. Amphicotylidae. Нервная система взрослых червей видов рода *Eubothrium* (*E. rugosum*, *E. salvelini*, *E. crassum*, *E. vittevitellatus*) состоит из различного числа продольных нервных стволов, соединенных кольцевыми комиссурами. В сколексе их, как и у плероцеркоидов *Eubothrium*, имеются 5 пар продольных нервных стволов. Наиболее мощные из них — главные боковые в переднем конце сколекса раздваиваются и образуют 4 небольших ганглия (рис. 81, б). Они соединены кольцевой комиссурой, и к каждому подходит соответственно сопровождающий, дорсальный или вентральный нервные стволы. Сопровождающие стволы залегают очень близко к поверхности сколекса, тогда как дорсальные и вентральные слегка погружены. Между стволами локализируются редкие нити грубого нервного плексуса. Очень густая плексусная сеть иннервирует сколекс и ботрии. Грубый нервный плексус в стробиле образован продольными и поперечными волокнами, соединяющими продольные стволы, кроме главных боковых. Он расположен субмускулярию и имеет вид крупноячеистой сети (рис. 81, з). Внутренний нервный плексус представлен тяжами, лежащими в медуллярной паренхиме и соединяющими главные нервные стволы. Максимального развития он достигает в половозрелых проглоттидах (рис. 81, а).

Главные боковые стволы залегают в медуллярной паренхиме, а все остальные, как и у плероцеркоидов, на границе кортикальной и медуллярной. Число продольных стволов у исследованных видов *Eubothrium* различно. Так, у *E. salvelini* и *E. vittevitellatus* зарегистрировано 7 пар продольных стволов, а у *E. crassum* — 9 пар при одинаковой у всех 3 видов ширине проглоттид (0.75 мм). Однако с увеличением ширины стробилы число стволов возрастает. Так у *E. salvelini* при максимальной ширине члеников (3 мм) количество продольных стволов достигает 17 пар.

Начиная с шейного отдела, в задней части каждой проглоттиды располагается кольцевая комиссура. В передней и средней частях стробилы *E. rugosum* и *E. salvelini* обнаружены, кроме того, 1—2 новые кольцевые комиссуры. У *E. crassum* ранее была обнаружена в стробиле лишь одна пара главных латеральных продольных стволов, залегающих во внутренней паренхиме; в сколексе отмечалась та же пара стволов, заканчивающихся церебральными ганглиями (Rawson, 1957). Подобные описания строения нервной системы встречаются довольно часто и относительно других цестод.

Сем. Diphylobothriidae. Нервный аппарат сколексов взрослых цестод *D. latum* и *D. dendriticum* построен одинаково и мало чем отличается от такового у плероцеркоидов этих видов. Лишь ботрии иннервируются более густой мелкоячеистой сетью грубого нервного плексуса. У *D. latum* в месте перехода сколекса в шейку насчитывается до 9 пар стволов, т. е. количество стволов здесь нарастает значительно быстрее, чем у *Eubothrium*. При переходе шейки в стробилу при той же ширине число стволов остается прежним, лишь с последующим увеличением ширины проглоттид это число начинает увеличиваться. При максим-

мальной ширине стробилы (15 мм) насчитывается 35 пар продольных стволов. Главные боковые стволы глубоко погружаются в паренхиму и постепенно сменяются по направлению к середине тела. В передней части стробилы продольные нервные стволы и поперечные волокна грубого нервного плексуса идут

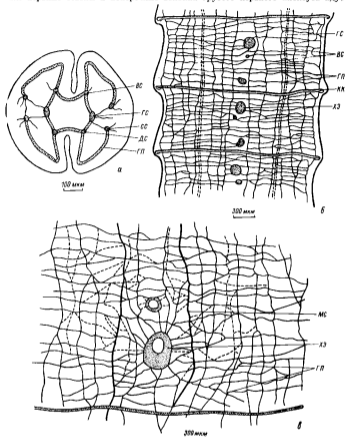


Рис. 82. Схема строения нервного аппарата цестод рода *Diphyllotothrium*. (По: Котикова, Кулерман, 1978а).

а — поперечный срез сфинкса цестодоронды *D. dendriticum*; б — нервный аппарат средней части стробилы *D. dendriticum* с вентральной стороны; в — нервный аппарат центральной части стробилы *D. bitum* с вентральной стороны. МС — желваками нервного ствола. Остальные обозначения как на рис. 80.

перпендикулярно друг другу. Эта регулярность нарушается в задних члениках (рис. 82, б). Следует отметить, что в центральной части стробилы между главными боковыми стволами наблюдается большое количество элементов нервного аппарата, связанное, вероятно, с развитием половой системы.

Продольные стволы соединяются в задних частях проглоттид кольцевыми комиссурами. От тяжелой грубого нервного плексуса и особенно от кольцевых комиссур под углом к поверхности тела отходят многочисленные нервные волокна. В tegumentе отмечено скопление холинэстеразы. На поперечных срезах хорошо прослеживается внутренний плексус, связывающий главные боковые стволы между собой, а также дорсальные продольные стволы с вентральными, вероятно, обеспечивая иннервацию внутренних органов и целостность нервной системы. Количество нервных стволов и степень развития нервных элементов у *Diphyllobothrium* заметно меняются от переднего конца тела к заднему, что явно связано с увеличением объема члеников, прежде всего их ширины.

У взрослых *D. dendriticum* из разных хозяев максимальная ширина стробилы и число продольных нервных стволов в плексусе варьируется. У молодых, еще не расчленившихся цестод шириной до 1 мм из кишечника краснозобой гагари число нервных стволов — 10 пар, у половозрелых цестод (ширина 2.5 мм) из кишечника озерной чайки — 14 пар (рис. 82, а), у цестод (ширина 19 мм) из кишечника собаки — 28 пар, у червей (ширина 19 мм) из кишечника медведя — 60 пар. Наряду с этим при одинаковой ширине стробилы у цестод одного вида из разных хозяев иногда обнаруживается различное количество продольных нервных стволов.

Морфологические данные по строению нервной системы плероцеркнодов и взрослых форм *D. dendriticum*, полученные нами путем выщелачивания холинэстеразы (Котикова, Куперман, 1978а), согласуются с результатами исследования цестод этого вида, проведенными ранее с использованием других гистохимических и гистологических методов (Ohman-James, 1968; Bonsdorff et al., 1971).

Сем. Ligulidae. Общий план строения нервной системы лигулид сходен с таковым у других представителей исследованных псевдофиляридных цестод. Основные особенности этой системы у лигулид связаны с тем, что у них отсутствует четко обособленный сколекс. Нервный аппарат *Schistocephalus solidus* по структуре формируется уже на стадии плероцеркнода, одновременно с завершением морфогенеза червей в целом. У взрослых особей отмечается лишь увеличение числа продольных стволов, которое связано с разрастанием стробилы и ширину (Котикова, Куперман, 1978б).

Главные боковые продольные стволы на переднем конце тела разрастаются и соединяются между собой, кроме того, они связаны дорсальной и вентральной комиссурами (рис. 83, а, б). Толщина стволов на переднем конце тела в 4–5 раз больше, чем в области стробилы. Остальные продольные стволы подходят к главным на переднем конце тела. Число их колеблется от 10 до 12 пар, что зависит от ширины этой части тела. По направлению к средней части тела наблюдается постепенное увеличение числа продольных стволов. У взрослых червей, ширина проглоттид которых достигает 10 мм, число стволов равно 50 парам. В каудальном направлении происходит постепенное уменьшение их числа, а в хвостовой части, ширина которой 0.8 мм, их только 8 пар (рис. 83, а). Главные продольные стволы глубоко погружены в центральную паренхиму, тогда как остальные залегают на границе периферической и центральной паренхимы. Заднюю область каждой проглоттиды пересекает кольцевая комиссура.

У *S. solidus* различают 3 плексуса: тонкий поверхностный (субэпителиальный) и 2 других, основных, из более длинных волокон — грубый (субмускулярный) и внутренний (медулярный) (рис. 83, а). Все эти плексусы образуют единую сетчатую систему. Внутренний нервный плексус залегают в центральной паренхиме и связывает главные продольные стволы между собой и со стволами субмускулярного (грубого) нервного плексуса. Субмускулярный волокнистый плексус занимает толщину кортикальной паренхимы, вплоть до границы с медулярной. Он имеет вид ичешистой сети, образованной продольными нервными стволами. В заднем отделе правильность расположения стволов нарушается, а густота поперечных волокон возрастает. Нервная система этого участка имеет вид мелкоячеистой сети, плотность внутреннего и субмускулярного плексусов одинакова (рис. 83, а). Самый тонкий поверхностный плексус располагается под кожей (рис. 83, б). Число нитей этого плексуса на единицу поверхности больше, чем у субмускулярного. Особенно густой поверхностный плексус наблюдается в задних областях каждой проглоттиды.

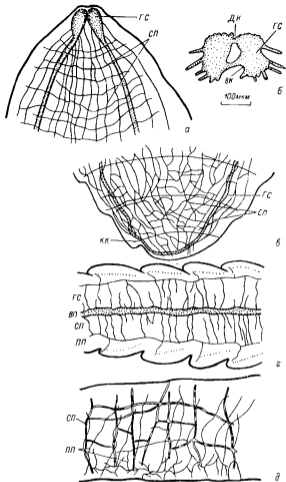


Рис. 83. Схема строения нервного аппарата планарии *S. solidus*. (По: Котикова, Куперман, 1978б).

а — передний конец тела; б — поперечный срез главных продольных стволов в анимальной области; в — видный конец тела; г — продольный срез боковой части стробилы; д — продольный срез центральной части стробилы. ВН — вентральная комиссура; ДН — дорсальная комиссура; СП — субмуеллярный нервный ствол; ПП — поверхностный плексус. Остальные обозначения даны на рис. 80.

Сем. Cyathocephalidae. Нерасчленившиеся цестоды с четко обособленными головками — *Cyathocephalus truncatus* и *Bothriomus sturionis* (*Diplocotyle olrikii*). У *C. truncatus* сколекс имеет форму глубокой воронки с простым присасывательным углублением, у *B. sturionis* — маленький сферический сколекс, в терминальную часть которого открываются два отделенных друг от друга бокаловидных присасывательных углубления (Котикова, Куперман, 1978б).

Главные боковые стволы в области шейки раздваиваются и расходятся. У *C. truncatus* в апикальной части воронки сколекса они заканчиваются четырьмя расширенными ганглиозными скоплениями, связанными воедино нервным кольцом. Как внутренняя, так и наружная поверхность воронки иннервируются густой сетью нервных волокон. Наружная поверхность имеет нервные стволы, входящие в состав субмышечного нервного плексуса. В апикальной части воронки их насчитывается 22 пары, в области шейки — 17, в стробиле — от 15 до 24 пары.

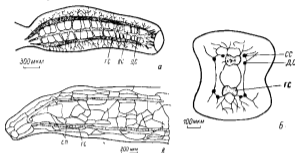


Рис. 84. Схемы строения нервного аппарата *B. scorpii* и *B. sturionis*. (По: Котикова, Куперман, 1978б).

а — сколекс *B. scorpii* (вид сбоку); б — поперечный среза сколекса *B. scorpii*; в — задний конец тела *B. sturionis*. Остальные обозначения как на рис. 80 и 83.

В сколексе *B. sturionis*, как и у других псевдофиляридных цестод, проходит 5 пар нервных стволов. Оба присасывательных углубления сколекса иннервируются 10 продольными нервными стволами. В стробиле шириной от 1,2 до 2 мм насчитывается 14 пар продольных стволов. В задней части тела, где правильность расположения продольных стволов исчезает, развита сеть субмышечного нервного плексуса (рис. 84, в). В центральную паренхиму погружены только главные боковые стволы, все остальные остаются на периферии. У обоих видов этого семейства отчетливо различаются 3 нервных плексуса, уже описанных выше. Для *B. sturionis* ранее были отмечены только главные продольные стволы и субмышечная система продольных нервных тяжей (Burt, Sandeman, 1974).

Сем. Bothrioccephalidae. Сколекс *B. scorpii* иннервируется 5 парами продольных стволов, главные боковые наиболее развиты (рис. 84, а, б). В апикальной части сколекса они расходятся, а к их вершинам подходит соответственно сопроводжающий и дорсальный или вентральный стволы. Поверхность сколекса иннервируется мощным нервным сплетением (Котикова, Куперман, 1978б). Из сколекса в стробилу проходят, не прерываясь, те же 5 пар стволов, из которых главные боковые глубоко погружаются в центральную паренхиму; все остальные расположены в периферической ее области. Независимо от ширины стробила число продольных стволов постоянно и равно 5 парам. Такое количество стволов в стробиле свойственно, по-видимому, всем представителям сем. Bothrioccephalidae (Fuhrmann, 1930—1931; Joyeux, Baer, 1961). В задней части каждой проглоттиды проходит мощная кольцевая комиссура. Как и у других исследованных видов, у *B. scorpii* имеется 3 нервных плексуса.

Таким образом, нервная система исследованных цестод ортогонального типа. Ее основными частями являются мозговые ганглии в сколексе, параэпидиальных главных продольных нервных стволов и различное число дополнительных продольных стволов, связанных кольцевыми комиссурами. При перерезании главных стволов с кольцевыми комиссурами на переднем конце тела (в сколексе) образуются ганглии. Три нервных плексуса формируют единую нервную сеть, пронизывающую всю стробилу цестод. Главные боковые нервные стволы обычно погружены в медуллярную паренхиму. Число продольных стволов, входящих в состав субмускулярного плексуса, различно; все они залегают на границе кортикальной и медуллярной паренхимы.

Характерная для турбеллярий нервная система, состоящая из 3 пар стволов, у псевдофиллидных цестод сохраняется только на стадии процеркоида. У плероцеркоидов и взрослых форм число их увеличивается сначала до 5 пар и сокращается почти для всех сколексов цестод. Что касается стробилы, то у цестод многих видов наблюдается хорошо выраженная тенденция к увеличению числа стволов от 5 до 60 пар, что находится в прямой зависимости от объема тела червей и в первую очередь — от их ширины.

4.3. УЛЬТРАСТРУКТУРА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Специальные исследования ультраструктуры нервной системы цестод немногочисленны и охватывают небольшое число видов. Имеющиеся данные обобщены в монографии А. И. Голубева (1982), посвященной сравнительному анализу ультраструктурного строения нервной системы представителей всех типов червей.

У цестод трех отрядов — *Pelichnibothrium spectosum* (Tetraphyllidae), *Digenima interrupta* (Pseudophyllidae) и *Dipylidium caninum* (Cyclophyllidae) выделены 3 типа нейронов — униполярные, биполярные и ложномультиполярные (Голубев, Капанова, 1975, 1976; Голубев, 1982). Униполярные и ложномультиполярные нейроны встречаются в церебральных ганглиях и соединяющей их комиссуре, биполярные — чаще в мелких ганглиях инвазивного нервного кольца сколекса и в боковых нервных стволах. Нейроны располагаются на периферии церебральных ганглиев и объединяющей их комиссуры весьма редко и неравномерно. Центральная область этих образований заполнена многочисленными отростками нервных клеток, образующих между собой синаптические контакты в форме нейронидов. Продольные нервные стволы построены по такой же схеме, но отростки нейронов скопированы в них плотнее, чем в ганглиях (Burt, Sandeman, 1974; Webb, Davey, 1975, 1976).

Характерной особенностью нервных клеток паразитических плоских червей (многочервей, трематод, цестод) является сильная изрезанность их нейроплазмы глубокими впадениями плазматической мембраны, достигающая наибольшего развития у цестод. Крайняя степень изрезанности нейронов наблюдается у плероцеркоидов *P. spectosum*, инвагинации плазматической мембраны которых подходят вплотную к ядру и сильно разветвляются (Голубев, Капанова, 1975). В нейронах большинства паразитических червей отмечено слабое развитие эндоплазматического ретикулума, что привело к появлению огромного количества рибосом, которые могут лежать свободно в цитоплазме, образовывать розетки или быть связанными с мембранами гранулярного эндоплазматического ретикулума. Иногда каналы ретикулума спрессованы в очень плотные структуры, напоминающие отпечатки пальцев. Эти комплексы находятся, видимо, в неактивном состоянии. Аппарат Гольджи в нейроплазме представлен небольшим количеством диктиосом, состоящих из 5—6 уплощенных цистерн, и незначительного числа мелких пузырьков. Митохондрий в нейронах сравнительно мало, форма их разнообразна, распределены они неравномерно. Кресты митохондриальный пластинчатые, число их невелико. Последняя особенность, вероятно, присуща нервным клеткам всех паразитических животных (Заварзин, 1976).

На основе ультраструктурного строения нейроны цестод подразделяют на 2 группы: нейросекреторные и не содержащие секрета. Большинство нейронов цестод содержат в цитоплазме секреторные гранулы (Голубев, 1982). Нейросекреторные клетки обнаружены в центральной нервной системе всех исследованных до сих

пор цестод: *Acanthobothrium coronatum* (Rees, 1966), *Echinococcus granulosus* (Morseth, 1967), *Dipylidium caninum*, *Pelichnibothrium speciosum*, *Digramma*, *Digramma interrupta* (Голубев, Камалова, 1975, 1978; Голубев, 1982), *Hymenolepis microstoma* (Webb, 1977), *H. nana* (Fairweather, Threadgold, 1983). От несекреторных нейронов нейросекреторные отличаются обилием в нейроплазме разного вида секреторных гранул и везикул, наличием α - и β -гликогена и признаками активной нейросекреции. По структуре секрета различают несколько типов нейросекреторных клеток: клетки с секреторными гранулами, ограниченными мембраной и заполненные гомогенным плотным материалом; клетки, содержащие гранулы с плотной сердцевинкой и электронно-прозрачным ободком под мембраной; клетки с гранулами со светлым однородным содержанием. Диаметр секреторных гранул разного типа нейросекреторных клеток варьирует от 40 до 160 нм.

Нервные клетки в нейропиле ганглиев и боковых продольных нервных стволах сообщаются друг с другом посредством синаптических контактов типа аксонаксональных. Синапсы образуют оба типа нейронов. По своему устройству синаптические контакты плоских червей подобны таковым у высших беспозвоночных и позвоночных животных. Вокруг ганглиев и нервных стволов цестод, как и других паразитических червей, специализированные соединительнотканые оболочки полностью отсутствуют, так что четкой границы между нервными элементами и окружающими их тканями нет (Голубев, 1982). Между нейронами располагаются тела и отростки клеток тегумента, мышечных и паренхимных клеток, клетки мерцательного пламени и каналцы протонефридальной системы. Вполне вероятно, что она выполняют роль опорных образований для нервных элементов, подобно глии высших беспозвоночных животных (Webb, Davey, 1975).

Функции нейронов разных участков тела цестод до сих пор далеко не выяснены и требуют дальнейшего изучения. Функциональное назначение нейронов сколекса, вероятно, связано с регуляцией двигательной активности и поддержанием тонуса мускулатуры червей (Русак, 1965; Кротов, Халилов, 1971). Косвенным подтверждением этого предположения может быть присутствие многочисленных аксонов нейросекреторных клеток, наполненных секретом и расположенных между пучками мышечных волокон присосок и ботрий сколекса, которое мы наблюдали неоднократно у многих видов цестод (*T. evansi*, *P. torulosus* и др.). Возможно, что регуляция мышечных сокращений в сколексе некоторых цестод имеет двухступенчатый характер. Секрет нейросекреторных клеток, обнаруженных в сколексе *H. diminuta* и *H. nana*, действует на одноклеточные эндокринные железы, которые в свою очередь влияют на контрактуру мышечных волокон, входящих в состав присосок (Special et al., 1979). Нейроны ганглий проглотид имеют непосредственное отношение к иннервации половой системы. Нейросекреторные клетки, выявленные в области шейки цестод *H. microstoma*, как предполагается, стимулируют закладку члеников тела и половое созревание червей (Webb, 1977).

Ультраструктура чувствительных рецепторов цестод идентична (Morseth, 1967; Webb, Davey, 1974, 1975; Hess, Guggenheim, 1977, и др.). На сколексе и первых члениках стробилы цестоды *Monocostes americanus* насчитывается 150—200 пилл диаметром до 4 мкм (Blair, Burt, 1976). При исследовании в сканирующем электронном микроскопе на сколексах большинства исследованных нами видов цестод обнаружены пиллы длиной 1—3 мкм, имеющие вид утолщенных нолочек, хорошо различимых среди микротрихий (рис. 51, б; 52, б). Распределение сенсорных окончаний на поверхности сколекса цестод *Tetraplhylluscha*, *Diphyllidea* и *Tetraphyllidea* неравномерно. Эти окончания локализованы преимущественно вокруг хоботков, ботрий и в местах выхода секрета фронтальных и тегументальных желез, образуя сенсорные поля (Иснерова, 1986). Сенсорные поля апикальной области связаны, по-видимому, с функцией фронтальных желез. На краевых участках прикрепительных органов (присосок, ботридий, ботрий) они координируют движения сколекса, способствуя выбору места прикрепления цестод.

Сенсорные рецепторы образованы дистальными окончаниями дендритов нейронов, расположенных под базальной пластинкой и мускулатурой среди тегументальных клеток. Сенсорный рецептор в области наружного синцития

тегумента образует расширение в виде базального бульбуса с апикальной ресничкой (киноциалией) на конце, обращенной к внешней среде (рис. 79, а—е). Плотность бульбуса и дендрит содержат многочисленные митохондрии, мелкие везикулы и микротрубочки. Мембрана сенсорного бульбуса соединена с плазматической мембраной тегумента септированными десмосомами. Внутри расширения, вблизи от десмосом, расположены одно или два кольца, которые на срезе имеют вид округлых электронно-плотных тел. В основании киноциалии лежит базальное тельце, от которого в глубину дендрита отходят корневые нити и иногда корешки с поперечной исчерченностью. Ресничные сенсорные рецепторы такого типа обнаружены нами в области сколекса почти у всех исследованных цестод — представителей 5 отрядов. Наряду с ресничными рецепторами в тегументе сколекса низших цестод встречаются рецепторы нересничного типа.

Чувствительные рецепторы с апикальными ресничками или без них описаны у ряда циклофаидных цестод (Morseth, 1967; Featherston, 1972; Blütz, Smyth, 1973; Webb, Davey, 1974; Cooper et al., 1975; Fairweather, Threadgold, 1983). Различия строения рецепторов у цестод исследованных видов касаются количества и расположения микрофибрилл апикальной реснички, числа и формы митохондрий и везикул в бульбусе и структуры корешков, отходящих от базального тельца. По функциональному назначению сенсорные окончания сколексов относят к механорецепторам и к органам химической чувствительности (Cooper et al., 1975).

4.4. НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ НЕРВНОГО АППАРАТА

Основные морфологические преобразования цестод в процессе онтогенеза сопровождаются формированием сколекса, стробилизацией и интенсивным ростом тела цестод на взрослой фазе развития. Эти изменения находят отражение в существенных структурных перестройках нервного аппарата, выполняющего основные координирующие и интегрирующие функции. Для личиночных стадий развития Pseudophyllidae (процеркоид и ранний плероцеркоид), как уже указывалось, характерна нервная система с хорошо развитым ортоганом и 3 парами продольных нервных стволов, связанных поперечными комиссурами (Котикова, Куперман, 1977). Это состояние проявляется в ходе онтогенеза лишь на стадии личинки, что дает основание рассматривать его как рекапитализацию и предположить, что исходными предковыми формами цестод были далеко отстоявшие в своем развитии турбеллярии со стабильным количеством нервных стволов (Котикова, 1976).

Совершенствование нервного аппарата плоских червей, согласно представлениям В. Н. Беклемишева (1964), идет в пяти главных направлениях, в каждом из которых имеется ряд последовательных ступеней: 1) централизация нервного аппарата; 2) уход его элементов в глубину тела; 3) усиление роли церебрального ганглия (эндога); 4) внешнее архитектурное упрощение нервного аппарата; 5) усиление внутренней архитектуры нервного аппарата, обеспечивающее большую сложность и большую пластичность поведения животного. Рассмотрим в этих позициях основные закономерности эволюции нервной системы низших цестод, исходя из исследований представителей отряда Pseudophyllidea (Котикова, Куперман, 1975, 1977, 1978а, 1978б; Котикова, 1976, 1977) и цестод отрядов Tetraphyllidea, Trypanorhyncha, Caryophyllidea, Protocephalidea, Cyclophyllidea (Bullock, Horridge, 1963; Котикова, 1967, 1976, 1979). Прежде всего опишем общее состояние нервной системы цестод по сравнению с таковой у их гипотетических предков — примостищных турбеллярий.

Исходным состоянием нервной системы у многоклеточных служит, как известно, простое нервное сплетение. У турбеллярий совершается переход от густого диффузного сплетения к правильному ортогану, что рассматривается как первый шаг в образовании центрального отдела нервного аппарата (Беклемишев, 1964; Reisinger, 1972). Общее направление эволюции турбеллярий ведет к уменьшению числа стволов и комиссур, т. е. к усилению централизации нервного аппарата. При этом В. Н. Беклемишев отмечает, что такая централизация осуществляется в большей степени у животных с меньшими размерами. Отсюда

следует вывод, что в пределах турбелларий централизация нервного аппарата тем больше, чем выше систематическое положение группы и чем мельче размер особи данного вида, т. е. она зависит одновременно как от высоты организации, так и от размеров особи.

В процессе онтогенеза низших цестод свойственный турбеллариям ортогон, состоящий из 3 пар нервных стволов, у цестод увеличивается до 5 пар. Это количество стволов сохраняется в сколексе всех цестод и свидетельствует, что такое состояние можно считать исходным для цестод. В дальнейшем в стробиле всех низших цестод в зависимости от их размеров число нервных стволов или сохраняется, или иногда резко возрастает — до 60 пар (Котикова, Куперман, 1977, 1978а). Важно подчеркнуть, что варьирование количества стволов периферической нервной системы свойственно низшим цестодам, тогда как у высших цестод число стволов считается стабильным — от одной пары до 5 пар (Bullock, Horridge, 1965; Котикова, 1976). К сожалению, исследованию нервной системы Cyclophyllidea проводилось главным образом в конце прошлого и начале нынешнего века без применения методик, позволяющих выявлять точное количество нервных стволов. В этих работах не всегда есть указания, что исследование проводилось на всем протяжении стробилы. Поэтому немногочисленные данные о наличии у высших цестод менее 5 пар стволов требуют дополнительного подтверждения, хотя бы с помощью метода выявления холинэстераз. Относительно небольшое количество стволов у некоторых цестод не зависит от их систематического положения, а целиком определяется размерами тела. Такое увеличение числа стволов по сравнению с турбеллариями — от 3 до 5 пар, а в дальнейшем, внутри класса цестод, до 30—60 пар нельзя рассматривать как интеграцию нервной системы. Скорее всего это показатель дезинтеграции, обусловленной увеличением размеров тела цестод. Весьма важный этап в централизации нервной системы — образование церебрального ганглия (зидона). Оно характерно для ряда турбелларий, включая примитивных Acoela. Его формирование связано с развитием органов чувств, и в первую очередь со статоцистом. У некоторых турбелларий мозг достигает высокого уровня развития и служит фактором интеграции нервной системы (Беклемишев, 1964).

В связи с эндопаразитизмом цестоды утратили все органы чувств, в том числе и орган равновесия, который служил причиной для образования латерального мозга у турбелларий. У предполагаемых предков цестод — далиелидных турбелларий имеется хорошо выраженный зидон, который у цестод отсутствует. Пара мозговых ганглиев, свойственных для цестод, образовалась как утолщение латеральных нервных стволов ортогона и гомологична, очевидно, ортоганальному мозгу примитивных турбелларий.

Центральная нервная система цестод представлена парным мозгом с 2 ганглиями (Protocephalidea, Tetraphyllidea, Tetracanthyncha, Pseudophyllidea), возникающими за счет усилении передних отделов главных стволов. У других цестод наблюдается некоторое изменение формы: образование кольцеобразного мозга (Anthobothrium, Eubothrium, Cyatocephalus), разделение главных боковых стволов в основании сколекса (Bothriomorus) или его апикальной части (Bothriocerphalus), разрастание верхних отделов главных продольных нервных стволов (Diphyllobothrium) и, наконец, наличие неоформленного мозга со слабо выраженными ганглиями, имеющими вид рыхлой массы (Caryophyllaeus и Acanthobothrium) (Котикова, 1979). Преобразование сколекса у цестод некоторых групп приводит к изменению анатомии центральной нервной системы. На степень развития нервной системы влияет также присутствие на сколексе различных органов прикрепления: хоботков, крыльев, присосок, ботридий (Котикова, 1967).

Следует признать, что центральная нервная система цестод не только не усовершенствовалась, а скорее упростилась по сравнению с таковой у исходных турбелларий. Усовершенствование нервной системы сопровождалось ее внешним архитектурным упрощением, в частности уменьшением числа нервных стволов и комиссур (Беклемишев, 1964). Этот феномен не наблюдается у низших цестод. Действительно, на первых этапах онтогенеза происходит увеличение числа стволов до 5 пар, в дальнейшем при сильном возрастании размеров тела червей их количество значительно увеличивается. При этом наблюдается кор-

релятивная связь между размерами стробилы и числом нервных стволов. Даже при протяжении стробилы число стволов может существенно варьировать. К этому при изменении нервной системы добавляется еще и увеличение числа комиссур и появление нервных плексусов (до 3), что должно компенсировать ослабление функций центральной нервной системы цестод, от которой членики удалены на сравнительно большое расстояние.

Таким образом, во внешней архитектонике нервного аппарата низших цестод мы не находим примеров усиления его централизации и интеграции. Скорее наоборот — чрезвычайно сложная и слабо централизованная нервная система унаимывает противоположно направленный процесс — децентрализацию.

Одно из направлений развития нервного аппарата связано с погружением главных боковых стволов в медуллярную паренхиму вне зависимости от общего их числа. Лишь у *Triclaenophorus* все продольные стволы залегают на одном уровне — на границе кортикальной и медуллярной паренхимы (Котикова, Куверман, 1977). На этом же уровне располагаются все 5 пар продольных стволов у цестод рода *Proteocephalus* (Котикова, 1977) и рода *Orphiteania* (Фрезе, 1965). У цестод отряда *Cyclorhynchida* все продольные стволы залегают в периферических слоях медуллярной паренхимы. Однако Беклемшев (1964) отмечал, что у плоских червей, в частности турбеллярий, погружение нервного аппарата в значительной степени зависит от размера животного и что чем меньше турбеллярия, тем упорнее их нервный аппарат сохраняет субэпителиальное положение, даже при высоком уровне организации. Таким образом, погружение нервного аппарата у цестод, вероятно, в значительной степени зависит от их размеров.

Один из наиболее важных путей эволюции нервной системы заключается в совершенствовании и усложнении ее внутренней архитектоники, что обеспечивает большую сложность и пластичность в поведении животных (Заварзин, 1950; Беклемшев, 1964). Последние данные по ультратонкой организации нервной системы плоских червей позволяют дать более глубокую оценку уровня ее развития и изменений при переходе к паразитизму (Голубев, 1976, 1982).

В результате изучения ультратонкого строения нейронов представителей разных отрядов цестод был сделан вывод, что их организация по ряду признаков проще и примитивнее структуры нервных клеток свободноживущих плоских червей (Голубев, Каманова, 1975). По своим структурным характеристикам нервные клетки цестод сходны с таковыми кишечнорастных и могут быть отнесены к одной из примитивных эволюционных моделей нейронов (Голубев, 1976, 1982).

Как показал А. И. Голубев (1982), в ганглиях свободноживущих червей количество нейронов на единицу объема значительно больше, чем у паразитических форм. Паразитизм приводит к заметному упрощению ультраструктурной организации нервных клеток. Это проявляется в слабом развитии эндоплазматической сети, увеличении количества свободных рибосом, уменьшении числа митохондрий и изменении их внутренней структуры, и как следствие этого — в снижении их функциональной активности. Наиболее отчетливо процесс упрощения нейронов заметен у эндопаразитов, в частности у цестод — глубоко специализированной паразитической группы плоских червей.

Таким образом, анализ эволюции нервной системы цестод говорит в пользу ее дезинтеграции. Паразитический образ жизни приводит к упрощению и однообразию реакций цестод на воздействие окружающей среды, что особенно отчетливо проявляется при эндопаразитизме. Это связано во многом с постоянством внутренней среды хозяина (Голубев, 1982). Такие условия не требуют значительного совершенствования нервной системы паразитов, а наличие у них элементарно устроенных рецепторов, по-видимому, достаточно для осуществления простых поведенческих реакций. Следовательно, при всей своей внешней усложненности функциональная деятельность нервной системы цестод несомненно и заметно ослаблена по сравнению со свободноживущими примитивными турбелляриями. Большинство известных данных свидетельствует об ослаблении интегрирующей деятельности нервной системы цестод. Вопрос о прогрессивных и регрессивных изменениях нервной системы цестод оказался значительно слож-

нее, чем можно было предполагать. Нервная система цестод прошла ряд сложных преобразований, приведших к ее специализации, в которой, однако, преобладают дезинтеграционные процессы.

4.5. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРОЕНИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕВ

Рассмотрение нервной системы и особенностей ее эволюции у турбеллярий как основной родоначальной группы, филогенетически связанной с паразитическими плоскими червями, представляет большой интерес. Основные сведения о строении и начальных этапах эволюции нервной системы турбеллярий приведены в работах Рейзингера (Reisinger, 1969, 1972), В. Н. Беклемишева (1937, 1964), Н. А. Ливанова (1965), Ю. В. Мамкаева и Е. А. Котиновой (1972), Е. А. Котиновой (1974), А. В. Иванова и Ю. В. Мамкаева (1973).

Наиболее широким морфологическим многообразием характеризуется нервная система бескишечных турбеллярий. Ее исходное состояние связано с диффузным нервным плексусом и дает картины погружения нервной системы и формирования нервных стволов (Мамкаев, Котинова, 1972). Число продольных нервных стволов у турбеллярий варьирует от 5—6 пар до одной. Диффузный нервный плексус образован большим слоем ганглиозных клеток и нервных волокон в базальной части эпидермиса. Значительные морфологические различия строения нервного аппарата наблюдаются у *Acoela* даже в пределах близких систематических групп. У примитивных *Acoela* в связи с углублением под кожу органов равновесия впервые возникает индон (Reisinger, 1972). Однако дальнейшее развитие его имеет место лишь у немногих *Acoela*, причем максимального уровня он достигает у представителей других отрядов турбеллярий. Вместо индонального и бокового аппарата турбеллярий развивается кольцевидный ортогональный мозг, возникающий как утолщение продольных стволов и связующих их комиссур (Беклемишев, 1964; Иванов, Мамкаев, 1973).

Морфологически высшие и специализированные турбеллярии более однобразны. Они имеют единый тип нервного аппарата и единую линию его эволюции (Котинова, 1971). У большинства ресничных червей имеется хорошо развитый мозг и погруженные в паренхиму нервные стволы. Число продольных нервных стволов стабильно и равно 3—4 парам; количество поперечных стволов может варьировать. У подклассе с увеличением размеров тела и его уплощением нервная система перестраивается из стволов в ячеистую с подразделением на дорсальную и вентральную половины (Мамкаев, 1984). У турбеллярий с примитивно устроенной нервной системой наблюдаются различные этапы погружения ее в паренхиму, что считается одним из первоначальных этапов эволюции этой системы (Иванов, Мамкаев, 1973). После погружения двигательных и ассоциативных нервных клеток на поверхности остаются лишь эпителиальные чувствительные клетки и отростки ганглиозных, образующие эпителиальный нервный плексус у турбеллярий некоторых групп.

Общее направление эволюции турбеллярий ведет к централизации нервного аппарата путем уменьшения числа стволов и комиссур, т. е. к их олигомеризации (Догель, 1954). При этом такая централизация происходит легче и быстрее у мелких форм и отстает у крупных. Своего максимума она достигает у мелких видов, занимающих высокое систематическое положение (*Neorhabdocoela*) (Беклемишев, 1964). Например, нервная система паразитических прямокишечных турбеллярий семейства *Graffillidae* (подотряд *Dalryelloida*) представлена ядром, 3 парами продольных нервных стволов, соединенных одной кольцевидной комиссурой, и субмускулиным (глубоким) нервным плексусом, который связывает продольные нервные стволы в единое целое (Котинова, 1980).

У представителей различных отрядов турбеллярий, кроме *Acoela*, отростки чувствительных клеток отходят не к ортогону, а к ядрональному мозгу, который развивается в высокодифференцированный мощный церебральный ганглий с несколькими парами чувствительных нервов. Мозг иннервирует глаза, обонятельные ямки, кожные чувствительные клетки и соединен посредством коннективов со стволами ортогона (Беклемишев, 1964).

Органы чувств турбеллярий весьма разнообразны и включают сенсиллы и образующие или чувствительные органы, глаза истатоци (орган равновесия). Осязательные сенсиллы эпидермиса представлены отдельными жгутиковыми рецепторами, пучками жгутиковых клеток, различными мерцательными иликами, чувствительными лопастями и щупальцами (Иванов, Мамкаев, 1973; Мамкаев, 1984). Особенно большое многообразие их наблюдается у бескишечных турбеллярий, имеющих одноклеточные и многоклеточные сенсиллы, погруженные и погруженные. У них же прослеживается развитие многоклеточных рецепторных и сенсорно-железистых органов.

Органы зрения эпидермальной и паренхимной природы широко распространены среди ресничных червей и достигают у них значительного разнообразия. Число глаз варьирует от одной пары до нескольких сотен. Фоторецепторы эпидермальной природы представлены мерцательными или чувствительными клетками эпителия и содержащимися в них пигментными гранулами. Глаза паренхимного происхождения состоят из нейронов и паренхимных клеток, включающих пигментные гранулы.

Основные данные по строению нервной системы некоторых трематод приведены в работах Т. А. Гинециской (1968) и Е. А. Котиковой (1971). Центральная часть нервной системы мариит представлена мозговым ганглием, состоящим из двух узлов, соединенных широкой перемычкой. Он расположен в передней трети тела, часто на уровне глотки. К переднему концу тела от ганглия отходят 3 пары нервных стволов, разветвляющихся на конечных участках на множество веточек, идущих в телемат. К заднему концу тела от мозгового ганглия отходят также 3 пары нервных стволов: 2 ventральных, 2 латеральных и 2 дорсальных, которые достигают заднего конца тела, где каждая пара сливается. Наиболее развиты ventральные нервные стволы. Поперечные стволы соединены между собой поперечными комиссурами, опоясывающими тело червя в виде колец или полуколец. Число их варьирует от 2—3 до нескольких десятков. По строению нервной системы мариит разделяют на 2 группы. Для первой характерно интенсивное развитие нервной системы в передней трети тела. Именно в этой части сосредоточены все кольцевые комиссуры и утолщенные ventральные стволы. Такой характер развития нервной системы соответствует мнению Н. Г. Ошмарина (1959) о возможности разделения тела некоторых трематод на более подвижную — двигательную и неподвижную — половую часть. У трематод, отнесенных ко второй группе, нет различий в строении нервной системы передней и задней частей тела: толщина нервных стволов одинакова, комиссуры расположены равномерно (Котикова, 1971). У этих видов разделение тела на двигательную и половую части не наблюдается (Ошмарин, 1959).

Нервная система мирацидия представлена головным мозгом, состоящим из 2 ганглиев, соединенных широкой короткой комиссурой. Ганглии иннервируют органы чувств, представленные латеральными рецепторами и глазами. У спороцист обнаружен нервный ганглий, от которого отходит пара стволов. В нервной системе церкарий отмечено уже 3 пары стволов, соединенных 5 кольцевыми комиссурами. Наиболее развиты 2 ventральных ствола (Котикова, 1971; Гинециская, 1968). Из органов чувств у церкарий имеются глаза, тесно связанные с мозговым ганглием, и сенсиллы, выполняющие, по-видимому, функцию осязания и хеморецепции. Расположение сенсилл на теле церкарий строго симметрично и относительно постоянно. Их наибольшее количество сосредоточено на переднем конце тела (Zdarska, 1977). Более крупные марииты имеют значительно меньше сенсилл, чем церкарии.

Общий план строения нервной системы аспидогастрид близок к трематодам. Их сближает наличие хорошо развитого ортогона и отсутствие грубого не, многоплексуса, имеющегося у моногеней и цестод (Тимофеева, 1972). Наиболее сложная иннервация, состоящая из системы кольцевых нервов и связывающей их сети тонких тяжей, обнаружена в области прикрешательного диска и ротовой воронки — самых подвижных частей тела этих червей. Многообразие типов нервных окончаний, выявленных у *Multicotyle purvisi*, делит их сходными с предковыми формами — турбелляриями, обладающими большим набором рецептор (Rohde, 1971).

Нервная система моногеней состоит из 3 пар мозговых ганглиев, располо-

женных в области глотки, 3 пар продольных нервных стволов, соединенных поперечными комиссурами, и грубого плексуса (Выховский, 1957; Котикова, 1971). От головного ганглия вперед отходят 3—4 пары нервов, распадающихся на отдельные веточки, иннервирующие передний конец червя. К заднему концу от головных ганглиев отходят 3 пары нервных стволов: дорсальные, вентральные и латеральные. Наиболее мощной бывает обычно вентральная пара, которая на заднем конце образует особое нервное кольцо прикрепительного диска.

Органы чувств моногеней представлены глазами и чувствительными нервными окончаниями, расположенными в покровах по всему телу, причем в наибольшем количестве у переднего края и около прикрепительных органов. Ультраструктура рецепторов и глаз изучена у ряда видов моногеней (Bresciani, 1972; Lyons, 1973; Rohde, 1975). У исследованных моногеней обнаружено 2 типа сенсорных рецепторов. Простые рецепторы содержат один нервный отросток с одной терминальной ресничкой. Сложные рецепторы представляют пучком нервных окончаний, заключенных в полость. Каждое нервное окончание несет единственную терминальную ресничку. Глаза моногеней обычно парные (чаще две, реже одна пара), но у ряда высших моногеней может сохраниться один глаз.

4.6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение особенностей строения нервной системы свободноживущих и паразитических форм турбеллярий, трематод, моногеней и цестод свидетельствует о следующем. Центральная нервная система моногеней, трематод и цестод представлена мозговым ганглием, образованным за счет утолщения главных нервных стволов. Однако у цестод эта система характеризуется большим морфологическим разнообразием, что обусловлено специализацией переднего конца их тела и формированием разнообразных сколексов и органов прикрепления в виде хоботков, крючьев, бофридий, присосок, а также расчлененной стробилы, достигающей у многих из них значительных размеров. Все же и в этом случае центральная нервная система не претерпела прогрессивных изменений по сравнению с таковой предковых форм — неорободцельных турбеллярий. Так, у граффиллид, сравнительно недавно перешедших к паразитизму, не произошло больших изменений в строении этой системы, представленной в отличие от цестод эндоанальным мозгом.

Для периферической нервной систем низших цестод, как уже указывалось, характерен процесс полимеризации продольных нервных стволов в стробиле (Догель, 1954). Их число у дифиллоботрид достигает 60 пар. У некоторых псевдофиллидных цестод (*B. scorpii*) имеет место процесс их олигомеризации. При этом у них обнаружено 5 пар продольных стволов независимо от длины и ширины стробилы.

В отличие от цестод у прямокишечных турбеллярий (Graffillidae), моногеней и трематод обнаружено 3 пары нервных стволов. Причем наибольшего развития у моногеней и трематод достигает пара вентральных стволов, тогда как у граффиллид и цестод — пара латеральных (Котикова, 1971, 1980).

Число и расположение кольцевых комиссур у турбеллярий, трематод и моногеней отличается от таковых у цестод. У паразитических турбеллярий — граффиллид обнаружена лишь одна кольцевая комиссура, у большинства трематод — 2—3, у моногеней — до 22 (Котикова, 1971, 1980). Наряду с цестодами хорошо развитый субмускулярный нервный плексус наблюдается у некоторых групп прямокишечных турбеллярий и у моногеней, тогда как у трематод он отсутствует.

Сравнение ультраструктуры нервной системы свободноживущих и паразитических форм плоских червей имеет важное значение для понимания ее эволюции. Общей чертой церебральных ганглиев плоских червей является отсутствие специализированной соединительнотканной оболочки — глии, изолирующей ткани. Наибольшая равномерность в распределении нервных клеток имеет место у свободноживущих плоских червей. Как уже указывалось, количество нервных клеток на единицу объема у последних намного выше, чем у паразитических форм. Для паразитов характерно неравномерное распределение нервных клеток в мозговых ганглиях (Голубев, 1982).

Наблюдаются существенные различия в строении нейронов у свободноживущих и паразитических форм. Для первых свойственны сравнительно гладкие внешние контуры, для вторых — значительная изрезанность плазматической мембраны глубокими инвагинациями, которые могут достигать ядра. Глубина инвагинаций в меньшей степени выражена у моногеней, в большей — у таких эндопаразитов, как трематоды и цестоды, причем у последних она достигает максимума (Голубев, 1982). Появление инвагинаций привело к частичной редукции гранулярного ретикулума и чрезвычайной насыщенности цитоплазмы нейронов свободными рибосомами. Для нервных клеток паразитических форм червей характерно небольшое количество округлых митохондрий с малым количеством крист (Зварзин, 1976).

При сравнительном анализе ультраструктурной организации центральной нервной системы и отдельных нейронов А. И. Голубев (1982) отмечает их постепенное упрощение в ряду Turbellaria — Monogenea — Cestoda — Trematoda, которое наиболее отчетливо выражено на клеточном уровне. При этом ультраструктурное строение мозговых ганглиев цестод и трематод примитивнее, чем у моногеней, мозг которых в свою очередь упрощен по сравнению с таковым у турбеллярий. По особенностям ультраструктуры нейроны цестод могут быть отнесены к одной из примитивных моделей нервных клеток, близких к таковым у кишечнополостных (Голубев, 1976).

Глубокие изменения центральной нервной системы цестод можно объяснить более древним переходом их к паразитизму по сравнению с другими плоскими червями. Как отмечает Ю. И. Полянский (1969), чем древнее паразитизм, тем больше выражена степень регресса. У эндопаразитов регресс может быть менее выражен, чем у эндопаразитов, что подтверждается на примере моногеней. Связь эндопаразитов и свободноживущих стадий эндопаразитов с внешней средой приводит к замедлению регрессивных изменений в нервной системе и сохранению и большему разнообразию их органов чувств (паразитические турбеллярии, моногеней).

На основании строения нервного аппарата у цестод на личиночных стадиях за исходное состояние можно принять хорошо развитый ортогон с 3 парами нервных стволов, выявленный у процеркоидов, что рассматривается как процесс рекапитуляции (Котикова, Куперман, 1977, 1978а; Котикова, 1979). В связи с этим можно предположить, что и у предковых форм было также 3 пары продольных нервных стволов. Следовательно, исходные формы относились скорее к более продвинутому в своем развитии турбелляриям со стабильным числом нервных стволов, а не к самым примитивным Acoela. Для последних характерно широкое многообразие строения нервного аппарата, большое число нервных стволов, слабое развитие ортогона и отсутствие единой линии в его эволюции (Мамкаев, Котикова, 1972). Поэтому предположение Е. А. Логачева (1971) о происхождении цестод от Acoela не находит подтверждения. Возможных предков цестод следует искать среди турбеллярий отряда Neorhabdocoela.

Изменения нервной системы цестод можно представить следующим образом. Эндопаразитизм и связанная с ним потеря большинства органов чувств, а также исчезновение сложной координированных движений привели к определенной дезинтеграции нервной системы цестод, выразившейся в упрощении головных ганглиев и структуры нейронов. Это привело к уменьшению функциональной активности нервной системы. Резкое увеличение размеров тела еще больше усильло дезинтеграцию. Возникшая необходимость в обеспечении связей между отдельными участками тела привела к увеличению числа нервных стволов, а также к образованию многочисленных комиссур и примитивно устроенных плексозов. Однако появление этих образований могло лишь частично компенсировать глубокие дезинтеграционные процессы в организме цестод. Таким образом, нервная система цестод при всей своей внешней усложненности менее совершенна по сравнению со свободноживущими предковыми формами.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АДАПТАЦИЯ ЦЕСТОД К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Применение новых методов и подходов в исследованиях часто заставляет пересматривать старые, давно сложившиеся взгляды. В одних случаях это приводит к уточнению или полному отказу от прежних понятий, в других, наоборот, еще больше укрепляет сложившиеся представления, являясь в них лишь некоторым пол явки. Использование новых методов, в частности трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии, некоторых более тонких гистохимических, физиологических и биохимических методов, ставит вопросы о соответствии современных сведений нашим старым представлениям о плоских червях и их отдельных представителях — цестодах. Именно поэтому важно проверить, к каким общим выводам о положении паразитических классов в системе плоских червей приводит исследование последних лет и в какой степени они подтверждают или отвергают традиционные взгляды и построения.

Причины морфологических и функциональных особенностей плоских червей каждой групп можно уловить, проследив их происхождение, пути становления и характер жизненных циклов. Большое значение при этом имеет также давность (в историческом плане) перехода (в истории червей к паразитическому образу жизни, что определяет степень их адаптации к хозяину (Шульман, Добровольский, 1977).

5.1. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ЦЕСТОД КАК ФОРМА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

В предыдущих главах на примере ряда систем мы попытались показать многостороннюю глубокую и витимую морфофизиологическую адаптацию цестод к своим хозяевам, отражающую сложные взаимоотношения между ними. Однако одновременно с морфофизиологической идет широкая экологическая адаптация паразитов к среде обитания. Как подчеркивает В. А. Догель (1941), чем полнее и глубже паразиты адаптированы к непосредственному месту обитания — организму хозяина (среда I порядка), тем более затруднено их существование во внешней среде, окружающей хозяина (среда II порядка). Основная сложность в распространении паразитов заключается в преодолении ряда факторов внешней среды. Поэтому наиболее критическим моментом в жизни паразитов является их переход от одного хозяина к другому.

Решение этих задач обеспечивается большим числом сложных приспособлений: увеличением устойчивости свободных фаз развития паразита (яйца, личинки) к различным факторам внешней среды, ростом плодовитости и, наконец, усложнением жизненных циклов, облегчающих этот переход (Догель, 1941, 1947, 1962). Гибель части личинок под действием факторов внешней среды компенсируется усилением репродуктивной деятельности паразитов. Резкое увеличение плодовитости цестод путем умножения половых комплексов, повышения продукции яиц и появления бесполого размножения широко освещено в литературе по паразитологии. Поэтому в этой главе мы обращаем внимание лишь на черты биологии паразитических организмов, которые связаны с выработкой иногда очень сложных жизненных циклов. В понятие жизненного цикла, как указывает Б. Е. Выховский (1957), должны входить все явления, протекающие в системе паразит — хозяин — внешняя среда. Поскольку в нашу задачу в данной работе не входит подробное описание жизненных циклов, мы ограничимся лишь рас-

• мотрением их особенностей у низших цестод некоторых групп, которые отражают их экологическую адаптацию к среде обитания II порядка (Палловский, 1934).

Эктопаразиты в течение всей своей жизни сохраняют связь с внешней средой, поэтому переход от одного хозяина к другому для них не столь сложен. Возможно, в связи с этим мы почти не наблюдаем у них усложнения жизненного цикла, т. е. использования промежуточных хозяев. Исключение составляют лишь некоторые паразитические ракообразные, например *Levinsocera branchialis*, личинки которых паразитируют на жабрах камбаловых, а взрослые — на тресковых рыбах. В связи с тем, что эти паразиты сосут кровь из луковички аорты, хотя и располагаются на поверхности тела хозяина, их можно рассматривать как эндопаразитов лишь формально. По существу они приближаются к эндопаразитам.

Для эндопаразитов переход через внешнюю среду существования усложняется. Для облегчения такого перехода возможны два пути. Первым заключается в создании определенных стадий покоя, при которых паразит надежно защищен от воздействий факторов внешней среды различными наружными оболочками. Таковы иногда очень сложно устроенные оболочки яиц или цист покоя, обладающие большей устойчивостью к действию различных факторов. Существование таких стадий облегчает последующее пассивное попадание паразита в хозяина. Для реализации такого способа необходим субстрат, на котором находятся эти яйца и цисты и с которым происходит постоянный контакт хозяина. Именно поэтому мы часто наблюдаем жизненный цикл без смены хозяев у паразитов, связанных с почвой или дном водоема. Примером этому среди многоклеточных могут служить различные почвенные нематоды, гирокотилиды и некоторые другие паразиты. В более сложном положении оказываются животные, менее связанные с почвой или донным грунтом, особенно в глубоководных водоемах. Наиболее затруднен переход к новым хозяевам у эндопаразитических червей, обитающих в животных, населяющих разные горизонты морских и океанических водоемов. Соответственно у эктопаразитов (монотеней), а также у эндопаразитов, связанных в своем развитии с дном и придонными организмами (гирокотилиды и асидогастриды), не наблюдается тенденции к усложнению жизненного цикла. Им свойствен прямой цикл развития или цикл с минимумом хозяев. Становлению сложного жизненного цикла в значительной мере способствовали большая пространственная разобщенность хозяев паразитов и трудность осуществления в связи с этим трофических связей между ними.

Для того чтобы обеспечить переход от одного хозяина к другому, понадобился второй дополнительный путь усовершенствования жизненного цикла, а именно использование промежуточных хозяев. Для большинства глубоководноспециализированных эндопаразитических плоских червей характерен сложный отягощенный и жизненный цикл со сменой большого числа хозяев — до 3 и более. Наиболее типично такое развитие для двух групп плоских червей — цестод и трематод, что позволило им увеличить возможность попадания в новых хозяев и заметно сократить сроки пребывания во внешней среде — среде II порядка.

По мнению Б. Е. Выховского (1957), становление цестод, равно как и всех Сестомероготриае, связано с морскими хрящевыми рыбами, большинство которых ведет хищный пелагический образ жизни. Естественно, что огромная пространственная разобщенность хозяев и связанная с ней трудность функционирования пищевых цепей потребовали значительного усложнения жизненного цикла, что наблюдается до настоящего времени у всех морских цестод. Как уже отмечалось, они имеют сложный цикл с участием 3 и даже 4 хозяев (Гаевская, Нигматуллина, 1981; Гаевская, 1985).

Путь формирования этих сложных жизненных циклов цестод скрыт от нас давностью времени, и ход его мы можем только предполагать. Однако этот путь можно представить себе на примере нематод, перешедших к паразитизму сравнительно недавно. Известно, что переход к паразитизму у этих организмов происходил от свободноживущих почвенных нематод неоднократно и у разных групп независимо друг от друга. Нематоды, вышедшие из почвы и связанные с ней, служат примером усложнения цикла по мере выхода как в пресные воды, так и, особенно, в море.

Поскольку становление цестод как эндопаразитической группы происходило в толще морских вод, где особенно сказывается пространственная разобщенность хозяев, мы вправе ожидать, что такой путь усложнения их цикла происходил значительно быстрее и в более широких масштабах. Лишь у эндопаразитической группы гирокотилд, связанной с придонными хрящевыми рыбами, сохранился однохозяинный жизненный цикл.

При внедрении цестод вместе со своими хозяевами — рыбами в пресные воды произошло уменьшение пространственной разобщенности хозяев. У примитивных низших цестод, преимущественно отряда Pseudophyllidea, еще сохраняется сложный жизненный цикл. Однако из-за пространственного сближения хозяев в пресных водах даже в пределах этого отряда наблюдается тенденция к вторичному сокращению цикла, которое осуществляется двумя путями.

Для одного из направлений эволюции характерно сокращение числа хозяев в жизненном цикле при сохранении всех стадий онтогенеза, которые протекают в меньшем числе оставшихся хозяев. Этот путь сокращения от 3 до 2 хозяев находит свое отражение в развитии низших цестод родов *Bothriosephalus*, *Eubothrium*, *Proteosephalus* и др. При выпадении второго промежуточного хозяина у этих цестод развитие плероцеркода проходит в кишечнике окончательного хозяина.

У высших цестод происходит существенная перестройка личиночных стадий, обеспечивающая широкое освоение ими наземных животных. Выпадение свободно плавающей личинки, формирование опкосферы в матке червей и развитие вокруг опкосферы мощного защитного образования — эмбриофора позволило большинству циклофиллидных цестод утратить зависимость от водоема и стать настоящими сухопутными формами (Гинецкая, Добровольский, 1978б). Промежуточные хозяева этих цестод — многие беспозвоночные (моллюски, ракообразные, насекомые, кольчатцы) и позвоночные, в которых развиваются разнообразные личинки — ларвоцисты нескольких морфологических типов: цистицеркоид, цистицерк, стробилоцерк, эхинококк и др. При этом некоторые личинки (цепуры, эхинококк, альвеококк) в промежуточном хозяине приобретают способность к бесполому размножению путем почкования. Следует отметить, что хвостовой придаток (церкомер) у многих типов зародится сильно развит и окружает личинку, выполняя трофическую и защитную функции (Краснощев, 1980).

У большинства циклофиллидных цестод жизненный цикл включает 2 хозяев (одного промежуточного и окончательного). Лишь у цестод некоторых групп (грипоринхиды и др.) цикл совершается с участием 3 хозяев (2 промежуточных и окончательного, иногда резервуарного). Свое завершение упрощение цикла развития цестод (до одного хозяина) находит у карликового цепня (*Hymenolepis nana*), все стадии развития которого проходит в одном хозяине. Интересно, однако, что у *H. nana* при этом сохраняется возможность развития с участием промежуточного хозяина, указывающая на то, что исходный жизненный цикл был более сложным (Шульд, Гвоздев, 1970, 1972).

Другой путь вторичного упрощения жизненных циклов низших цестод осуществляется за счет прогрессирующей нестении и прогенеза, что сопровождается выпадением конечных этапов цикла. Как отмечено выше, основная часть морфофункционального развития дигурид, включая формирование половых комплексов, падает на стадию плероцеркоида. Дальнейшего морфологического развития на взрослой стадии в окончательном хозяине не происходит (Дубинина, 1966). Созревание червей может происходить не только в кишечнике окончательного хозяина, но и на стадии плероцеркоида в полости тела рыб при повышенной температуре (Дубинина, 1960).

Следующий шаг к прогенезу появляется в том случае, когда плероцеркоид развивается и созревает в кишечнике хозяина. Как видно на примере *Eubothrium* и *Bothriosephalus*, такой путь возможен. Соответственно этому мы считаем правомерным рассматривать большинство *Sagurophyllidea* как нестенических плероцеркоидов, паразитирующих в кишечнике карловых рыб и достигающих полного созревания без стробилиации, свойственной взрослым цестодам. Число хозяев у них также сокращается до двух, однако путем выпадения последней взрослой стадии червя. Это направление находит свое завершение

у Archigetes, где выдвигается еще одна стадия жизненного цикла — плероцеркоид. Закладка, формирование половой системы и созревание червей падает у них еще на более раннюю стадию — процеркоид, в результате чего сокращается число хозяев до одного. В целоме олигохет обитают половозрелые особи, сохраняющие перкомер и имеющие сходные черты строения с процеркоидами других гвондичинов. Следует отметить, что в крупных процеркоидах *A. la-nigeris* также имеет место начало органогенеза половой системы. В пользу того, что Archigetes представляет собой процеркоид, а не взрослую особь, как утверждают О. П. Кулаковская и Н. И. Демшин (1978), а также А. А. Базитов (1981), свидетельствует наличие у него сильно развитого церкомера и некоторые особенности ультраструктуры. Исследование ультраструктурной организации *A. sieboldi* показало, что покровы их имеют типичное для цестод строение (Поддубный и др., 1984). На поверхности тегумента половозрелых особей обнаружены микротрихий двух типов: на передней — конусовидные, несущие в основном фиксаторную функцию, а на средней и задней частях тела — трубчатые, выполняющие трофическую функцию. Между тем возникновение микротрихий, равно как и их дифференциация, рассматриваются у цестод как результат их адаптации к существованию в кишечнике позвоночных животных (Куперман, 1980а). Закладка микротрихий на ранних стадиях развития, т. е. у процеркоида, очень важна, так как позволяет плероцеркоиду многих видов цестод перейти к паразитированию в кишечнике. Однако для Archigetes, который, как все процеркоиды, заканчивает свое развитие в полости тела беспозвоночного, микротрихий, особенно фиксаторного типа, не нужны. Наличие микротрихий у *A. sieboldi*, как и их дифференциация на два типа, свидетельствуют, что сокращение их жизненного цикла до одного хозяина произошло относительно недавно. Поэтому у них еще закладываются и сохраняются органы и структуры, необходимые для паразитирования в кишечнике следующего хозяина, хотя и не нужные процеркоиду Archigetes. Необходимость в высокой продуктивности яиц при сравнительно небольших размерах паразита привела к тому, что для расположения личинок был использован у *A. sieboldi* церкомер. У личинок отмечена частичная редукция тегументальных желез по сравнению со взрослыми гвондичинами из кишечника рыб, у которых они выполняют защитную функцию. Таким образом, наличие на поверхности *A. sieboldi* микротрихий, специализированных для паразитирования в кишечнике позвоночных животных, редукция тегументальных желез и присутствие активно функционирующего церкомера свидетельствуют о неотенетической природе цестод этого вида и вторичном сокращении их жизненного цикла. Следует отметить, что перенос закладки половой системы на более ранние стадии жизненного цикла — явление чрезвычайно распространенное среди паразитических организмов. При этом увеличивается половая продуктивность и сокращаются сроки появления нового поколения, благодаря чему ускоряется процесс размножения. Этим процессам способствуют неограниченные запасы яиц для паразитических организмов. Многочисленные примеры полового размножения встречаются у личинок гермафродитного поколения трематод — метацеркарий и церкарий (Гинцинская, 1968). Наиболее широко распространена среди трематод тенденция к протенетическому развитию, заключающаяся в наличии у личинок частично или полностью сформированного, но еще не функционирующего полового аппарата (например, метацеркарии Microphallidae, Plagiorchiidae) (Белопольская, 1962, 1964; Добровольский, 1967).

Морские трематоды обладают сложным жизненным циклом, который, однако, формировался иным путем по сравнению с цестодами. В результате этого у трематод произошла не только смена хозяев, но и чередование поколений. Наряду с усложненным в ряде случаев у трематод имеет место вторичное упрощение жизненного цикла за счет отдельных стадий развития их поколений или сокращения круга животных — хозяев (Догель, 1947; Белопольская, 1962; Гинцинская, 1968). Однако это явление у трематод может быть обусловлено иными причинами по сравнению с цестодами.

На личиночной стадии развития цестод, как уже отмечалось, осуществляется не только органогенез половой системы, но и закладка органов прикрепления (ботрий, присосок, крючьев). Так, у некоторых процеркоидов псевдо-

филидных (*Eubothrium*, *Bothriocephalus*), трипанорихных (*Grillotia*) и протеоцефалидных (род *Proteocephalus*) цестод, паразитирующих в полости тела беспозвоночных, наблюдается начало формирования ботрий и пресосков, которые функционируют только на следующих стадиях развития, т. е. у плероцеркоидов и взрослых особей, обитающих в кишечнике хозяина. Все перечисленные явления имеют чрезвычайно важное адаптивное значение.

Таким образом, основные тенденции эволюции жизненных циклов цестод сводятся к увеличению плодовитости, сокращению свободных личиночных стадий и адаптации к биологии хозяев. Увеличение плодовитости и массовое продуцирование яиц достигается у цестод в результате стробилиляции, множественной закладки половых комплексов и удвоения их у многих видов. Сокращение свободных личиночных стадий осуществляется за счет смещения эмбриогенеза оокистомеры из внешней среды на период пребывания яиц в матке червей и отсутствия свободноплавающего корацидия. Это позволило некоторым группам цестод утратить связь с водной средой и освоить наземное пространство (большинство представителей отряда *Cyclophyllidae*).

Пути эволюции жизненных циклов цестод различных филогенетических групп сложны и многообразны. Основные тенденции эволюции их жизненных циклов заключаются вначале в усложнении, а затем во вторичном упрощении. Усложнение цикла характерно для морских и частично пресноводных цестод и определяется топологическими и трофическими отношениями их промежуточных и окончательных хозяев. В пресных водах, особенно у цестод, паразитирующих в наземных животных, происходит упрощение цикла путем сокращения числа хозяев и выпадения отдельных стадий развития паразита. Оба пути тесно связаны между собой. Следует отметить, что наличие сложного жизненного цикла с использованием промежуточных хозяев способствовало не только широкому распространению цестод, но и позволило осуществить переход их к паразитированию на наземных животных. Этим их судьба заметно отличается от таковой моногелей, обладающих исходно простым жизненным циклом без смены хозяев.

Следовательно, эволюция жизненных циклов демонстрирует многообразие путей адаптации цестод к среде обитания (среда II порядка), увеличивающих вероятность их попадания в промежуточных и окончательного хозяев.

5.2. ОСОБЕННОСТИ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АДАПТАЦИИ ЦЕСТОД К ПАРАЗИТИЗМУ

Процесс становления цестод как самостоятельной группы связан с переходом их общего промонотенетического предка от эктопаразитизма к эндопаразитизму. По мнению Б. Е. Быховского (1957), некоторые промонотенетей, паразитировавшие преимущественно на жабрах, постепенно перемещались в ротовую полость, затем в глотку, пищеод и далее в кишечник сельхих, став эндопаразитами. У многих современных моногелей прослеживается тенденция перехода к паразитированию в ротовой полости и передней части кишечника рыб, что подтверждает возможность становления группы эндопаразитических денточных червей от общего с моногетей предка.

Возникновение моногелей как эктопаразитов элазобранхий, а примитивных цестод — как эндопаразитов рыб этой же группы могло произойти, вероятно, в раннем палеозое. Именно ранним переходом к эндопаразитизму можно объяснить глубокие регрессивные изменения цестод в ходе эволюции, приобретение ими членистости тела, сколекса с ботридиями и сложного жизненного цикла со сменой хозяев. Мы уже отмечали, что гермафродитное поколение трематод — мариты адаптировались к паразитированию на позвоночных значительно позже, чем цестоды. Поэтому они изменялись сравнительно мало и сохранили многие черты свободноживущих предков. Цестоды, обитающие, как и мариты трематод, в кишечнике рыб, подверглись более глубокой специализации и морфофункциональной адаптации к среде обитания. Это нашло отражение в изменении структуры многих систем органов и прежде всего в утрате кишеч-

мина, дифференциация покровов и приобретения ими многообразных универсальных функций (Куперман и др., 1985).

Характерной особенностью цестод, существенно отличающей их от плоских червей других групп, как уже указывалось, служит возникновение на поверхности теломента особых образований — микротрихий, свойственных только этому классу гельминтов. Как было показано, у цестод встречаются микротрихии разных типов, которые не только увеличивают поверхность всасывания, но и способствуют дополнительной фиксации червей к стенке кишечника хозяев. Возникновение микротрихий на поверхности тела рассматривается нами как важная адаптация цестод к паразитированию в кишечнике хозяина (Куперман, 1979б, 1980а). Наиболее высокая степень дифференциации структуры и функции покровных тканей среди плоских червей наблюдается на теле цестод.

У цестод, не имеющих пищеварительной системы, покрова, наряду с традиционными, выполняющий ряд других функций: пищеварительно-абсорбирующую, транспортную, секреторную, экскреторную и осморегуляторную, т. е. покровные ткани полифункциональны. Следовательно, взаимодействия паразитов и хозяина у ленточных червей осуществляются посредством покровных тканей. У плоских червей других групп эти процессы могут осуществляться не столь ярко. Так, поздний переход к покровному пищеварению у трематод происходит лишь у поколения спороцист. У редий он, по-видимому, не доведён до конца, а у некоторых марит, если и имеет место, то находится на первых этапах своего становления. Важно отметить, что в процессе формирования покровов на ранних этапах онтогенеза цестод возникновению микротрихий предшествует формирование микроворсинок. Микроворсинки сходной структуры наблюдаются также на поверхности тела парьентий трематод, у спороцист, личинок кишечника. Однако у цестод микроворсинки, по-видимому, не могут обеспечить дальнейшее развитие паразита. Вместо них появляются микротрихии, способствующие быстрому росту и развитию червей, а также прикреплению их в кишечнике хозяина.

У плоских червей большое адаптивное значение имеют железистые образования. Наибольшим разнообразием железистых аппаратов характеризуются свободноживущие турбеллярии, имеющие большой набор желез, различающихся по составу секрета и функциям. У эндопаразитических плоских червей наиболее многообразны железы у свободноживущих личинок трематод — церкирий, активно проникающих в ткани хозяина. Железистые образования у цестод менее разнообразны, но сильнее специализированы по своим функциям, чем у других плоских червей, что можно объяснить более ранним переходом цестод к эндопаразитическому образу жизни. Функции желез цестод, как и трематод, отражают особенности их биологии и жизненных циклов и играют важную роль в осуществлении последних. Железы у цестод на личиночных стадиях выполняют функции проникновения, иннервации в ткани хозяина и достижения места паразитирования, что можно оценивать как адаптацию к паразитизму на уровне ценотенеза. У половозрелых цестод фронтальные железы выполняют, вероятно, защитную функцию. Фронтальные и тегументальные железы многих цестод одноклеточные. Однако у цестод некоторых групп железы развиты чрезвычайно сильно и образуют мощные железистые комплексы синцитиального строения, заполняющие большую часть паренхимы червя (плероцеркиды *D. latum*, взрослые особи *Caryophyllaeus laticeps* и *Cyathocephalus trilineatus*).

Чрезвычайно большой интерес представляют данные последнего времени о протонефридной системе цестод, позволяющие по-иному оценить ее функциональную роль. На основании электронно-микроскопических, физиологических и биохимических исследований этой системы нам удалось экспериментально установить, что ее основные функции у цестод — не осморегуляторная и выделительная, как считалось ранее, а циркуляторная или транспортная. При этом хорошо развита и широко разветвленная протонефридная система обеспечивает распределение по всему телу цестод как питательных веществ, так и экскретов, скопление которых в организме неравномерно. Возникновение такой функции и соответствующих ей структур именно у цестод обусловлено, по всей вероятности, значительным увеличением их линейных разме-

ров. Разветвленная сеть сосудов оказалась единственной трубчатой системой, связывающей все части организма на всем протяжении стробилы у цестод — паразитических животных, не имеющих других подобных структур. Экспериментально нами было показано, что осморегуляторная и экскреторная функции у цестод осуществляются через покровные ткани (Куперман, 1982).

В ходе длительной эволюции цестод возник ряд других морфофункциональных особенностей, отражающих четкую адаптацию плоских червей этой группы к паразитизму. Высокая плодовитость, массовая продукция яиц за счет стробилиции и множественная закладка половых аппаратов у большинства цестод способствовали сохранению и широкому распространению этих червей. Для цестод, однако, характерны не только морфофункциональные, но и экологические адаптации, выработавшиеся в ходе эволюции. Являясь паразитами акул, ведущих пелагический хищный образ жизни, цестоды не имели бы возможности существовать и широко распространяться, если бы не выработали сложный жизненный цикл. Последний обеспечивает переход от одного хозяина к другому, несмотря на их значительное пространственное разобщение. Включение в жизненный цикл ленточных червей промежуточных хозяев, объединенных между собой и облигатным хозяином пищевыми связями, обеспечило широкое распространение цестод в морских и океанических водоемах. Процесс усложнения жизненного цикла имеет место не только у цестод, но и у других паразитических червей (например, трематод). Однако такое усложнение осуществляется разными путями у гельминтов каждой группы.

В процессе становления онтогенеза у цестод на ранних стадиях развития возник ряд приспособлений, обеспечивающих сохранность свободноплавающих личинок от воздействия факторов внешней среды и облегчающих их попадание в промежуточного хозяина (Human, 1951; Voge, 1967, 1973; Freeman, 1973; Slais, 1973). Для многих представителей низших цестод характерно наличие плотной, малопроницаемой яйцевой оболочки, предохраняющей онкосферу от влияния этих факторов. У высших цестод роль ее выполняет капсула и особенно сильно развитый эмбриофор, окружающий онкосферу. Адаптивный характер несет и перенос развития онкосферы из внешней среды на период развития яиц в матку червей, что свойственно цестодам некоторых групп (Куперман, 1978а, 1978б). Имеются многочисленные морфологические особенности строения яиц (разнообразная форма, наличие у них отростков и т. д.), облегчающие их попадание в промежуточных хозяев (Jarecka, 1970).

Новые данные о структуре и функциях церкомера дают основание по-иному оценить роль этого образования у цестод разных групп. Представление Б. Е. Быховского (1957) о церкомере как о рудименте или филогенетическом остатке некогда важного образования не может быть в полной мере распространено на всех цестод. У псевдофиллидных цестод церкомер процеркоидов подвергается глубоким дегенеративным изменениям и часто отмирает (Куперман, 1973). Однако и у них вкрячя со сложной системой мышц у онкосфер (участок церкомера) способны прикреплению личинок и стенке кишечника бесспорочных и проинволюционировавших их в полость тела хозяина. У некоторых карнофиллидных цестод (*Archigetes*), как показано нами, церкомер сильно развит, активно функционирует, в нем расположены элементы половой системы — желточники. И наконец, у циклофиллидных цестод церкомер увеличивается в течение всего периода существования личинки. Он эвниматически активен и играет значительную роль в метаболизме, в увеличении абсорбционной поверхности тела личинки и в накоплении энергетических веществ (Baron, 1971; Moszon, 1973а, 1973б; Краснощечков, Бондаренко, 1976; Краснощечков и др., 1977). Церкомер (хвостовой придаток) циклофиллидных цестод участвует в формировании сложных оболочек ларвонидов разнообразных типов и выполняет защитную и трофическую функции (Краснощечков, Никишина, 1979; Краснощечков, 1980).

В результате многочисленных адаптивных перестроек цестоды не только освоили водную среду, но и в отличие от моногеней проникли вместе с хозяевами в наземную и воздушную среды. В современный период цестоды переживают самый биологический прогресс, о чем свидетельствуют данные об их распространении среди животных разных групп. Цестоды встречаются среди представителей 5 классов позвоночных животных и распределяются по количеству

видов червей в каждом классе в следующем порядке: наибольшее количество у птиц, затем следуют млекопитающие, хрящевые и костистые рыбы, рептилии и амфибии (Кузнецова, 1974). Однако при анализе распределения крупных таксонов цестод на первое место выходит хрящевые рыбы (5 отрядов), затем костистые рыбы (4 отряда), далее следуют амфибии, рептилии, птицы (в каждом по 3 отряда) и, наконец, млекопитающие (3 отряда). Такой характер распределения цестод среди разных групп хозяев отражает основные направления эволюции гельминтов этого класса.

Хрящевые рыбы (акулы, скаты) характеризуются абсолютной самостоятельностью фауны цестод, включающей отряды *Tetraphyllidea*, *Diphyllidea*, *Lecanicephalidea* и *Truwanophylcha*, которые в половозрелом состоянии не встречаются у других хозяев (Кузнецова, 1974). Для представителей этих отрядов «особенно многообразие прикрепительных аппаратов сколекса, что позволяет лучше понять филогению цестод (Дубинина, 1980).

Эволюция цестод хрящевых рыб протекала параллельно эволюции их хозяев, прошедших сложную историю развития с чередованием периодов расцвета и упадка. Некоторые виды современных акул появились в среднем и позднем девоне, тогда как расцвет древних морских акул относят к раннему карбону. Начиная с позднего карбона, в течение длительного периода произошло несколько всплесков расцвета и угнетения акулы (Глякман, 1964). В связи с этим чрезвычайный интерес представляет недавнее обнаружение американскими исследователями в кишечнике ископаемой каменноугольной акулы (период карбона) яиц цестод, идентифицированных с помощью сканирующего микроскопа (Zangl, Case, 1976). Эта находка очень важна, так как на основе палеонтологических остатков дает редкое в паразитологии веское подтверждение существования цестод в кишечнике акул уже в карбоне. Становление цестод несомненно филогенетически связано с хрящевыми рыбами. Акулы, господствовавшие в морях, всегда стояли на вершине пищевой цепи, что обеспечило им роль окончательных хозяев цестод.

Усложнение жизненного цикла цестод в морях способствовало переходу их на костистых рыб, расцвет которых начался в конце верхнего мела (Данильченко, 1964). Этот переход могли осуществить лишь сравнительно мало специализированные представители цестод, давние начало отряду *Pseudophyllidea*. Наличие среди псевдофиллидных цестод паразитов не только морских, но и пресноводных рыб свидетельствует о начале освоения пресных вод. Цестоды отрядов *Xiproteoanidea* и *Proteocephalidea* встречаются только у пресноводных рыб. У костистых рыб нет ни одного отряда цестод, общего с хрящевыми. Количество видов цестод у хрящевых рыб значительно выше, чем у костистых (Кузнецова, 1974). С костистых рыб цестоды, по-видимому, перешли на других позвоночных: амфибий, рептилий, млекопитающих и птиц. У амфибий и рептилий паразитируют представители отрядов *Pseudophyllidea* и *Proteocephalidea*, а также цестоды отряда *Cyclophyllidea*. Широкое распространение и бурная вспышка видообразования птиц и млекопитающих способствовали такой же вспышке паразитирующих в них цестод отряда *Cyclophyllidea*. Некоторые представители отряда *Pseudophyllidea* частично освоили птиц и млекопитающих в результате трофических связей с костистыми рыбами (Кузнецова, 1974). Что касается промежуточных хозяев, то их чрезвычайное разнообразие в систематическом положении свидетельствует о вторичном включении их в жизненные циклы цестод, что определяется только экологическими моментами. Распределение моногеней, гирокотилд и цестод среди современных позвоночных подчеркивает их близкие филогенетические отношения. Основное ядро паразитофауны хрящевых рыб представлено группами надкласса *Sergostomomorphae* (Кузнецова, 1974), с которыми они филогенетически связаны. Распределение червей этих групп по их хозяевам показывает, что именно на хрящевых рыбах осуществлялось становление этого надкласса, а также дивергенция, в результате которой возникли моногеней, гирокотилды и цестоды. Четко выраженная узкая специфичность и глубокая специализация, количественное преобладание крупных таксонов и относительно небольшого числа современных хрящевых рыб подтверждают справедливость объединения моногеней, гирокотилд и цестод в надкласс *Sergostomomorphae* (Баховский, 1937, 1957). Моногеней,

гирокотилиды, амфилины и цестоды хрящевых рыб относятся к первичным гидроблонтам (Спасский, 1980).

В силу многих перечисленных выше обстоятельств цестоды оказались наиболее продвинутой и специализированной группой плоских червей на пути адаптации к паразитическому образу жизни. В связи с этим их рассматривали как классический пример серьезных регрессивных изменений, обусловленных паразитизмом. Однако понимание этого явления в последнее время несколько усложнилось. Ю. И. Полянский (1969) установил, что регресс определяется в основном 3 группами факторов: 1) уровнем высоты организации исходной свободноживущей группы; 2) образом жизни и средой обитания свободноживущих предков паразитов; 3) временем с момента перехода данной группы к паразитизму. Регрессивные изменения появляются в большей степени у тех паразитов, свободноживущие предки которых имели более высокий уровень организации. Это утверждение нельзя не признать справедливым, ибо у более высоко развитого организма имеется больше возможности к упрощению организации и снижению ее уровня. Для плоских червей характерен относительно низкий уровень организации, что уменьшает возможности его снижения по сравнению с другими организмами, например с паразитическими раками. Значат ли это, что у плоских червей при переходе к паразитизму отсутствуют возможности регрессивных изменений? Решение этого вопроса затрудняется тем, что у паразитических организмов часто наблюдаются существенные усложнения и даже прогрессивные изменения некоторых систем при общем регрессе организма.

Прежде чем приступить к решению этого вопроса в отношении цестод, следует обратиться к трактовке проблемы морфофизиологического прогресса таких крупных отечественных эволюционистов, как А. Н. Северцов (1939) и И. И. Шмальгаузен (1968а, 1968б, 1982). А. Н. Северцов (1939) подчеркивал, что биологический прогресс, приводящий к увеличению количества особей и их прогрессирующему расселению, достигается многими путями, в том числе и путем регрессивных изменений. Что касается морфофизиологического прогресса, то это, так же как и регресс, лишь один из частных путей осуществления общего биологического прогресса. Он связан с повышением уровня и дифференцировкой различных систем органов, в результате чего поднимается общая жизнедеятельность организма. В таких случаях изменения его как целого идут в сторону прогресса, который обеспечивает более сложные и более координированные действия животного. И. И. Шмальгаузен (1968а) укаывает: «Степень дифференциации организма — общеприятный показатель высоты организации. Так как дифференциация неизбежно ведет к интеграции, которая определяет высшие функции организма как целого, мы с еще большим основанием можем считать степень интеграции показателем морфологического прогресса» (с. 159).

Рассмотрим с этой точки зрения организацию цестод и дадим характеристику их основных систем органов. Органы размножения, в том числе и половая система, у цестод сильно развиты и далеко продвинуты, что характерно для всех паразитических организмов. Половая система несомненно должна рассматриваться как прогрессивная, обеспечивающая цестодам эффективную репродуктивную деятельность. Наряду с ней высокого уровня развития и усложнения достигают у многих цестод органы прикрепления, столь необходимые для существования паразитов в просвете кишечника. Прогрессивные изменения рассмотренных систем, однако, не требуют от организма высокого уровня организации, равно как и большей интеграции. Следовательно, эти системы не могут быть показателем общего морфофизиологического прогресса цестод.

Иначе обстоит дело с пищеварительной системой. Большинство зоологов в настоящее время придерживается мнения, что пищеварительная система у предков цестод существовала, а затем в процессе адаптации к паразитизму в кишечнике редуцировалась. У предков цестод (примокшечные турбеллярии и промоногены) имеется дифференцированная пищеварительная система (рот, глотка, пищевод и ветви кишечника), выполняющая сложные функции восприятия пищи, ее размягчения, продвижения и собственно пищеварения (полостного и мембранного), а также всасывания. Такая дифференциация требует определенной интеграции действий пищеварительной системы. У цестод полностью

отрачен пищеварительный тракт и значительная часть его функций исчезает. Функции пищеварения и всасывания берет на себя тегумент. Следовательно, cestоды, став специализированной группой кишечных паразитов, сохранили лишь две основные функции: мембранное пищеварение и абсорбцию (активный транспорт или диффузию) пищи. Все остальные функции, свойственные пищеварительной системе, в том числе и полностью пищеварение, возлагаются на хозяина (Уголев, 1967, 1985; Уголев и др., 1985). Пищеварительный аппарат cestод, принимающий вид специализированных покровов с микротрихиями, явно дезинтегрирован по сравнению с пищеварительной системой других групп плоских червей. При этом вместе с потерей ряда пищеварительных функций имеет место чрезвычайное усиление сохранившихся (распределение по всей поверхности тела, создание мощного аппарата микротрихий, аналогичного щеточной кайме энтероцитов кишечника). Таким образом, покровное пищеварение cestод представляет собой пример биологического прогресса трофической функции, основанной на морфофизиологическом регрессе всей пищеварительной системы.

Противоречивые данные получены при анализе мышечной системы. С одной стороны, по сравнению с кожно-мышечным мешком прикишечных турбеллярий у cestод наблюдается определенное усложнение, усиление и некоторая дифференцировка мышечной ткани. Например, создание специализированной мускулатуры в сколексе связано с функционированием органов прикрепления. В ряде случаев отдельные мышечные элементы достигают мощного развития и в стробиле, особенно у крупных cestод (например, у ленточид). Однако это усиление связано не столько с выработкой сложного и хорошо координированного движения, сколько с необходимостью прикрепления и противодействия червей перистальтическому движению кишечника хозяина. Координация движений в значительной степени зависит от интегрирующей деятельности нервной системы, которая у cestод недостаточно высока. Хотя cestоды обладают более мощной мускулатурой, нельзя сказать, что их движения более сильные, целенаправленные и координированные, чем движения свободноживущих турбеллярий. Таким образом, усиление мышечной системы cestод не способствует общей интеграции систем организма, а следовательно, не обеспечивает морфофизиологического прогресса. Большим своеобразием отличается у cestод хорошо развитая протонефридиальная система. Утратив значительную часть выделительной и осморегуляторной функций, она приняла на себя роль распределения питательных веществ и экскретов. Будучи единственным трубчатим органом в организме плоских червей, протонефридиальная система способствует лучшему распределению веществ в теле наиболее крупных по размерам гельминтов.

Таким образом, интегрирующая роль протонефридиальной системы не вызывает сомнений. Все же нам кажется, что усиление деятельности этой системы лишь компенсирует дезинтегрирующие последствия резкого увеличения размеров тела cestод, а не выводит их на более высокий уровень развития. Характерно, что у плерококков и нестробилированных cestод сравнительно небольшого размера протонефридиальная система развита значительно слабее, чем у крупных взрослых особей.

Нервная система у cestод до настоящего времени была изучена сравнительно слабо. Результаты последних исследований привели к неоднозначной трактовке уровня организации нервной системы плоских червей различных групп. Соответственно возникает необходимость более подробно остановиться на ее обсуждении. Известно, что нервная система cestод, как и других плоских червей, построена по типу ортогона. По сравнению с прамонихейными турбелляриями нервная система cestод претерпела ряд выраженных изменений. Прежде всего увеличилось число пар нервных стволов: во меньшей мере от 3 до 5 пар, а в некоторых случаях (при особо сильном увеличении размеров) вплоть до 60 пар (Котикова, 1979). Процесс увеличения количества стволов рассматривается В. Н. Беклемишевым (1964) как регрессивный признак. По нашему мнению, причина увеличения числа нервных стволов у cestод в значительной мере связана с необходимостью компенсации дезинтеграции организма, связанной с чрезвычайным увеличением длины тела. Более того, увеличение размеров тела по сравнению с исходными свободноживущими предковыми формами приводило и возникновению в его разных частях нервных ганглиев, расположенных на

разных уровнях. Хотя эти плексусы и соединены между собой и со стволами, трудно говорить о возросшей интеграции нервной системы. Действительно, основной аппарат, призванный осуществлять интегративные функции, т. е. головные ганглии цестод, остается на достаточно низком уровне организации по сравнению с *Neorhabdoscoela*. Кроме того, головной ганглий цестод характеризуется более рыхлым и неравномерным распределением клеток. Это связано с очень слабым развитием органов чувств; у цестод сохраняется лишь небольшое число рецепторов. Наряду с этим у паразитических плоских червей, особенно у цестод, отчетливо прослеживается процесс упрощения нейронов на ультраструктурном уровне, что свидетельствует об уменьшении функциональной деятельности нервной системы в целом (Голубев, 1982).

Появление нервных плексусов — результат компенсации большой, а в масштабах плоских червей — огромной удаленности отдельных частей стробилы и составляющих ее члеников от головного ганглия. Возникает необходимость в связях не только с центральной частью нервной системы, что осуществляется увеличивающимися в числе нервными стволами, но и между отдельными частями члеников, каждый из которых иногда крупнее исходных прилегающих турбеллярный. Именно с этим связано возникновение плексусов — простых нервных сплетений, стоящих на весьма низком уровне организации. Появление нервных плексусов способствует скорее автономизации отдельных частей тела, в первую очередь члеников, но отнюдь не интеграции всего организма в целом.

Таким образом, уровень организации нервной системы свидетельствует скорее в пользу дезинтеграции организма цестод. Отдельные усложнения в какой-то степени компенсируют лишь проводящую роль этой системы. Упрощение строения головных ганглиев, а также структуры и функции нейронов позволяет сделать заключение, что интегрирующая роль нервной системы оказывается на невысоком уровне.

Мы отмечаем, что тургент выполняет функции многих утраченных или изменивших свое назначение систем. Сохраняя свои исходные функции — защитную и опорную, он полностью принимает на себя функцию пищеварительной системы и частично осморегуляторной и выделительной, превратившись в своеобразный мультифункциональный орган. Это также можно рассматривать как проявление морфофизиологического регресса, уменьшающего дифференциацию отдельных систем органов.

Таким образом, в оценке уровня организации, как было уже сказано, главенствующую роль играет не столько степень прогрессивного развития той или иной системы, сколько уровень интеграции организма. Соответственно необходимо учитывать не только строение и деятельность какой-либо системы, но и объем тела, который она обслуживает. При одном и том же устройстве и размерах системы крупная особь будет менее интегрирована. Это обстоятельство следует учитывать при оценке функциональной деятельности всех систем. Особенно это важно при оценке систем, деятельность которых заключается в усилении интеграции всего организма (нервная, кровеносная и др.).

Итак, анализ основных систем показывает, что несмотря на усовершенствование и прогресс некоторых из них и даже наличие отдельных процессов, способствующих интеграции всего организма, общий уровень последнего остается относительно невысоким. Развитие организма цестод пошло по пути морфофизиологического регресса. Именно этим путем цестоды — один из наиболее специализированных эндопаразитов — достигли значительного биологического прогресса.

На основании данных последних лет можно заключить, что вопрос о регрессивных и прогрессивных изменениях как отдельных систем органов, так и всего организма гораздо сложнее, чем представлялось ранее. Процессы прогрессивной или регрессивной эволюции не только сложны, но и внутренне противоречивы. Отдельные системы могут развиваться в различных направлениях. При этом определяющую роль в общем подъеме или снижении уровня организации будут играть интегрирующие системы и в конечном итоге общая степень интеграции всего организма. Мы стремились показать, что в этом отношении цестоды как один из наиболее древних эндопаразитических многоклеточных организмов прошли большой путь разнообразных изменений, сопровождающихся как упрощением, так и услож-

нением тех или иных систем органов. Результат их структурных и функциональных перестроек является следствием далеко зашедшей адаптации цестод к эндопаразитизму. Это способствует узкой специализации и существенным регрессивным изменениям цестод, что не исключает, однако, прогрессивного развития и функциональной эффективности отдельных органов и систем.

SUMMARY

The results of fundamental morphofunctional investigations carried out using a large group (35 species) of lower-cestodes of six orders: Caryophyllidea, Pseudophyllidea, Trypanorhyncha, Diphyllidea, Tetraphyllidea, Proteocephalidea — dangerous parasites for fish and humans are summarized in this book. A complex of morphological (SEM, TEM, histology, histochemistry) and some physiological and biochemical methods of investigation have been used. On this basis the ultrastructure, function, and regularities of development of the tegument, gland apparatuses, protonephridial and nervous systems of cestodes at each stage of their ontogenesis as well as in the phylogenesis have been studied. The author's original material is argued by the analysis of the existing world literature. The change in functions of the main systems of cestodes is verified experimentally. It has been shown that along with the barrier-protective, supporting and digestive-absorbitive functions the tegument performs osmoregulatory, secretory and excretory functions as well.

The protonephridial system becomes partly distributive accomplishing the circulation of nutrient substances and metabolites about the body of worms subsequently liberating them through the tegument. The gland apparatuses participate in completing of the life cycles and accomplishing protective functions of cestodes. A comparative morphofunctional analyses of the main systems of Plathelminthes has been carried out.

The importance of the obtained data for taxonomy and evolution of the cestodes and their phylogenetic relationships with other classes of Plathelminthes are discussed. The ways of evolution of the life cycles as a form of their ecological adaptation to the environment and the peculiarities of their morphofunctional adaptation to parasitism are considered.

- торые аспекты биологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 26 с.
- Котикова Е. А. Гистологический метод выявления нервной системы у плоских червей // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 1. С. 79—81.
- Котикова Е. А. Сравнительно-анатомическое исследование нервного аппарата плоских червей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 21 с.
- Котикова Е. А. Локализация холинэстеразы у паразитических плоских червей // Тр. Всесоюз. ин-та гельминтологии. 1974. С. 173—174.
- Котикова Е. А. О закономерности эволюции нервного аппарата cestод // Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л.: Наука, 1976. С. 33—34.
- Котикова Е. А. Эволюция нервного аппарата cestод и закономерности в изменении числа стволов // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: Наука, 1977. С. 39—41.
- Котикова Е. А. Особенности эволюции нервного аппарата cestод // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 84. С. 34—38.
- Котикова Е. А. Нервный аппарат паразитических турбеллярий Graffiiidae из морских бреховых моллюсков // Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Вильнюс: Изд-во Вильн. ун-та, 1980. С. 53—54.
- Котикова Е. А., Куперман Б. И. Изучение анатомии нервного аппарата cestод отряда Pseudophyllidae // Проблемы паразитологии: Материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. Киев: Наукова думка, 1975. Ч. 1. С. 280.
- Котикова Е. А., Куперман Б. И. Развитие нервного аппарата *Tricestophorus pobiozicae* (Cestoda, Pseudophyllidae) в онтогенезе // Паразитология. 1977. Т. 11, № 3. С. 252—259.
- Котикова Е. А., Куперман Б. И. Анатомия нервного аппарата cestод семейства Amphicetylidae и Diphyllobothriidae (Pseudophyllidae) // Паразитология. 1978а. Т. 12, № 3. С. 210—217.
- Котикова Е. А., Куперман Б. И. Новые данные о строении нервного аппарата cestод отряда Pseudophyllidae // Биология моря. 1978б. № 6. С. 41—45.
- Краснодубский Е. Г. Железистые аппараты церкарий некоторых видов трематод // Вестн. ЛГУ. 1972. № 21. С. 21—30.
- Краснодубский Е. Г. Железистые клетки мантии некоторых видов трематод // Паразитология. 1973. Т. 7, № 5. С. 418—422.
- Краснодубский Е. Г. Железистые образования трематод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 22 с.
- Краснощев Г. П. Морфология покровных тканей плоских червей // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 93—115.
- Краснощев Г. П. Церкомер — личиночный орган cestод // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 4. С. 615—627.
- Краснощев Г. П., Бондаренко С. К. Гистохимическое изучение цистацерков рода *Arporakakis* Clegg, 1903 (Hymenolepididae) // Паразитология. 1976. Т. 10, № 1. С. 25—28.
- Краснощев Г. П., Никушин В. П. Ультраструктура защитных оболочек личинки cestод // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 116—132.
- Краснощев Г. П., Наужинис Л. Т. Железа хоботка личинки *Taenia crassiceps* (Cestoda: Taeniidae) // Паразитология. 1981. Т. 15, № 8. С. 519—523.
- Краснощев Г. П., Наужинис Л. Т., Контрявичене В. Д. Ультраструктура церкомера cestоды *Paricetiaenia rotosa* (Dilepididae) на ранних стадиях развития // Докл. АН СССР. 1977. Т. 237, № 5. С. 1241—1243.
- Кротов А. И., Халилов А. Г. Значение гольмных ганглиев и периферической нервной системы в регуляции двигательной активности cestод // Паразитология. 1974. Т. 8, № 5. С. 419—423.
- Кузнецова И. Г. Паразитофауна хрящевых рыб Патагонского шельфа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 18 с.
- Кузнецова В. В. Применение метода последовательной десорбции α -амлаза с отрезка кишки при изучении мембранного пищеварения у рыб // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 3 (100). С. 944—946.
- Кузнецова В. В. Особенности мембранного пищеварения у пресноводных костистых рыб // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 1 (102). С. 111—119.
- Кузнецова В. В. Мембранное пищеварение у круглоротых и рыб // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 4 (111). С. 684—696.
- Кузнецова В. В., Куперман Б. И. Сравнительная характеристика мембранного пищеварения у cestод и их хозяев — рыб // Паразитология. 1983. Т. 17, № 6. С. 436—442.
- Кузнецовская О. П., Дёмин Н. И. Происхождение и филогенетические связи гольмичиновых (Cestoda: Sargophyllidae) // Проблемы гидропаразитологии. Киев: Наукова думка, 1978. С. 95—104.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Tricestophorus* — паразиты рыб: Экспериментальная систематика, экология. Л.: Наука, 1973. 208 с.
- Куперман Б. И. Жизненный цикл *Eubothrium gudezumi* (Cestoda, Pseudophyllidae) // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М.: Наука, 1974. С. 138—142.
- Куперман Б. И. Электронно-микроскопическое исследование строения покровов cestод *Bothriophthalus acerpi* и *Eubothrium gudezumi* (Pseudophyllidae) // II Всесоюз. симпозиум по паразитам и болезням морских животных. Калининград: Наука, 1976а. С. 37—39.
- Куперман Б. И. Некоторые особенности ультраструктуры организации cestод и связь с их размножением в системе плоских червей // Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л.: Наука, 1976б. С. 31—32.
- Куперман Б. И. Биология и цикл развития *Eubothrium* (Cestoda, Pseudophyllidae) // Проблемы гидропаразитологии. Киев: Наукова думка, 1978а. С. 105—112.
- Куперман Б. И. Онтогенез и эволюция покровов cestод // Докл. АН СССР. 1978б. Т. 242, № 1. С. 245—248.

- Куперман Б. И. Особейности жизненного цикла и биологии цестод из личинчатых цестод // Биология моря. 1978а. № 4. С. 53—60.
- Куперман Б. И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шенниковское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озеро) // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1979а. № 38/41. С. 133—159.
- Куперман Б. И. Электронная микроскопия в изучении морфофункциональных основ адаптации к паразитизму у ленточных червей // 11 Всесоюз. конф. по электрон. микроскопии: Тез. докл. М.: Наука, 1979б. Т. 2. С. 182.
- Куперман Б. И. Ультраструктура покровов цестод и ее значение для систематики // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1980а. Т. 29. С. 84—95.
- Куперман Б. И. Сравнительные аспекты ультраструктурной организации ленточных цестод // Материалы Всесоюз. о-ва гельминтологов АН СССР. М., 1980б. С. 97—98.
- Куперман Б. И. Ультратонкая структура покровных тканей и железистых аппаратов цестод в онтогенезе // Епид. внутр. вод. Шифром. бол. Л., 1981. № 51. С. 29—36.
- Куперман Б. И. Функциональная морфология внешних цестод: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1982. 32 с.
- Куперман Б. И. Ультратонкая организация процеркоидов трех отрядов цестод, паразитирующих в водных позвоночных // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. М., 1986. С. 85—87.
- Куперман Б. И., Веригина И. А., Кузмина В. В. Ультраструктура кишечного желатина лямблии *Leish (L.)* // Вопр. ихтиол. 1985. Т. 25, вып. 2. С. 275—282.
- Куперман Б. И., Бисеров Н. М., Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г. Морфофункциональные основы адаптации цестод к организму хозяина // VIII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л.: Наука, 1985. С. 78—80.
- (Куперман Б. И., Давыдов В. Г.) Kuperman B. I., Davudov V. G. The ultrastructure and function of frontal glands of cestodes // Fourth intern. congr. of parasitol., Sec. B, Warszawa, 1978. P. 40.
- Куперман Б. И., Давыдов В. Г. Ультратонкая организация и эволюция железистых аппаратов псеудофиллидных цестод на ранних этапах их онтогенеза // III Всесоюз. симпози. по паразитам и болезням беспозвоночных. Видное: Изд-во Видн. ун-та, 1980. С. 182—183.
- (Куперман Б. И., Давыдов В. Г.) Kuperman B. I., Davudov V. G. The fine structure of glands in oncospheres, procercooids and plerocercoids of Pseudophyllidae // Intern. J. Parasitol. 1982a. Vol. 12, N 2—3. P. 135—144.
- (Куперман Б. И., Давыдов В. Г.) Kuperman B. I., Davudov V. G. The fine structure of frontal glands in adult Cestodes // Intern. J. Parasitol. 1982b. Vol. 12, N 4. P. 285—293.
- Куперман Б. И., Давыдов В. Г. Экспериментальное изучение процессов дестробилизации и восстановления стробила у цестод // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1983. № 48 (51). С. 133—141.
- Куперман Б. И., Кузмина В. В. Ультраструктура внешнего эпителия щуки *Esox lucius L.* // Вопр. ихтиол. 1984. Т. 24, вып. 3. С. 431—437.
- Куровский Л. Я. Амфилогическая активность плероцеркоидов *Ligula intestinalis* — паразита карповых рыб // Некоторые вопросы зоологии и морфологии животных. Киев: Наукова думка, 1975. С. 33—34.
- Лысанов Н. А. Пути эволюции животного мира: Анализ организации главнейших типов многоклеточных животных. М.: Советская наука, 1955. 400 с.
- Лозачев Е. Д. Морфологические закономерности эволюции цестод // Кемерово: Изд-во Кемеровского института, 1968. 8 с.
- Лозачев Е. Д. О филогенетическом положении цестод: Класс или тип. Алята-Ата; Кемерово, 1970. 12 с.
- Лозачев Е. Д. Положение цестод в системе: Класс или тип? // Чтения памяти Е. П. Павловского. Алята-Ата: Наука КазССР, 1971. С. 18—29.
- Лозачев Е. Д. Парехима цестод как орган в индивидуальном и историческом развитии // Научные и прикладные проблемы гельминтологии. М.: Наука, 1978. С. 59—65.
- Лозачев Е. Д., Богданов В. Р. Микроморфология цестод и гистология оскудистой системы цестоды *Hydatigera tenuisiformis* // VII науч. конф. Тез. докл. Кемерово, 1984. С. 3—8.
- Лозачев Е. Д., Дмитриева Е. К. К вопросу о морфологии и гистологии межклеточных желез цестоды *Moniezia expansa* (Rad, 1810) // Helminthologia. 1961. Т. 3, № 1—4. С. 234—243.
- Маммаев Ю. П. О типологах происхождения цестод от архитезообразных предков, паразитирующих у одноклет. // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 9. С. 1277—1283.
- Маммаев Ю. В. Черты по морфологии бескишечных турбеллярий // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1967. Т. 44. С. 20—108.
- Маммаев Ю. В. Морфология ресничных червей и ставроплатес организации многоклеточных: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1984. 41 с.
- Маммаев Ю. В., Котикова Е. А. О морфологических особенностях лервного аппарата бескишечных турбеллярий // Зоол. журн. 1972. Т. 51, № 4. С. 477—489.
- Маринич Г. И. Ультраструктура ктеноидного вооружения корацилии *Utricularia polydora* (Pallas, 1781) // Докл. АН СССР. 1984. Т. 278, № 4. С. 1022—1024.
- Ошаркин П. Г. К изучению синтетической экологии гелиминтов. Владивосток: ДВ филиал АН СССР, 1959. 116 с.
- Павлова Л. И. Сравнительное морфологическое и гистологическое изучение протоцеркариальной системы цестод // Эволюционная морфология беспозвоночных животных // Л.: Наука, 1976. С. 36—37.
- Паллачевский Е. И. Организм как среда обитания // Природа. 1934. Т. 1. С. 80—91.
- Паллачевский Е. И., Гнездилов В. Г. Экспериментальное исследование над плероцеркоидом ленточного пирозоя в связи с вопросами о круге их потенциальных хозяев // Тр. ВМА РККА. 1939. Т. 19. С. 97—116.

- Поддубная Л. Г., Давыдов В. Г., Кушман Б. И. Морфофункциональное изучение *Ascaris meleoidis* Leuckart (1878) (Cestoda: Caryophyllidae) и связи с особенностями его жизненного цикла // Докл. АН СССР. 1984. Т. 276, № 4. С. 1010—1013.
- Поддубная Л. Г., Давыдов В. Г., Кушман Б. И. Морфофункциональное изучение некоторых представителей отряда Caryophyllidae (Cestoda) // Тр. Ин-та биологии внутр. вод: АН СССР. Л.: Наука, 1986. Вып. 53 (55). С. 208—217.
- Полянский Ю. И. О некоторых морфологических закономерностях в эволюции паразитических животных // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1969. С. 208—219.
- Пронина С. В. Взаимоотношения плероцеркоидов *Triaenophorus polydissi*, *T. vitellinae* и *Diphyllibothrium dentriticum* (Pseudophyllidae, Cestoda) с тканевыми системами рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1978. 23 с.
- Пронина С. В., Давыдов В. Г., Кушман Б. И. Гастрохимическое изучение некоторых параситофильных, псевдофилидных и протеофилидных cestod // Гидробиология и гидропаразитология Прибайкалья и Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1985. С. 153—167.
- Пронина С. В., Логачев Е. Д., Пронин Н. М. Углеводородержание белковидных и плероцеркоидных cestod отряда псевдофилиды и малюшек, окружающих их // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1981. № 10/2. С. 121—127.
- Протасова Е. И. Ботриозефалиты — ленточные гельминты рыб: Основы цестодологии. М.: Наука, 1977. Т. 8. 238 с.
- Русак Л. В. Некоторые данные о роли голых глистных в регуляции двигательной активности cestod *Hymenolepis* и *Diphyllidium swinhonis* // Мех. паразитологии и паразитар. болезни. 1965. Т. 34 (1). С. 106—107.
- Сидоров В. С., Смирнов Л. П. Жировой состав некоторых гельминтов холодолюбивых и теплолюбивых позвоночных // Журн. зоол., биохимии и физиологии. 1980. Т. 18, № 6. С. 551—555.
- Северцов А. И. Морфологические закономерности эволюции // М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Спаский А. А. Основы биогенетологии: основные группы cestod в их происхождении // Изв. АН СССР. Сер. биол. и хим. наук. 1980. № 5. С. 51—55.
- Судариков В. Е. Отряд Strigeidae (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // Trematoda животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 16. С. 219—513.
- Тимофеев В. А. Электроно-микроскопическое изучение известных телод плероцеркоидов и желваковой фазы *Schistosoma vivax* // Докл. АН СССР. 1964а. Т. 158, № 5. С. 1244—1247.
- Тимофеев В. А. Строение кутикулы *Schistosoma vivax* в разных фазах его развития в связи с особенностями питания cestod // Электронная и флуоресцентная микроскопия клеток. 1964б. С. 50—60.
- Тимофеев В. А. Строение и функция кутикулы и субкутикулярных клеточек некоторых cestod: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1966. 21 с.
- Тимофеев В. А., Кушман Б. И. Ультратонкое строение наружных покровов цестоды *Triaenophorus polydissi* (Pall) // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 2. С. 124—130.
- Тимофеев В. А., Кушман Б. И. Ультратонкое строение кутикулы и субкутикулярного слоя плероцеркоидов, плероцеркоидов и взрослых особей *Triaenophorus polydissi* (Pall.) // Паразитология. 1968. Т. 2, вып. 1. С. 42—49.
- Тимофеев В. А., Кушман Б. И. Возникновение и формирование микротрехий у cestod на примере *T. polydissi* по электронно-микроскопическим данным. // Докл. АН СССР. 1972. Т. 207, № 3. С. 757—758.
- Тимофеев В. А., Кушман Б. И. Электроно-микроскопическое исследование процессов возникновения и формирования покровов у cestod на примере *Triaenophorus polydissi* // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 4. С. 339—348.
- Тимофеева Т. А. Морфология, биология и жизненный цикл двух представителей рода *Aspidogaster* K. Wag: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 17 с.
- Тимошечкина Л. Г. Особенности ультраструктуры покровов и желвакового аппарата *Caryophyllaeus mellesis* отряда плероцеркоидов // Информ. биол. 1984. № 62. С. 30—33.
- Уголев А. М. Престенное (контактное) пищеварение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 170 с.
- Уголев А. М. Физиология и патология престенного (контактного) пищеварения. Л.: Наука, 1967. 230 с.
- Уголев А. М. Мембранные пищеварение: Подсубстратные процессы, организация и регуляция. Л.: Наука, 1972. 358 с.
- Уголев А. М. Гипотеза о возможности эволюции и специализации функций на основе резомбиции и транслокации элементарных функциональных блоков // Журн. зоол., биохимии и физиологии. 1982. Т. 18, № 1. С. 11—26.
- Уголев А. М. Функциональная эволюция и гипотеза функциональных блоков // Журн. зоол., биохимии и физиологии. 1983. Т. 19, № 4. С. 390—399.
- Уголев А. М. Эволюция пищеварения и прядения эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука, 1985. 544 с.
- Уголев А. М., Исаутова Н. И., Цветкова В. А. Эволюционная физиология, биохимия пищеварения и некоторые проблемы паразитологии // Паразитология: Теоретические и прикладные проблемы / Под ред. А. П. Маринича. Киев: Наукова думка, 1985. С. 93—102.
- Фреде В. И. Протозоофалиты — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий: Т. 5. Основы цестодологии. М.: Наука, 1965. 538 с.
- Хлебонич В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 235 с.
- Шапова-Касютинича О. А., Леутеня З. К. Биохимические аспекты взаимоотношений гельминта и хозяина: Обзор белков, углеводов и стероидов в процессах паразитирования. М.: Наука, 1979. 279 с.

- Шивалгауэн И. И. Интеграция биологических систем в их саморегуляция // Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968а. С. 157—182.
- Шивалгауэн И. И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968б. 440 с.
- Шивалгауэн И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии // Избр. тр. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Шульман С. С., Добролюбовский А. А. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитол. сб. Л.: Наука, 1977. Т. 27. С. 230—249.
- Шульман Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. 1. М.: Наука, 1970. 492 с.
- Шульман Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. 2. М.: Наука, 1972. 515 с.
- Andersen K. The functional morphology of the scolex of *Diphyllobothrium* Cobbold (Cestoda, Pseudophyllidae): A scanning electron and light microscopical study on scolexes of adult *D. dendriticum* (Nitzsch), *D. latum* (L.) and *D. ditremum* (Gruelin) // Intern. J. Parasitol. 1975a. Vol. 5, N 5. P. 487—493.
- Andersen K. Ultrastructural studies on *Diphyllobothrium ditremum* and *D. dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidae), with emphasis on the scolex tegument and the tegument in the area around the genital atrium // Ztschr. Parasitenk. 1975b. Bd 45, N 4. S. 253—264.
- Andersen K. Variation in scolex morphology within and between some species of the genus *Proteocephalus* Weisland (Cestoda, Proteocephala) with references to strobilar morphology // Zool. Schr. 1979a. Bd 8, N 4. S. 241—248.
- Andersen K. Studies on the scolex morphology of *Eubothrium* sp. with emphasis on characters usable in species discrimination and with brief references on the scolexes of *Bethrocephalus* sp. and *Trisenocephalus* sp. (Cestoda: Pseudophyllidae) // Ztschr. Parasitenk. 1979b. Bd 80, N 2. S. 147—156.
- Arne C., Threadgold L. T. A unique tegumentary cell type and unicellular glands associated with the scolex of *Eubothrium crassum* (Cestoda: Pseudophyllidae) // Rice University Press. 1976. Vol. 62, N 4. P. 21—34.
- Barker I. K. The penetration of oncospheres of *Taenia pisiformis* into the intestine of the rabbit // Canad. J. Zool. 1970. Vol. 48. P. 1329—1332.
- Baron P. J. On the histology, histochemistry and ultrastructure of the cysticercoid of *Reillettus cesticillus* (Molin, 1858, Fuhrmann, 1920) (Cestoda, Cyclophyllidae) // J. Parasitol. 1971. Vol. 62, N 2. P. 233—245.
- Baron P. J., Appleton T. Calcification in an ageing *Ligula intestinalis* (L.) plerocercoid from a bream (*Abramis brama* L.) // Ztschr. Parasitenk. 1977. Bd 53, N 2. S. 239—246.
- Bedini C., Pappi F. Fine structure of the turbellarian epidermis // Biology of the Turbellaria. 1974. N 4. P. 109—146.
- Beguin F. Etude au microscope électronique de la cuticule et de ses structures associées chez quelques cestodes. Essai d'histologie comparée // Ztschr. Zellforsch. 1966. Bd 72, N 1. S. 30—46.
- Bennett C. E., Threadgold L. T. *Fasciola hepatica*: Development of tegument during migration in mouse // Exper. Parasitol. 1975. Vol. 38, N 1. P. 38—55.
- Berger J., Mettrick D. F. Microtrichial polymorphism among hymenolepid tapeworms as seen by scanning electron microscopy // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1971. Vol. 90, N 4. P. 293—403.
- Bills R. E., Martin W. E. Fine structure and development of the trematode tegument // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1966. Vol. 85, N 1. P. 78—83.
- Bjorkman N., Thorsell W. On the fine structure and absorptive function of cuticle of the liver fluke *Fasciola hepatica* L. // Exper. Cell Res. 1964. Vol. 33, N 1. P. 319—329.
- Blair D. G., Bart M. D. B. Observations on the ultrastructure of papillae and associated sensilla on the scolex of *Mesocercaria americana* (Stiles, 1895) (Cestoda: Anoplocephalidae) // Canad. J. Zool. 1976. Vol. 54, N 5. P. 802—806.
- Blitz N. M., Smyth J. D. Tegumental ultrastructure of *Raillettus cesticillus* during the larval—adult transformation, with emphasis on the rostellum // Intern. J. Parasitol. 1973. Vol. 3, N 4. P. 561—570.
- Boglish B. J. Histochemical studies on *Hymenolepis microstoma* (Cestoda: Hymenolepididae) // J. Parasitol. 1963. Vol. 49, N 6. P. 969—997.
- Bonsdorff G. H., Forsten T., Gustafsson M. K. S., Wikgren B. J. Cellular composition of plerocercoids of *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda) // Acta zool. fennica. 1971. Vol. 132. P. 1—25.
- Bonsdorff G. H., Teikka A. The flagellar structure of the flame-cell in fish tapeworm (*Diphyllobothrium latum*) // Ztschr. Zellforsch. 1966. Bd 70, N 2. S. 169—179.
- Bortoletti G., Ferretti G. Observations on the ultrastructure of the tegument in the larval forms of *Hydatigera (=taenia) tenioformis* and considerations on the development of the cyclophyllidean cestodes larvae // Rev. Parasitol. 1971. Vol. 32, N 4. P. 249—271.
- Boyce N. F. A new organ in cestode surface ultrastructure // Canad. J. Zool. 1976. Vol. 54, N 4. P. 640—643.
- Brand Th. Chemical physiology of endoparasitic animals. New York: Acad. Press, 1952. 339 p.
- Brand T. von. Parasitenphysiologie. Stuttgart: Fischer, 1972. 353 p.
- Brand T. von, Mercado T. J., Nylen M. U., Scott D. B. Observations on function composition, and structure of cestode calcareous corpuscles // Exper. Parasitol. 1969. Vol. 9, N 3. P. 205—214.
- Brand T. von, Nylen M. U., Martin G. N., Churchwell F. K., Stites E. Cestode calcareous corpuscles: phosphate relationships, crystallization patterns, and variations in size and shape // Exper. Parasitol. 1969. Vol. 25, N 1—3. P. 291—310.
- Braaten T. An electron microscope study of the tegument and associated structures of

- the procoelod of *Diploglybostrium latum* (L.) // Ztschr. Parasitenk. 1968a. Bd 30, N 1, S. 95—103.
- Braten T.** The fine structure of the tegument of *Diploglybostrium latum* (L.). A comparison of the procoelod and adult stages // Ztschr. Parasitenk. 1968b. Bd 30, N 1, S. 104—112.
- Bresciani J.** The ultrastructure of the integument of the monogenean *Polystoma intergrum* (Froich, 1791) // Kgl. Veterinaer-og Landbohjsk. Arsskr. 1972. N 1. P. 14—27.
- Bresciani J., Kåle M.** On the ultrastructure of the epidermis of the adult female of *Kronborgia amphipodica* Christensen and Karsaworff, 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela) // Ophelia, 1970. Vol. 8, N 2. P. 209—230.
- Bryant C.** Electron transport in parasitic helminths and protozoa // Adv. Parasitol. 1970. Vol. 8. P. 139—172.
- Bullock T. H., Horridge G. A.** Structure and function in the nervous systems of invertebrates. San Francisco; London, 1963. Vol. 1. P. 3—798.
- Burt M. D., Phillips W. L.** The fine structure of *Urastoma cyprinae*, a microturbellarian found in oysters // Amer. Zool. 1969. Vol. 9, N 5. P. 547—527.
- Burt M. D., Sandeman J. M.** The biology of *Bothriomanes* (= *Diplocoelyle*) (Pseudophyllidea: Cestoda). Detailed morphology and fine structure // J. Fish. Res. Board Canada. 1974. Vol. 31, N 2. P. 147—153.
- Burton P. R.** The ultrastructure of the integument of the frog bladder fluke, *Gorgoderina* sp. // J. Parasitol. 1966. Vol. 32, N 5. P. 826—831.
- Butron J. B.** Histochemical observations on the cercaria of *Posthodiplostomum minimum* // Exper. Parasitol. 1963. Vol. 14, N 2. P. 193—203.
- Caley J.** Ultrastructural studies of the cysticercoid of *Moniezia expansa* (Anoplocephalidae) with special reference to the development of the cyst // Ztschr. Parasitenk. 1976. Vol. 48, N 3—4. P. 251—262.
- Charles G. H., Orr T. S. C.** Comparative fine structure of outer tegument of *Ligula intestinalis* and *Schistocephalus solidus* // Exper. Parasitol. 1968. Vol. 22, N 2. P. 137—149.
- Chew M. W. K.** *Taenia crassiceps*: ultrastructural observations on the oncosphere and associated structures // J. Helminthology. 1983. Vol. 57. P. 101—113.
- Chowdhury N., De Rycke P. H.** Structure, formation, and functions of calcareous corpuscles in *Hymenolepis microstoma* // Ztschr. Parasitenk. 1977. Bd 53, N 2, S. 159—169.
- Christensen A. M.** The geographical and bathymetrical distribution of the Fecampidae (Turbellaria, Rhabdocoela) // Hydrobiologia. 1981. Vol. 84. N 1. P. 13—16.
- Clegg J. A.** The schistosome surface in relation to parasitism. Functional aspects of parasite surfaces // Symp. Brit. Soc. Parasitol. 1972. Vol. 40. P. 23—40.
- Coggins J. R.** Tegument and apical end organ fine structure in the metacystode and adult *Proteocephalus ambloplitis* // J. Parasitol. 1980. Vol. 10, N 5—6. P. 409—418.
- Coll W. H.** Observations on the embryonic development of the cyclophyllidean cestode *Diplophallus polymorphus* with emphasis on the histochemistry of the egg membranes // Ztschr. Parasitenk. 1967. Bd 29, S. 356—373.
- Coll W. H.** Studies on the embryogenesis of the tapeworm *Citosteiza variabilis* (Stiles, 1895) using transmission and scanning electron microscopy // Ztschr. Parasitenk. 1979. Vol. 59, N 2. P. 151—159.
- Collin W. K.** Electron microscope studies of the muscle and hook systems of hatched oncospheres of *Hymenolepis citelli* McLeod, 1933 (Cestoda: Cyclophyllidae) // J. Parasitol. 1968. Vol. 54, N 1. P. 74—85.
- Collin W. K.** The cellular organization of hatched oncospheres of *Hymenolepis citelli* (Cestoda: Cyclophyllidae) // J. Parasitol. 1969. Vol. 55, N 1. P. 149—166.
- Collin W. K.** Electron microscopy of postembryonic stages of the tapeworm *Hymenolepis citelli* // J. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 6. P. 1159—1170.
- Coender G. A., Marchiondo A. A., Williams G. P., Andersen P. L.** Freezeetch characterization of the teguments of three melastocoides: *Echinocoelus granulosus*, *Taenia crassiceps* and *Taenia taeniiformis* // J. Parasitol. 1983. Vol. 69, N 3. P. 539—548.
- Conway-Jones P. B., Rothman A. H.** *Hymenolepis microstoma*: Tegumentary disks // Exper. Parasitol. 1978. Vol. 45, N 1. P. 108—115.
- Cooper A. R.** North American pseudophyllidean cestodes from fishes // Illinois Biol. Monogr. 1918. Vol. 4, N 4. 243 p.
- Cooper N. B., Allison V. F., Überlaker J. E.** The fine structure of the cysticercoid of *Hymenolepis diminuta*. III. The scolex // Ztschr. Parasitenk. 1975. Vol. 46, N 3. P. 229—239.
- Crompton D. W.** The sites occupied by some parasitic helminths in the alimentary tract of vertebrates // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1973. Vol. 48, N 1. P. 27—83.
- Crowe D. G., Burt M. D., Scott J. S.** On the ultrastructure of the polycercous larva of *Paricetotenaia paradoxo* (Cestoda: Cyclophyllidae) // Canad. J. Zool. 1974. Vol. 52, N 11. P. 1397—1405.
- Daly J. J., Sun C. N., Barron A. L., White H. J.** A type virus-like particles in a non-proliferating Spargnum of human host origin // J. Parasitol. 1975. Vol. 61, N 4. P. 775—777.
- Daugherty J. W., Taylor D.** Regional distribution of glycogen in the rat cestode, *Hymenolepis diminuta* // Exper. Parasit. 1966. Vol. 5, N 3. P. 376.
- Dike S. C., Read C. P.** Relation of tegumentary phosphohydrolase and sugar transport in *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1971. Vol. 57, N 2. P. 1251—1255.
- Dixon K. E.** A morphological and histochemical study of the cystogenic cells of the cercaria of *Fasciola hepatica* L. // Parasitol. 1966. Vol. 56, N 2. P. 215—287.
- Dixon K. E.** The biological significance of the tegument in digenetic trematodes // Rice Univ. Stud. 1970. Vol. 62, N 4. P. 237—252.
- Doe D.** Comparative ultrastructure of the pharynx simplex in Turbellaria // Zoomorphologia. 1981. Vol. 97, N 2. P. 133—193.
- Dorey A. E.** The organization and replacement of the epidermis in acelous turbel-

- lurians // Quart. J. Microsc. Sci. 1965. Vol. 105, N 2. P. 147-172.
- Mougherty R. M., Distefano U., Feller J., Mueller J. F.** On the nature of particles lining the excretory ducts of pseudophyllidean cestodes // J. Parasitol. 1975. Vol. 61, N 6. P. 1006-1015.
- Hilvers B., Ehlers U.** Die Feinstruktur eines ziliären Lamellarkörpers bei *Paratoplinaria gonostoides* Ax. (Turbellaria: Proseriata) // Zoomorphologie. 1977. Bd 87, N 1. S. 65-72.
- El-Naggar M. M., Kearn G. C.** Ultrastructural observations on the anterior adhesive in the monogeneans *Dactylogyrus amphidromium* Wagener, 1857 and *D. hemiphibothricum* Ergon, 1958 // Ztschr. Parasitenk. 1980. Bd 61, N 3. S. 223-241.
- Erasmus D. A.** Studies on phosphatase systems of cestodes. II. Studies on *Cysticercus tenuicollis* and *Moniezia expansa* (adult) // Parasitol. 1957. Vol. 47, N 1. P. 81.
- Erasmus D. A.** The biology of Trematodes. New York, 1972. 312 p.
- Erasmus D. A., Ohman C.** Electron microscope studies of the gland cells and host-parasite interface of the adhesive organ of *Cyathostyle bushiensis* Khan, 1962 // J. Parasitol. 1965. Vol. 51, N 5. P. 761-769.
- Jacob H. E.** The structure and development of *Loralibothrium* // Illinois. Biol. Monogr. 1927. Vol. 11, N 3. P. 1-74.
- Furet L., Mokhtar-Maamouri F.** Development embryonnaire de deux Phyllobothridae (Cestoda: Tetraphyllidae) // Ann. parasitol. humaine et comparée. 1976. Vol. 51, N 3. P. 309-327.
- Fairweather I., Threadgold L. T.** *Hymenolepis nana*: the fine structure of the penetration gland and nerve cells within the oncosphere // Parasitol. 1984. Vol. 82, N 3. P. 445-458.
- Fairweather I., Threadgold L. T.** *Hymenolepis nana*: the fine structure of the adult nervous system // Parasitol. 1983. Vol. 86, N 1. P. 89-103.
- Farooqi H. U.** The occurrence of certain specialised glands in the rostellum of *Taenia solium* L. // Ztschr. Parasitenk. 1958. Bd 18, N 3. S. 308-311.
- Fotherston D. W.** *Taenia Agdatigena*. IV. Ultrastructure study of the tegument // Ztschr. Parasitenk. 1972. Bd 58, N 3. S. 214-232.
- Fotherston D. W.** *Taenia Agdatigena*. V. Surface structure of the adult worm and evaginated scolex // Intern. J. Parasitol. 1975. Vol. 5, N 6. P. 615-619.
- Fisher H., Freeman R. S.** Penetration of parental plerocercoids of *Proteocephalus ambloplitis* (Leidy) into the gut of small-mouth bass // J. Parasitol. 1969. Vol. 55, N 4. P. 766-774.
- Fournier A.** Evolution du tegument des Polystomes (Monogene, Polystomatidae) au cours du cycle // Ztschr. Parasitenk. 1979. Bd 59, N 2. S. 169-185.
- Freeman R. S.** On the biology of *Proteocephalus parvialticus* Maculich (Cestoda) in Algonquin Park, Canada // Canad. J. Zool. 1964. Vol. 42, N 3. P. 387-408.
- Freeman R. S.** Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics // Adv. Parasitol. 1973. Vol. 11. P. 681-557.
- Fuhrmann O.** Cestoda. Unterklasse der Cestoda. Kuckenbach's Krumbach's // Handb. Zool. 1930-1931. Bd 2, N 3-4. S. 181-416.
- Furukawa T., Miyazato T., Okamoto K., Nakai Y.** The fine structure of the hatched oncospheres of *Hymenolepis nana* // Jap. J. Parasitol. 1977. Vol. 28, N 2. P. 49-62.
- Gabriel C.** Origine du tegument définitif chez les Cestodes Cyclophyllidae // Bull. Soc. Zool. France. 1982. T. 107, N 4. P. 565-570.
- Gabriel C., Gabriel J.** Etude ultrastructurale de la larve de *Ashmatia contracta* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Ztschr. Parasitenk. 1976. Bd 49, N 2. S. 164-177.
- Gabriel C., Euzet-Sicard S.** Etude du tegument et des récepteurs sensoriels du scolex d'un plerocercoid de Cestode Tetraphyllidae // Ann. parasitol. humaine et comparée. 1979. T. 54, N 6. P. 573-584.
- Gallacher S. S., Threadgold L. T.** Electron-microscope studies of *Fasciola hepatica*. II. The interrelationship of the parenchyma with other organs // Parasitology. 1967. Vol. 57, N 4. P. 627-632.
- Gerebznoff M. A.** Cholinesterases. London. 1959. 195 p.
- Grabiec S., Guttowa A., Jakutowicz K., Michajlow W.** Studies on highenergy compounds in coracidia of *Trisenocephalus nodulosus* (Pall) in various periods of their life // Acta parasitol. Polon. 1965. Vol. 13, N 3. P. 19-24.
- Graeber K., Storch V.** Elektronenmikroskopische an morphometrische Untersuchungen am Tegument von Cestoda und Trematoda (Plathelminthes) // Zool. Anz. 1979. Bd 202, N 5-6. S. 331-343.
- Grønneltvedt A. F.** Differentiation of the tegument and associated structures in *Diphyllobothrium dendriticum* Nitsch (1824) (Cestoda: Pseudophyllidae) // Intern. J. Parasitol. 1973. Vol. 3, N 3. P. 321-327.
- Gustafsson M. K. S.** The histology of the neck region of plerocercoids of *Trisenocephalus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidae) // Acta zool. fennica. 1973. Vol. 138. P. 1-15.
- Gustafsson M. K. S.** Basis cell types in *Echinococcus granulosus* // Acta zool. fennica. 1976. Vol. 146. P. 1-16.
- Gustafsson M. K. S., Valhela B.** Two types of frontal glands in *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidae) and their fate during the maturation of the worm // Z. Parasitenk. 1981. Vol. 66, N 2. P. 145-154.
- Gustafsson M. K. S., Wikgren B. J.** Peptidergic and aminergic neurons in adult *Diphyllobothrium dendriticum* Nitsch 1824 (Cestoda, Pseudophyllidae) // Z. Parasitenk. 1981. Vol. 64, N 2. P. 121-134.
- Halton D., Lyness R.** Ultrastructure of the tegument and associated structures of *Apodogaster conchicola* (Trematoda: Aspidogastrea) // J. Parasitol. 1971. Vol. 57, N 6. P. 1198-1210.
- Halvorsen O., Wisler K.** Studies of the helminth fauna of Norway. XXVIII: An experimental study of the ability of *Diphyllobothrium latum*, *D. dendriticum* and *D. ditremum* (Cestoda, Pseudophyllidae) to infect paratenic hosts // Norw. J. Zool. 1973. Vol. 21, N 3. P. 201-210.

- Hayunga E. C.** The structure and function of the scolex glands of three Caryophyllid tapeworms // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1979. Vol. 48, N 2. P. 171-179.
- Hayunga E. C., Mackiewicz J. S.** An electron microscope study of the tegument of *Huanterella nodulosus* Mackiewicz and McCrae, 1962 (Cestodea: Caryophyllidae) // Intern. J. Parasitol. 1975. Vol. 5, N 3. P. 308-319.
- Heath D. D.** The migration of oncospheres of *Taenia pisiformis*, *T. serialis* and *Echinococcus granulosus* within intermediate host // Intern. J. Parasitol. 1971. Vol. 1, N 2. P. 145-152.
- Hess E.** Ultrastructural study of the tetrahyridium of *Mezocostoides corti* Hoeppli, 1925: tegument and parenchyma // Ztschr. Parasitenk. 1980. Bd 61, N 2. S. 135-159.
- Hess E., Guggenheim R.** A study of the microtriches and sensory processes of the tetrahyridium of *Mezocostoides corti* Hoeppli, 1925, by transmission and scanning electron microscopy // Z. Parasitenk. 1977. Vol. 53. P. 189-199.
- Hockley D. J.** *Schistosoma mansoni*: the development of the cercarial tegument // Parasitology. 1972. Vol. 64, N 2. P. 245-252.
- Hockley D. J.** Ultrastructure of the tegument of *Schistosoma* // Adv. Parasitol. 1973. Vol. 11. P. 233-305.
- Howells R. E.** Observations on the nephridial system of the cestoda *Moniezia expansa* (Rud., 1805) // Parasitology. 1969. Vol. 59, N 2. P. 449-459.
- Howells R. E., Erasmus D. A.** Histochemical observations on the tegumentary epithelium and interproglottidial glands of *Moniezia expansa* (Rud., 1805) (Cestoda, Cyclophyllidae) // J. Parasitol. 1969. Vol. 59, N 3. P. 505-518.
- Hulínska D.** The fine structure and histochemistry of bleed-like extrusions in the microtrich border of the larval *Multiceps odothornacis* // Folia Parasitol. 1977a. Vol. 24, N 1. P. 25-33.
- Hulínska D.** An electron microscope study on the bladder surface of early developmental stages *Cyathococcus tenacitollis* // Folia Parasitol. 1977b. Vol. 24, N 3. P. 261-264.
- Hyman L. H.** The invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchozoa. The acelomate Bilateria. New York etc. 1951. Vol. 2. 550 p.
- Janicki C.** Grundlinien einer Cercariertheorie zur Morphologie der Trematoden und Cestoden // Festschr. Zschokke, Basel, 1921. Bd 30. S. 1-22.
- Jarocka L.** Phylogeny and evolution of life cycle of Cestoda from fresh water and terrestrial vertebrates // J. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 4. P. 169-170.
- Jarocka L., Burt D. B.** The cercoid larvae of *Pseudobothrium hansenii* Baer, 1956 and *Pseudobothrium* sp. (Cestoda, Tetraphyllidae) from experimentally infected harpacticoid copepoda // Acta Parasitol. Pol. 1984. Vol. 29, N 1-8. P. 25-28.
- Jarocka L., Mielajlow W., Burt M. D. B.** Comparative ultrastructure of cestode larvae and Janicki's cercomer theory // Acta Parasitol. Pol. 1982. Vol. 28, N 6. P. 65-72.
- Jha R. K., Smyth J. D.** Ultrastructure of the rostellar tegument of *Echinococcus granulosus* with special reference to biogenesis of mitochondria // Intern. J. Parasitol. 1971. Vol. 1, N 2. P. 169-177.
- Jobri L. N.** A morphological and histochemical study of egg formation in a cyclophyllid cestode // Parasitol. 1957. Vol. 47, N 1. P. 27-29.
- Jones A.** The morphology of *Bothriocephalus acropis* (Müller) (Pseudophyllidae, Bothriocephalidae) from littoral fishes in Britain // J. Helminthol. 1975. Vol. 49, N 4. P. 251-261.
- Joyeux C., Baer J. W.** Classe des Cestodes // Traité de Zool. Paris. 1961. Vol. 4. P. 347-360.
- Kaše M.** On the histochemistry and ultrastructure of the daughter sporocyst of *Cercaria buccini* Lebour, 1911 // Ophelia. 1971a. Vol. 9, N 1. P. 145-163.
- Kaše M.** On the histochemistry and ultrastructure of the rolia of *Neophasis lagiformis* (Lebour, 1910) (Trematoda, Acanthocephalidae) // Ophelia. 1971b. Vol. 9, N 11. P. 113-143.
- Kaše M., Brecšani J.** On the ultrastructure of the larva of *Kronborgia amphipodola* Christensen a. Kannerowff 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela) // Ophelia. 1973. Vol. 11, N 12. P. 171-203.
- Kříský D. C., Kruidenier F. J.** Fine structure and development of the body wall in the Monogenean, *Gyrodactylus cecilliae* Ikezaki and Hoffman, 1957 // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1976. Vol. 43, N 1. P. 47-58.
- Kruidenier F. J.** Studies on the formation and function of mucoid in cercariae non virgulate xiphidocercariae // Amer. Midl. Naturalist. 1953. Vol. 50, N 2. P. 382-396.
- Kruidenier F. J.** Observations on the ultrastructure and histochemistry of cercarial glands // J. Parasitol. 1960. Vol. 46, Sect. Abstr. p. 49.
- Kuhlow F.** Über die Entwicklung Anatomie von *Diphyllobothrium dendriticum* Nitsch // Ztschr. Parasitenk. 1953. Bd 16, N 1. S. 1-35.
- Kümmel G.** Das Terminalorgan der Protonephridien, Feinstruktur und Deutung der Funktion // Ztschr. Naturforsch. 1958. Bd 13, N 10, S. 677-679.
- Kümmel G.** Feinstruktur der Wimperlamme in den Protonephridien // Protoplasma. 1960. Vol. 51, N 3. P. 371-376.
- Kümmel G.** Zwei neue Cyrtocyten // Z. Zellforsch. 1962. Bd 17b, H. 10. S. 691-697.
- Kümmel G., Brandenburg M.** Die Reusen-geweissellen (Cyrtocyten) // Ztschr. Naturforsch. 1961. Bd 16b, H. 10. S. 692-697.
- Kwa B. H.** Studies on the sparganum of *Spirometra erinacei*. I. The histology and histochemistry of the scolex // Intern. J. Parasitol. 1972a. Vol. 2, N 1. P. 23-28.
- Kwa B. H.** Studies on the sparganum of *Spirometra erinacei*. II. Proteolytic enzymes (z) in the scolex // Intern. J. Parasitol. 1972b. Vol. 2, N 1. P. 29-33.
- Kwa B. H.** Studies on the sparganum of *Spirometra erinacei*. III. The fine structure of the tegument in the scolex // Intern. J. Parasitol. 1972c. Vol. 2, N 1. P. 35-43.
- Lascano E. F., Coltoetti E. A., Varela-Diaz V. M.** Fine structure of the germinal membrane of *Echinococcus granulosus* cysts //

- J. Parasitol.* 1975. Vol. 61, N 5. P. 853-860.
- Lee D. L. The structure and composition of the helminth cuticle // *Adv. Parasitol.* 1966. Vol. 4. P. 187-254.
- Lee D. L. The structure of the helminth cuticle // *Adv. Parasitol.* 1972. Vol. 10. P. 347-378.
- Lethbridge R., Gijbers M. F. Penetration glands secretion by hexacanth of *Hymenolepis diminuta* // *Parasitology*. 1974. Vol. 68. N 3. P. 303-311.
- Lumsden R. D. Macromolecular structure of glycogen in some cyclophyllidean and trypanorhynch cestodes // *J. Parasitol.* 1965. Vol. 51. N 4. P. 504-515.
- Lumsden R. D. Cystological studies on the absorptive surface of cestodes. I. Fine structure of the strobilar integument // *Ztschr. Parasitenk.* 1966. Bd 27, N 4. S. 335-382.
- Lumsden R. D. Fine structure of the medullary parenchymal cells of a trypanorhynch cestode, *Laezostorhynchus tenax* (V. Boden, 1838), with emphasis on specializations for glycogen metabolism // *J. Parasitol.* 1967. Vol. 52, N 3. P. 417-427.
- Lumsden R. D. Relationship of extrinsic polysaccharides to the tegument glycocalyx of cestodes // *J. Parasitol.* 1974. Vol. 60, N 2. P. 374-375.
- Lumsden R. D. The tapeworm tegument: a model system for studies on membrane structure and function in host-parasite relationships // *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 1975a. Vol. 94, N 4. P. 501-507.
- Lumsden R. D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // *Exper. Parasitol.* 1975b. Vol. 37, N 2. P. 357-359.
- Lumsden R. D., Byram J. The ultrastructure of cestode muscles // *J. Parasitol.* 1967. Vol. 53, N 2. P. 326-342.
- Lumsden R. D., Oaks J. A., Mueller J. F. Brush border development in the tegument of the tapeworm, *Spirometra mansonioides* // *J. Parasitol.* 1974. Vol. 60, N 2. P. 209-226.
- Lynn K. M. Ultrastructural observations on the polyopisthocotylean monogeneans *Hemichoestyle emarginata* and *Plectanocotyle guraardi* // *Ztschr. Parasitenk.* 1972. Bd 10, N 2. S. 87-100.
- Lynn K. M. The epidermis and sense organs of the Monogenea and some related groups // *Adv. Parasitol.* 1973. Vol. 11. P. 193-232.
- Mac Kinnon B. M., Burt M. D. B. Polymorphism of microtriches in the cysticercoid of *Ophiocephale insignis* Lonnberg, 1890 from the limpet *Patella vulgata* // *Can. J. Zool.* 1983. Vol. 61, N 5. P. 1062-1070.
- Mac Kinnon B. M., Burt M. D., Pike A. W. Ultrastructure of the epidermis of adult and embryonic *Parascaris* species (Turbellaria, Proseriata) // *Hydrobiologia*. 1981. Vol. 84, N 2. P. 241-252.
- Mac Kinnon B. M., Burt M. D. B. The development of the tegument and cercomer of the polycapillate larvae (cercosporidians) of *Pariceterotenia paradoxa* (Rudolphi, 1802) (Cestoda: Diploididae) at the ultrastructural level // *Parasitology*. 1984. Vol. 88, N 1. P. 117-130.
- Malmberg G. On the proceroid protonephridial systems of the *Dipylidobothrium* species (Cestoda, Pseudophyllidae) and Jamicki's cercomer theory // *Zool. Scripta*. 1971. Vol. 1, N 1. P. 43-56.
- McCracken R. O., Lumsden R. D. Structure and function of parasite surface membranes-II. Concanavalin adsorption by cestode *Hymenolepis diminuta* and its effect on transport // *Compar. Biochem. and Physiol.* 1975. Vol. 52, N 2. P. 331-337.
- McKenna J. A. Fine structure of the protonephridial system in planaris. I. Flame cells // *Ztschr. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 1968. Bd 92, H. 5. S. 509-523.
- McKerr G. Observations on the functional morphology of the plerocercoid of *Grillotia erinaceus* (Cestoda: Trypanorhyncha) // *Parasitology*. 1978. Vol. 77, N 3. P. 305-307.
- McVicar A. H. The ultrastructure of the parasite - host interface of three tetraphyllidean tapeworms of the elasmobranch *Raja nasus* // *J. Parasitol.* 1972. Vol. 65, N 1. P. 77-88.
- Mettrick D. F., Podesta R. B. Ecological and physiological aspects of helminth-host interactions in the mammalian gastrointestinal canal // *Adv. Parasitol.* 1974. Vol. 45, N 4. P. 307-318.
- Michajlow W. Les stades de *Trienocephalus nodulosus* (Pall.). I. Le cercosidium // *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* 1933. Vol. 11, N 5. P. 339-358.
- Michajlow W. Les stades larvaires de *Trienocephalus nodulosus* (Pall.). Le procerocoid // *Mem. Acad. polon. sci. et Lett. Ser. B.* 1934. P. 53-66.
- Moezian T. Histochemical studies on the enzymes of *Hymenolepis diminuta* (Rud., 1819) (Cestoda). I. Some oxidoreductases in oncospheres and cysticercoids // *Acta parasitol. polon.* 1973a. Vol. 21, N 1-10. P. 83-97.
- Moezian T. Histochemical studies on the enzymes of *Hymenolepis diminuta* (Rud., 1819) (Cestoda). II. Nonspecific and specific phosphatases in oncospheres and cysticercoids // *Acta parasitol. polon.* 1973b. Vol. 21, N 1-10. P. 99-106.
- Moezian T. Penetration glands of oncospheres of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda). Histochemical studies // *Bulletin de Academie Polonaise des Sciences. Classe II. Serie des Sciences Biologiques*. 1977. Vol. 25. P. 619-622.
- Morris G. P. The structure of the tegument and associated structures of the cercaria of *Schistosoma mansoni* // *Ztschr. Parasitenk.* 1971. Vol. 36, N 1. S. 15-31.
- Morris G. P., Finnegan C. V. Studies on the differentiating plerocercoid cuticle of *Schistocephalus solidus*. I. The histochemical analysis of cuticle development // *Canad. J. Zool.* 1968. Vol. 46, N 2. P. 115-124.
- Morris G. P., Finnegan C. V. Studies of the differentiating plerocercoid cuticle of *Schistocephalus solidus*. II. The ultrastructural examination of cuticle development // *Canad. J. Zool.* 1969. Vol. 47, N 5. P. 957-964.
- Morris G. P., Hailton D. W. Electron microscope studies of *Diellidophora merlangi* (Monogenea: Polyopisthocotylea). II. Ultrastructure of the tegument // *J. Parasitol.* 1971. Vol. 57, N 1. P. 49-61.
- Morris G. P., Threadgold L. Ultrastructure of the tegument of adult *Schistosoma man-*

- rossi // J. Parasitol. 1968. Vol. 58, N 1. P. 15-27.
- Morse D. J. Ultrastructure of developing Taenid: Embryophores and associated structures // Parasitol. 1965. Vol. 16, N 2. P. 207-216.
- Morse D. J. The fine structure of the tegument of adult *Echinococcus granulosus*, *Taenia pisiformis* // J. Parasitol. 1966. Vol. 52, N 6. P. 1074-1085.
- Morse D. J. Observations on the fine structure of the nervous system of *Echinococcus granulosus* // J. Parasitol. 1967. Vol. 53, N 3. P. 492-500.
- Moust P. M. Histogenesis of the rostellar hooks of *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) (Cestoda) // J. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 5. P. 947-961.
- Mueller J. F., Strano A. J. *Sparganum proleucum*, a sparganum infected with a virus // J. Parasitol. 1974. Vol. 60, N 1. P. 15-19.
- Muthukrishnan S. Studies on the integument of cestodes. I. Histology and histochemistry of the integument of the adult cestode *Taenia hydatigena* // Acta histochem. 1974. Vol. 50, N 2. P. 174-180.
- Muthukrishnan S. Peroxidase uptake through the tegument of the cestode *Taenia hydatigena* // Experientia. 1975. Vol. 31, N 9. P. 1036-1037.
- Nieland M. L. Electron microscope observations on the egg of *Taenia taeniiformis* // J. Parasitol. 1968. Vol. 54, N 5. P. 957-969.
- Nieland M. L., Brand T. von. Electron microscopy of cestode calcareous corpuscle formation // Exper. Parasitol. 1969. Vol. 24, N 2. P. 279-289.
- Nybelin O. Anatomisch-systematische Studien über Pseudophylliden // Göteborgs Kgl. Vetenskap-Akad. Handl. 1922. Bd 26. S. 1-228.
- Oaks J. A., Lumsden R. D. Cytological studies on the absorptive surface of cestodes. V. Incorporation of carbohydrate-containing macromolecules into tegument membranes // J. Parasitol. 1971. Vol. 57, N 6. P. 1256-1268.
- Ogren R. E. Development and morphology of glandular regions in oncospheres of *Hymenolepis nana* // Proc. Pennsylvania Acad. Sci. 1955. Vol. 29. P. 258-264.
- Ogren R. E. Continuity of morphology from oncosphere to early cysticercoid in the development of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda: Cyclophyllidae) // Exper. Parasitol. 1962. Vol. 12, N 1. P. 1-6.
- Ogren R. E. The basic cellular pattern for undifferentiated oncospheres of *Hymenolepis diminuta* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1968. Vol. 87, N 4. P. 448-463.
- Ohman-James C. Histochemical studies of the cestodes *Dipyllobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 // Ztschr. Parasitenk. 1968. Bd 39, N 3. S. 754-763.
- Ohman-James C. Cytology and cytochemistry of the scolex gland cells in *Dipyllobothrium ditrochan* (Creplin, 1825) // Ztschr. Parasitenk. 1973. Bd 42, N 1. S. 77-86.
- Pappas P. W., Freeman R. A. Sodium-dependent glucose transport in the mouse bile duct tapeworm *Hymenolepis microstoma* // J. Parasitol. 1975. Vol. 61, N 3. P. 434-439.
- Pappas P. W., Read C. P. Relation of nucleoside transport and surface phosphohydrolase activity in *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1974. Vol. 60, N 3. P. 447-452.
- Pappas P. W., Read C. P. Membrane transport in helminth parasites: a review // Exper. Parasitol. 1975. Vol. 37, N 3. P. 469-530.
- Parshad V. R., Guraya S. S. Comparative histochemical observations on the excretory system of helminth parasites // Ztschr. Parasitenk. 1977. Bd 52, N 1. S. 81-89.
- Podersen K. J. The cellular organization of *Conostata consolata*, an Acoel Turbellarian: a cytological, histochemical and fine structural study // Ztschr. Zellforsch. 1964. Vol. 64, N 3. P. 655-687.
- Pence D. B. The fine structure and histochemistry of the infective eggs of *Dipylidium caninum* // J. Parasitology. 1967. Vol. 53, N 6. P. 1041-1054.
- Pence D. B. Electron microscope and histochemical studies on the eggs of *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 1. P. 84-97.
- Poljakova-Krusteva O., Stoitsova S., Mizinska-Bocvska Y. Pycnotosis in the tegument of *Hymenolepis fraterna* // Helminthology. 1984. Vol. 17. P. 52-57.
- Poljakova-Krusteva O., Gorchilova L., Mizinska-Bocvska Y., Stoitsova S. Lysosomes and lysosome-like structures in the teguments of trematodes and cestodes // Helminthology. 1985. Vol. 20. P. 66-79.
- Pool D. W., Chubb J. A. Critical scanning electron microscope study of the scolex of *Bothriopneustes schistosomus* Yamaguti, 1934, with a review of the taxonomic history of the genus *Bothriopneustes* parasitizing cyprinid fishes // Syst. Parasitol. 1985. Vol. 7, N 3. P. 199-211.
- Ramirez A., Szankowska Z. Studies on the nervous system of *Fasciola hepatica* and *Dicrocoelium dendriticum* by means of histochemical method for active acetylcholinesterase // Acta parasitol. polon. 1970. Vol. 17, N 20-38. P. 217-223.
- Rawson D. The anatomy of *Eubothrium crassum* (Bloch) from pyloric caeca and small intestine of *Salmo trutta* L. // J. Helminthol. 1957. Vol. 31, N 3. P. 103-120.
- Read C. P. Intestinal physiology and the host-parasite relationship // Some physiological aspects and consequences of parasitism. New Brunswick, 1955. P. 27-43.
- Read C. P. Contact digestion in tapeworms // J. Parasitol. 1973. Vol. 59, N 4. P. 672-677.
- Read C. P., Simmons J. E. Biochemistry and physiology of tapeworms // Physiol. Rev. 1963. Vol. 43, N 3. P. 264-303.
- Rees G. Nerve cells in *Acanthobothrium coronatum* (Rud.) (Cestoda: Tetraphyllidae) // Parasitology. 1966. Vol. 56, N 1. P. 45-54.
- Rees G. The ultrastructure of epidermis of the redia and cercaria of *Parorchis acanthus* Nicoll. A study by scanning and transmission electron microscopy // Parasitology. 1971. Vol. 62, N 3. P. 479-488.
- Rees G., Williams H. H. The functional morphology of the scolex and the genitalia of *Acanthobothrium coronatum* // Parasitology. 1965. Vol. 55, N 3. P. 617-651.

- Reid W. M.** Penetration glands in cyclophyllidians oncospheres // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1948. Vol. 67, N 2. P. 177—182.
- Reisinger E.** Xenoporphryncinus ein Modellfall für progressiven Funktionalis-Wechsel // *Z. Zool. Syst. und Evolutionsforsch.* 1968. Bd 6, N 1. S. 1—55.
- Reisinger E.** Ultrastrukturforschung und Evolution Ber. Phys. // *Med. Gesellsch. Würzburg*, N. F. 1969. Bd 77, N 1. S. 5—47.
- Reisinger E.** Die Evolution des Orthogons der Spiraller und des Archicliomatenproblem // *Ztschr. mol. Syst. Evolutionsforsch.* 1972. Bd 10, N 1. S. 1—43.
- Richards K. S., Arme C.** The ultrastructure of the scolexneck syncytium, neck cells and frontal gland cells of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidae: Cestoda) // *Parasitology*, 1981a. Vol. 83, N 3. P. 477—487.
- Richards K. S., Arme C.** Observations on the microtriches and stages in their development and emergence in *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidae: Cestoda) // *Int. J. Parasitol.* 1981b. N 1. P. 369—375.
- Richards K. S., Arme C.** The microarchitecture of the structured bodies in the tegument of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidae: Cestoda) // *J. Parasitol.* 1982. Vol. 6, N 3. P. 425—432.
- Richards K. S., Arme C.** Maturation of the scolex syncytium in the metacestode of *Hymenolepis diminuta*, with special reference to microtrich formation // *J. Parasitol.* 1984. Vol. 88, P. 2.
- Rieger R. M.** Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level // *Hydrobiologia*, 1981. Vol. 84, N 1. P. 213—229.
- Rilkín E., Cheng T. C., Hohl H. R.** The fine structure of the tegument of Tylocephalum metacestodes. With emphasis on a new type of microvilli // *J. Morphol.* 1970. Vol. 130, N 1. P. 11—23.
- Rohde K.** Untersuchungen an *Multicoxyle purusii* Dawes, 1941 (Trematoda: Aspidogastrea). V. Licht- und elektronenmikroskopischer Bau der Bandkörper // *Zool. Jahrb.* 1971. Abt. 2, Bd 88, N 3. S. 387—398.
- Rohde K.** The Aspidogastrea, especially *Multicoxyle purusii* Dawes, 1941 // *Adv. Parasitol.* 1972. Vol. 10, P. 77—151.
- Rohde K.** Ultrastructure of the protonephridial system of *Polystomoides malayi* Rohde and *P. renschi* Rohde (Monogenea: Polystomatidae) // *Intern. J. Parasitol.* 1973. Vol. 5, N 3. P. 329—333.
- Rohde K.** Fine structure of the Monogenea, especially *Polystomoides* Ward // *Adv. Parasitol.* 1975. Vol. 13, P. 1—33.
- Rohde K.** Some aspects of the ultrastructure of *Gotocotyla serwadi* (Tripathi, 1954) (Monogenea: Gotocotylidae) and *Hexostoma euhymni* Meserve, 1938 (Monogenea: Hexostomatidae) // *Angew. Parasitol.* 1980. Vol. 21, H. 1. P. 32—48.
- Rohde K.** The flame cells of monogenean and aspidogastrea, not composed of two interdigitating cells // *Zoologischer Anzeiger*. 1982. Bd 209, N 5/6. S. 311—314.
- Rosen F.** Recherches sur le développement des cestodes. I. Le cycle évolutif des Bothriophales // *Bull. Soc. Neuchâtel Sci. Nat.* 1918. Vol. 43. P. 241—300.
- Rothman A. H.** The physiology of tapeworms, correlated to structure seen with electron microscope // *J. Parasitol.* 1959. Vol. 46, N 4, sect 2. P. 28.
- Rothman A. H.** Electron microscope studies of tapeworms. The surface structures of *Hymenolepis diminuta* // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1963. Vol. 82, N 1. P. 22—30.
- Rybicka K.** Gametogenesis and embryonic development in *Dipylidium caninum* // *Exper. Parasitol.* 1964. Vol. 13, N 4. P. 293—313.
- Rybicka K.** Embryogenesis in Cestodes // *Adv. Parasitol.* 1966. Vol. 4. P. 107—186.
- Rybicka K.** Ultrastructure of embryonic envelopes and their differentiation in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) // *J. Parasitol.* 1972. Vol. 58, N 5. P. 949—963.
- Rybicka K.** Ultrastructure of the embryonic syncytial epithelium in a cestode *Hymenolepis diminuta* // *Parasitology*. 1973. Vol. 65, N 1. P. 9—18.
- Sawada J.** Penetration glands in oncospheres of the chicken tapeworms *Raillietina echinobothrium* and *Raillietina kuskawensis* // *Ztschr. Parasitenk.* 1969. Bd 20, N 4. S. 351—354.
- Sawada J.** Penetration glands in the oncospheres of *Raillietina cellulosa* // *Exper. Parasitol.* 1961. Vol. 11, N 2—3. P. 141—146.
- Schausland H.** Die embryonale Entwicklung der Bothriocéphalus // *Jen. Ztschr. Naturw.* 1885. Bd 18. S. 183—188.
- Silverman P. H., Mansely R. B.** Studies on the biology of some tapeworms of the genus Taenia. III. The role of the secreting gland of the hexacanth in the penetration of the intestinal mucus of the intermediate host, and some of its histochemical reactions // *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*. 1935. Vol. 49. P. 326—330.
- Slais J.** Functional morphology of cestode larvae // *Adv. Parasitol.* 1973. Vol. 11. P. 395—480.
- Smyth J. D.** Observations on the scolex of *Echinococcus granulosus*, with special reference to the occurrence and cytochemistry of secretory cells in the rostellum // *Parasitology*. 1964. Vol. 54, N 4. P. 515—526.
- Smyth J. D.** The physiology of cestodes. San Francisco. 1969. 280 p.
- Smyth J. D.** Changes in the digestive-absorptive surface of cestodes during larval adult differentiation // *Symp. Brit. Soc. Parasitol.* 1972. Vol. 10. P. 41—70.
- Smyth J. H., Chernin E.** Ultrastructure of young mother and daughter sporocysts of *Schistoosoma mansoni* // *J. Parasitol.* 1974. Vol. 60, N 1. P. 85—89.
- Speian R. D., Lamsden R. D., Ueberlacker J. E., Allison U. F.** A unicellular endocrine gland in cestodes // *J. Parasitol.* 1979. Vol. 65, N 4. P. 569—578.
- Stirewalt M. A.** Chemical biology of secretions of larval helminths // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1963. Vol. 113, N 1. P. 36—53.
- Stirewalt M. A.** *Schistoosoma mansoni*: histological localization of gelatinase in the proscotabular glands of cercariae // *Exper. Parasitol.* 1973. Vol. 34, N 3. P. 392—392.
- Swiderski Z.** La structure fine de l'oncosphère du cestode *Catenostoma parvum* (Gonze, 1782) (Cyclophyllidae: Catenostomidae) // *La Cellule*. 1972. Vol. 69, N 1. P. 205—237.

- Swiderski J. Z. Oncospheral hook morphogenesis in the davaineid cestode *Isarcicapsifer madagascariensis* (Davaulin, 1870) Baer, 1935 // Intern. J. Parasitol. 1976. Vol. 6, N 6. P. 495-504.
- Swiderski Z. L., Euzet L., Schonenberger N. Ultrastructure du système nephridien des cestodes cyclophyllides *Catevansenia pusilla* (Goese, 1823), *Hymenolepis diminuta* (Hudolphi, 1819) et *Isarcicapsifer madagascariensis* (Davaulin, 1870) Baer, 1936 // La Cellule. 1975. Vol. 71, N 2. P. 7-18.
- Taylor E. W., Thomas J. N. Membrane (contact) digestion in the three species of tapeworm *Hymenolepis diminuta*, *Hymenolepis microstoma* and *Moniezia expansa* // Parasitology. 1968. Vol. 58, N 3. P. 535-546.
- Tedesco J. L., Coggins J. R. Electron microscopy of the tumulus and origin of associated structures within the tegument of *Eubothrium salvelini* Schrank, 1790 (Cestoda: Pseudophyllidae) // Intern. J. Parasitol. 1980. Vol. 10, N 4. P. 275-280.
- Thompson R. S. A., Dunsmore J. D., Hayton A. R. *Echinococcus granulosus*: secretory activity of the rostellum of the adult cestode in situ in the dog // Exper. Parasitol. 1979. Vol. 48, N 1. P. 144-163.
- Thompson R. S. A., Hayton A. R., Jue Sae L. P. A ultrastructural study of the microtriches of adult *Proteocephalus tidswelli* (Cestoda: Proteocephalidae) at the ultrastructural level // Ztschr. Parasitenk. 1980. Bd 64, N 1. S. 95-111.
- Threadgold L. T. The tegument and associated structures of *Fasciola hepatica* // Quart. J. Microsc. Sci. 1963. Vol. 104, N 4. P. 505-512.
- Threadgold L. T. An electron microscope study of the tegument and associated structure of *Proteocephalus pollanizelli* // J. Parasitol. 1965. Vol. 55, N 3. P. 467-472.
- Threadgold L. T. *Fasciola hepatica*: Ultrastructure and histochemistry of the glycocalyx of the tegument // Exper. Parasitol. 1967. Vol. 39, N 1. P. 119-134.
- Threadgold L. T. The tegument and associated structures of *Haplometra cylindrica* // Parasitology. 1968. Vol. 58, N 1. P. 1-7.
- Threadgold L. T., Arme C. Electron microscope studies of *Fasciola hepatica*. XI. Autophagy and parenchymal cell function // Exper. Parasitol. 1974a. Vol. 35, N 3. P. 389-425.
- Threadgold L. T., Arme C. *Hymenolepis diminuta*: an electron microscope study of ion-absorption // Exper. Parasitol. 1974b. Vol. 35, N 3. P. 475-491.
- Threadgold L. T., Arme C., Read C. P. Ultrastructural localization of a peroxidase in the tapeworm, *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1968. Vol. 54, N 4. P. 802-807.
- Threadgold L. T., Befus A. D. *Hymenolepis diminuta*: ultrastructural localization of immunoglobulin-binding sites on the tegument // Exp. Parasitol. 1977. Vol. 43, N 1. P. 169-179.
- Threadgold L. T., Brennan G. *Fasciola hepatica*: basal infolds and associated vacuoles of the tegument // Exper. Parasitol. 1978. Vol. 4, N 2. P. 300-316.
- Threadgold L. T., Dunn J. *Taenia crassiceps*: regional variations in ultrastructure and evidence of endocytosis in the Cysticercus tegument // Exper. Parasitol. 1983. Vol. 55, N 1. P. 121-131.
- Threadgold L. T., Hopkins C. A. *Schistocephalus solidus* and *Ligula intestinalis*: pinocytosis by the tegument // Exper. Parasitol. 1981. Vol. 51, N 3. P. 444-456.
- Threadgold L. T., Read C. P. Cell relationships in *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1970. Vol. 60, N 2. P. 181-184.
- Threadgold L. T., Read C. P. *Hymenolepis diminuta*: ultrastructure of a unique membrane specialization in tegument // Exper. Parasitol. 1970. Vol. 28, N 2. P. 240-252.
- Threadgold L. T., Robinson A. Amplification of the cestode surface: a stereological analysis // Parasitology. 1984. Vol. 89, N 3. P. 523-535.
- Trimble J., Lumsden R. D. Cytochemical characterization of tegument membrane-associated carbohydrates in *Taenia crassiceps* larvae // J. Parasitol. 1975. Vol. 61, N 4. P. 665-676.
- Tyler S. Comparative ultrastructure of adhesive systems in the Turbellaria // Zoomorphologie. 1976. Vol. 84, N 1. P. 1-78.
- Tyler S., Rieger R. Ultrastructural evidence for the systematic position of the Nematodermatida (Turbellaria) // Acta Zool. Fenn. 1977. Vol. 154. P. 193-207.
- Uberlaker J. E., Allison V. E., Specian R. D. Surface topography of *Hymenolepis diminuta* by scanning electron microscopy // J. Parasitol. 1973. Vol. 59, N 4. P. 667-671.
- Uberlaker J. E., Cooper N. B., Allison V. E. The fine structure of the cysticercoid of *Hymenolepis diminuta*. I. The outer wall of the capsulae // Ztschr. Parasitenk. 1970. Bd 34, N 3. S. 258-270.
- Vogt M. The post-embryonic developmental stages of cestodes // Adv. Parasitol. 1967. Vol. 5. P. 247-297.
- Vogt M. The post-embryonic developmental stages of cestodes // Adv. Parasitol. 1973. Vol. 11. P. 707-730.
- Vogel H. Studien zur Entwicklung von Diphylobothrium. II. Teil: Die Entwicklung des Procercooids von *Diphylobothrium latum* // Ztschr. Parasitenk. 1930. Bd 3, N 5. S. 629-644.
- Wardle R. A., McLeod J. A. The zoology of tapeworms. Minneapolis: University Minnesota Press. 1952. 780 p.
- Webb R. A. Evidence for neurosecretory cells in the cestode *Hymenolepis microstoma* // Canad. J. Zool. 1977. Vol. 5, N 5 10. P. 1726-1733.
- Webb R. A., Davey K. G. Ciliated sensory receptors of the unactivated metacystode of *Hymenolepis microstoma* // Tiss. and Cell. 1974. Vol. 6, N 4. P. 587-596.
- Webb R. A., Davey K. G. The gross anatomy and histology of the nervous system of the metacystode of *Hymenolepis microstoma* // Canad. J. Zool. 1975. Vol. 53, N 5. P. 661-677.
- Webb R. A., Davey K. G. The fine structure of the nervous tissue of the metacystode of *Hymenolepis microstoma* // Canad. J. Zool. 1976. Vol. 54, N 7. P. 1206-1222.
- Webster L. A. The flow of fluid in the protonephridial canals of *Hymenolepis diminuta* // Comp. Biochem. and Physiol. 1971. Vol. 39, N 4. P. 785-793.

- Webster L. A.** Absorption of glucose, lactate and urea from the protonephridial canals of *Hymenolepis diminata* // *Comp. Biochem. and Physiol.* 1972. Vol. 41, N 4. P. 861—868.
- Webster L. A., Wilson R. A.** The chemical composition of protonephridial canal fluid from the cestode *Hymenolepis diminata* // *Comp. Biochem. and Physiol.* 1970. Vol. 35, N 1. P. 201—209.
- Westblad E.** Zur Physiologie der Turbellarien. I. Die Verdauung. II. Die Excretion // *Acta Univ. Lund.* 1922. Bd 2, N 18. S. 212.
- Wikgren B. J.** The effect of temperature on the cell division cycle in diphylobothrid plerocercoids // *Acta zool. fennica.* 1966. Vol. 114. P. 1—27.
- Wikgren B. J., Knuts G. M.** Growth of subtegumental tissue in cestodes by cell migration // *Acta Acad. aboen.* 1970. Vol. 30, N 16. P. 1—6.
- Wilson R. A.** The fine structure of the protonephridial system in the miracidium of *Fasciola hepatica* // *Parasitology.* 1969. Vol. 59, N 2. P. 461—467.
- Wilson R. A.** Gland cells and secretions in the miracidium of *Fasciola hepatica* // *Parasitology.* 1971. Vol. 63, N 2. P. 225—231.
- Wilson R. A., Barnes P. E.** The tegument of *Schistosoma mansoni*: observations on the formation, structure and composition of cytoplasmic inclusions in relation to tegument function // *Parasitology.* 1974. Vol. 68, N 2. P. 239—258.
- Wilson R. A., Barnes P. E.** The formation and turnover of the membranoacalyx on the tegument of *Schistosoma mansoni* // *Parasitology.* 1977. Vol. 74, N 1. P. 61—71.
- Yamane Y., Nakagawa A., Makino Y., Hirai K.** The ultrastructural study of the excretory canal of the Cestode, *Diphylobothrium latum* // *Jap. J. Parasitol.* 1982. Vol. 31, N 2. P. 89—97.
- Yamane Y.** On the fine structure of *Diphylobothrium erinacei* with special reference to the tegument // *Yonago acta med.* 1968. Vol. 12, N 3. P. 169—181.
- Zangel R., Case G.** *Cobelodus aculeatus* (Cope) an acanthous shark from Pennsylvanian black shales of North America // *Palaeontographica.* 1976. Vol. 154, N 4—6. P. 107—157.
- Zdarska Z.** Histochemistry of the parenchyma of *Cysticercus bovis* // *Folia parasitol.* 1975. Vol. 22, N 4. P. 345—354.
- Zdarska Z.** Scanning electron microscopy of the cercaria of *Dicrocoelium lanceatum* // *Folia parasitol.* 1977. Vol. 24, N 3. P. 265—267.
- Zdarska Z., Panin V. Ya., Nesterenko L. G.** Morphology, histochemistry and ultrastructure of special verrucose formations in daughter sporocyst of *Eurytrema pancratium* // *Folia parasitol.* 1978. Vol. 25, N 1. P. 41—47.

Список видов плоских червей и их хозяев из различных водоемов СССР, исследованных автором настоящей работы

Плоские черви	Стадии разви- тия	Вид хозяина	Район исследования, угодия зараженности
Класс Cestoda			
Отр. Caryophyl- lida			
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	Взрослый	<i>Abramis brama</i>	Рыбное водохрани- лище
<i>Klaunia sinensis</i>	То же	<i>Cyprinus carpio</i>	Рыбхоз Варегово Ярос- лавской обл.
<i>Archigetes sieboldi</i>	Процерковид	<i>Limnodrilus udekemianus</i>	Р. Латва Ярослав- ской обл.
Отр. Pseudo- phyllida			
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	Взрослый	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Оз. Алабачье, Кам- чатка
<i>Bothriomonas sturionis</i>	Взрослый	<i>Acipenser stellatus</i>	То же Дельта р. Волга
<i>Bothriomonas fallax</i>	Корацидий		
<i>Trisenocephalus nodulosus</i>	Процерковид Плероцерковид	<i>Cyclops vicinus</i> <i>Perca fluviatilis</i>	Заражен в опыте Рыбное водохрани- лище
<i>T. crassus</i>	Взрослый Корацидий Процерковид Плероцерковид	<i>Esox lucius</i> <i>C. vicinus</i> <i>Coregonus albula</i>	То же Заражен в опыте Ладонское озеро
<i>T. meridionalis</i>	Взрослый То же	<i>E. lucius</i> То же	То же Дельта р. Волга
<i>Eubothrium rugosum</i>	Яйцо Процерковид Плероцерковид	<i>C. vicinus</i> <i>Gymnosophus cernua</i>	Заражен в опыте Рыбное водохра- нилище
<i>E. salvelini</i>	Взрослый Процерковид Плероцерковид	<i>Lota lota</i> <i>C. acutifer</i> <i>Gasterosteus aculeatus</i>	То же Заражен в опыте Оз. Алабачье, Камчатка
<i>E. crassum</i>	Взрослый Яйцо	<i>Salvelinus alpinus</i>	То же
<i>E. acipenserinum</i>	Взрослый То же	<i>O. tschawyscha</i> <i>A. stellatus</i>	" " Дельта р. Волга
<i>Bothriocephalus achi- lognathi</i>	Яйцо Корацидий Процерковид Взрослый	<i>C. vicinus</i> <i>Cyprinus carpio</i>	Заражен в опыте Рыбхоз Варегово Ярос- лавской обл.
<i>B. claviceps</i>	То же	<i>Anguilla anguilla</i>	Ладонское озеро
<i>B. scorpii</i>	Процерковид Взрослый	<i>Acartia clausi</i> <i>Mucocephalus quadri- cornis</i>	Черное море Камчатский залив Ти- хого океана
<i>Diphyllebothrium latum</i>	Корацидий Процерковид	<i>C. strenuus</i>	Рыбное водохра- нилище
<i>D. ditremum</i>	Плероцерковид Взрослый	<i>E. lucius</i> , <i>L. lota</i> <i>Mesocricetus auratus</i>	То же "
<i>D. dendriticum</i>	Плероцерковид То же	<i>Osmorus eperlanus</i>	Ладонское озеро
<i>Diphyllebothrium erina- cei</i>	Взрослый Плероцерковид	<i>O. perca</i> <i>Lutra lutra</i> <i>Rana ridibunda</i>	Оз. Алабачье, Камчатка То же Дельта р. Волга
<i>Ligula intestinalis</i>	То же Взрослый	<i>Abramis brama</i> Сем. Laridae	Белое озеро То же
<i>Schistocephalus solidus</i>	Плероцерковид Взрослый	<i>O. aculeatus</i> Сем. Laridae	Оз. Алабачье, Камчатка То же
<i>Digramma interrupta</i>	Плероцерковид	<i>Abramis brama</i>	Р. Волга

Плоские черви	Стадия разви-тия	Род хозяина	Раёны исследования, условия заражения
г р. Трупанов- хунча			
<i>Bolotia eriksseni</i>	Коричный Продеркоид Взрослый То же	<i>Acartia clausi</i> <i>Raja clavata</i> <i>R. clavata</i> <i>O. tschawytscha</i>	Черное море То же *
г р. <i>Arotianella minuta</i>			
<i>Aphelicia turmenicola</i>	Плероцеркоид		Оа. Алабачь, Камчатка
г р. <i>Diphyllida</i>			
<i>Aekinobothrium typus</i>	Взрослый	<i>R. clavata</i>	Черное море
г р. <i>Tetraphyllida</i>			
<i>Kelenobothrium variabile</i>	То же	То же	То же
<i>Acanthobothrium dajardini</i>	*	*	*
<i>Pelichnibothrium spicatum</i>	Плероцеркоид	<i>O. keta</i>	Камчатский залив Тихого океана
г р. <i>Proteocephalidea</i>			
<i>Proteocephalus torulosus</i>	Яйцо Продеркоид Взрослый	<i>Eudiarptomus</i> <i>Abramis ballerus</i>	Заражен в опыте Рыбное и Шеняни- ское водохранилища То же
<i>P. perezi</i>	То же	<i>Percis fluviatilis</i>	*
<i>P. exiguus</i>	*	<i>Coregonus sardinella</i>	*
<i>P. oculatus</i>	Яйцо	<i>Silurus glanis</i>	*
<i>P. cernuus</i>	Взрослый	<i>G. cernea</i>	*
Класс Monogeneida			
<i>Dactylogyrus extensus</i>	Взрослый	<i>Cyprinus carpio</i>	Рыбов Варегово Ярославской обл.
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	То же	<i>Stizostedion lucioperca</i>	Рыбное водохрани- лище
<i>Tetraonchus monenteron</i>	*	<i>Esox lucius</i>	То же
Класс Turbellaria			
<i>Monocelis</i> sp.	Взрослый		Белое море

	Стр.
Предисловие	5
Введение	7
Глава 1. Покровные ткани низших цестод в онтогенезе	9
1.1. Ультраструктура эмбриональных оболочек и ооносферы паразитов	9
1.1.1. Эмбриональные оболочки	10
1.1.2. Ооносфера	18
1.2. Формирование покровных тканей в процессе превращения ооносферы в процеркоид	19
1.3. Структура покровных тканей на разных этапах онтогенеза	31
1.3.1. Процеркоид	31
1.3.2. Плероцеркоид	35
1.3.3. Взрослые черви	38
1.4. Сравнительно-морфологическая характеристика покровов цестод различных систематических групп	41
1.4.1. Отряд Pseudophyllidea	42
1.4.2. Отряд Tetracanthozucha	51
1.4.3. Отряд Diphyllidea	52
1.4.4. Отряд Tetraphyllidea	53
1.4.5. Отряд Sagurophyllidea	57
1.4.6. Отряд Proteoserrhalidea	59
1.5. Функциональная роль покровных тканей и связанных с ними структур	60
1.6. Сравнительный морфофункциональный анализ покровных тканей плоских червей	68
1.7. Заключение	74
Глава 2. Железистый аппарат низших цестод в онтогенезе	78
2.1. Железы промикрогенная ооносфера	78
2.2. Железы промикрогенная процеркоидов	82
2.3. Железистые образования плероцеркоидов	85
2.3.1. Отряд Pseudophyllidea	85
2.3.2. Отряд Tetracanthozucha	88
2.4. Железистые образования взрослых цестод	88
2.4.1. Отряд Pseudophyllidea	89
2.4.2. Отряд Tetracanthozucha	92
2.4.3. Отряд Sagurophyllidea	93
2.4.4. Отряд Proteoserrhalidea	94
2.4.5. Отряд Cyclophyllidea	95
2.5. Функции железистых образований	95
2.6. Сравнительный морфофункциональный анализ железистых образований плоских червей	97
2.7. Заключение	100
Глава 3. Протофримальная система низших цестод в онтогенезе	102
3.1. Анатомическое строение протофримальной системы	102
3.2. Ультраструктура протофримальной системы в онтогенезе	105
3.2.1. Плазматная протофримальная клетка — цитотон	105
3.2.2. Эпикреторные капилляры и сосуды	108
3.3. Функции протофримальной системы	109
3.4. Сравнительная характеристика строения протофримальной системы плоских червей	112
3.5. Структура и функции известных тел	114

Глава 4. Сравнительная морфология нервной аппарату низших цестод и некоторые закономерности его эволюции	116
4.1. Развитие нервной системы на разных стадиях онтогенеза	116
4.2. Анатомическое строение нервной системы взрослых цестод	121
4.3. Ультраструктура нервной системы	127
4.4. Некоторые закономерности эволюции нервной аппарату	129
4.5. Сравнительная характеристика строения нервной системы плоских червей	132
4.6. Заключение	134
Глава 5. Экологическая и морфофункциональная адаптация цестод к среде обитания	136
5.1. Жизненный цикл цестод как форма экологической адаптации к среде обитания	136
5.2. Особенности морфофункциональной адаптации цестод к паразитизму	140
Summary	147
Литература	148

Preface	5
Introduction	7
Chapter 1. Tegumental tissues of lower cestodes in ontogenesis	9
1.1. Ultrastructure of embryonal teguments and oncosphere of coracidium	9
1.1.1. Embryonal envelopes	10
1.1.2. Oncosphere	18
1.2. Formation of tegumental tissues in the process of transformation of the oncosphere into procercoïd	19
1.3. Structure of tegumental tissues at the different stages of the ontogenesis	31
1.3.1. Procercoïd	31
1.3.2. Plerocercoid	35
1.3.3. Adult worms	38
1.4. Comparative-morphological characteristic of the cestode tegument of various systematic groups	41
1.4.1. Order Pseudophyllidea	42
1.4.2. Order Trypanorhyncha	51
1.4.3. Order Diphyllidea	52
1.4.4. Order Tetraphyllidea	53
1.4.5. Order Caryophyllidea	57
1.4.6. Order Proteocephalidea	59
1.5. Functional role of tegumental tissues and related with them structures	60
1.6. Comparative morphofunctional analysis of tegumental tissues of Plathelminthes	68
1.7. Conclusion	74
Chapter 2. Gland apparatus of lower cestodes in ontogenesis	78
2.1. Penetration glands of oncospheres	78
2.2. Penetration glands of procercoïds	82
2.3. Gland formations of plerocercoids	85
2.3.1. Order Pseudophyllidea	85
2.3.2. Order Trypanorhyncha	88
2.4. Gland formations of adult cestodes	88
2.4.1. Order Pseudophyllidea	89
2.4.2. Order Trypanorhyncha	92
2.4.3. Order Caryophyllidea	93
2.4.4. Order Proteocephalidea	94
2.4.5. Order Cyclophyllidea	95
2.5. Functions of gland formations	95
2.6. Comparative morphofunctional analysis of gland formations in Plathelminthes	97
2.7. Conclusion	100
Chapter 3. Protonephridial system of lower cestodes in ontogenesis	102
3.1. Anatomic structure of protonephridial system	102
3.2. Ultrastructure of protonephridial system in ontogenesis	105
3.2.1. Flame protonephridial cell—cyrtocyt	105
3.2.2. Excretory capillars and vessels	108
3.3. Functions of the protonephridial system	109
3.4. Comparative characteristic structure of the protonephridial system of Plathelminthes	112
3.5. Structure and function of limbsodies	114

Chapter 4. Comparative morphology of the nerve apparatus of lower cestodes and some regularity of its evolution	116
4.1. Development of the nerve system on early stages of ontogenesis	116
4.2. Anatomic structure of the nerve system of adult cestodes	121
4.3. Ultrastructure of the nerve system	127
4.4. Some regularities in the evolution of the nerve system	129
4.5. Comparative characteristic of the structure of the nervous system of Plathelminthes	132
4.6. Conclusion	134
Chapter 5. Ecological and morphofunctional adaptation of cestodes to the habital environment	136
5.1. The life cycle of cestodes as a form of ecological adaptation to the habital environment	136
5.2. Particularities of morphofunctional adaptation on cestodes to parasitism	140
Summary	147
Literature	148

Борис Исаафович КУПЕРМАН

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ НИЖНИХ ЦЕСТОД:
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ**

Утверждено к печати
Институтом биологии Иркутских ввд
Академии наук СССР

Редактор издательства Н. Н. Иезуитова
Художник О. М. Радулович
Технический редактор Е. М. Черномонкова
Корректоры О. М. Бобмалева, В. В. Крайнева и Л. Э. Маркова

ИБ № 32970

Сдано в набор 12.08.87. Подписано к печати 29.02.88.
М-38032. Формат 70×108 1/4. Бумага типографская № 2.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 21. Усл. ир.-от. ст. Уч.-изд. л. 34.24.
Тираж 1000. Тип. зак. № 1816. Цена 4 р. 10 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»
Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

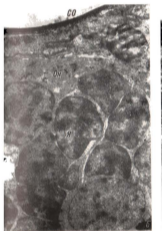
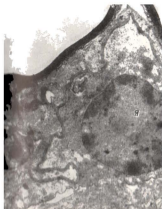
Ордена Трудового Красного Знамени Перая типография
издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

ЭЛЕКТРОННЫЕ МИКРОФОТОГРАФИИ

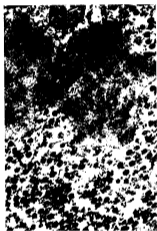
© 1991 В. И. Егупов

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

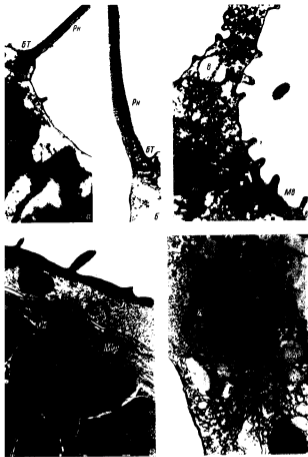
АГ	— ашират Гольджи	Мф	— миофибриллы
АО	— анальный орган	НМ	— наружная плазматическая мембрана
АЧ	— апикальная часть микротрихии	НПЦ	— наружные палочки стенки цитоплазма
Б	— ботрия (или ботридия)	НИЦТ	— наружная цитоплазма тегумента
БВ	— ботрициальный валек	Оа	— ооносфера
БМ	— базальная мембрана	ОТ	— отростки тегументальных клеток
БМт	— бульбовидные микротрихии	ПН	— протонефридальный канал
БП	— базальная пластинка	ПкТ	— палочковидные тела
БТ	— базальные тела	ПМт	— полимикротрихии
БЧМ	— базальная часть микротрихии	ПО	— поверхность ооносферы
В	— вакуоли	Пр	— пророска
Вз	— везикулы	ПТ	— пластичатые тела
ВНЦ	— выросты наружной цитоплазмы тегумента	Р	— рецептор
ВПЦ	— внутрешние палочки стенки цитоплазма	РБ	— рабдиты
ВЦ	— внутренний цилиндр	РК	— ресничный комплекс
Г	— гликоген	РКП	— ресничной комплекс протонефридия
Гк	— глангокаликс	Рп	— ресничка
ГС	— гранулы секрета	РО	— ресничная оболочка корацидия
ГЭР	— гранулярный эндоплазматический ретикулум	СВ	— секреторный вырост
ДК	— контакты типа десмосомы	СО	— скорлуповая оболочка
ДТ	— дискоидные тела	СП	— секреторный проток
ЖК	— желваковая клетка	СТ	— секреторные тела
ИТ	— известковое тело	ТКл	— тегументальная клетка
КМт	— конусовидные фиксаторные микротрихии	ТМт	— трубчатые (трофические) микротрихии
КН	— кормовая нить	ТО	— теменная область
КП	— кападец протонефридия	УБЧ	— укрепление базальной части микротрихии
Кр	— крючок	УРБ	— ультраабдиты
КТК	— камера терминальной клетки	ФМ	— фибриллярный материал
ЛГ	— липидная грагула	ФМт	— формирующиеся микротрихии
ЛТ	— ламеллярное тело	Цр	— цитодет
М	— митохондрия	Цп	— центр петрификации
МВ	— микроворсинки	ЭТ	— электронно-плотные тела
Мк	— микротрубочки	Эц	— энтероцит
МС	— мембранные структуры	Я	— ядро
Мт	— микротрихии	Яд	— ядрышко



1. Ультраструктура яйца со сформировавшейся оболочкой и наружный слой синцития.

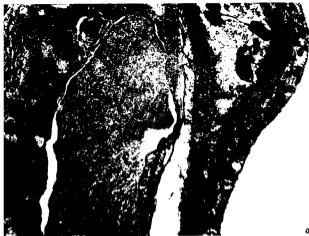


2. Ультраструктура яйца со сформированным жорцадием *Botriocercaria acheilognath* - споранговая оболочка яйца, наружная и внутренняя оболочки жорцадия (а - 12 000 X; б X); в - гликоген и липидные гранулы в resinной оболочке жорцадия (20 000 X).

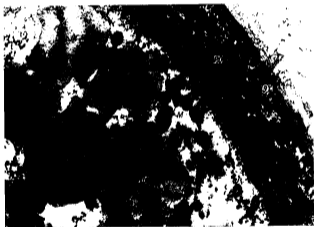


3. Ультраструктура ретикулярной оболочки и наружного слоя омматерии *B. aculeator* (a), *Trichopterus podiceps* (b) и *T. stans* (b).

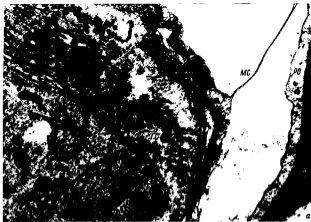
— ретикулярная (a — 21 400 x; б — 21 200 x); в — микроворсинка (4400 x); г — ретикулярная оболочка омматерии (10 600 x); д — ретикулярная оболочка (15 900 x).



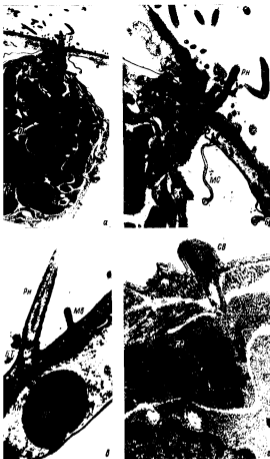
a



4. Ультраструктура ресничной оболочки кораллджия (a) и наружного слоя эпидермы (б) *Polysiphonia latum* (13 000 \times).



5. Гранулы секрета (а, б) в омматофере *D. latum* и ресничная оболочка (в, д) цистоды
 а — 3200 X; б — 20 000 X; в — 50 000 X; д — 23 000 X.



структура ресничной оболочки кораллиды и ооциста *Crillota erinacei*
 ациды (3000 \times); б — ооциста на переднем конце кораллиды (12 500 \times); в — ресничная
 мембрана (32 000 \times); г — выделительный секрет и микталые проемки в поверхности

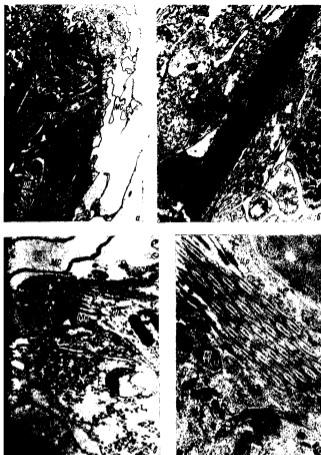


Ультраструктура оболочек яйца и строения опносферы *P. osculatus*.
а — 10 000х; б — 13 000х; в — 33 000х.

Б. И. Куперник



Общий вид опкосферы *B. schellenbergii* (3300 \times).



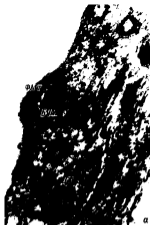
с. 11. Железы проникновения (а, в) и включения (б) в цитоплазме *T. vaginalis* и цитозент в окрестности *D. latum* (г).
 - 3000x; б - 10 000x; в - 25 000x; -г- 13 000x.



12. Микроворсинки на поверхности тела процеркионов *T. nodulatus* (1—2-е сут раз
 (а)).
 а — 30 000 X; б — 2000 X; в — 23 000 X, д — 23 000 X.



Рис. 13. Формирование микротрихий на хитиновом слое у *T. podilana* (4—5-е сут развития).
 а, б — 50 000 \times ; в — 33 000 \times .



14. Этапы (а—д) формирования микротрещий de novo на поверхности тела прогерно
 одонтобласта (5—6-е сут развития).
 — 50 000x.



15. Ультраструктура цериомера процерииона *T. nodulosa*.
- a - 20000x; б - 28000x; в - 20 000x.



16. Конусовидные микротрихии (а), переход трубчатых в укреплённые конусовидные микротрихии (с) и органеллы цитоплазмы (б, д) тегументальных клеток процеркоиды *T.* по 7 (б—9-е сут развития).

а — 36 000 \times ; б — 48 000 \times ; в — 27 000 \times ; д — 26 000 \times .

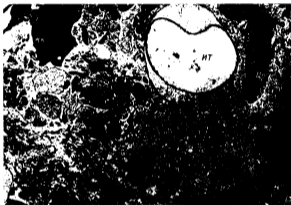
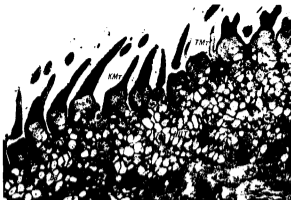
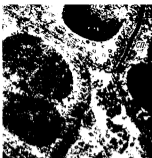


Рис. 17. Микротрихий и наружный слой цитондамы (а), инвезим, цитотомы и железные (б) пролеаркида *T. podivovus* (13–21-е сут развитя).

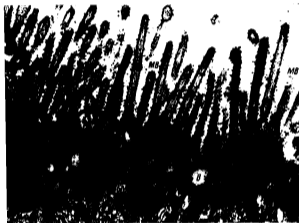
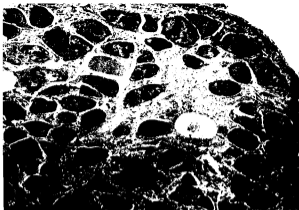
а — 20 000 \times ; б — 3000 \times .



18. Протоки (а—с) процерконда и железистые клетки (d) *T. nodulosus*.
.090 X; б — 33 600 X; в — 26 000 X; г — 10 010 X.



Рис. 19. Сперматоцит (а) и секреторные каналы с микроворсинками (б) простернода *T. pedicularis* (10 000 \times).

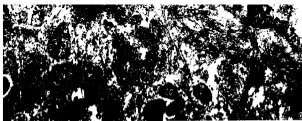


30. Общий вид (а) и микроорганки (б) наружной цитоплазмы флоэмы *Prunella vulgaris* (7-е сут развития).
98х; б — 32 000х.



21. Ультраструктура покровов процеркоидов *E. rugosum* (а, б) и *B. schellenbergi* (в) разных этапах развития.

а - 010 х; б, в - 50 040 х; г - 15 500 х.



12. Ультраструктура покровов процершонда *P. toralocis* на разных этапах развития: б — 60x; в — 33 000x; г, з — 25 000x.



23. Ультраструктура покровов различных участков тела процеркоида *Archigetes*. (По: Поддубная и др., 1984).
 средняя часть тела (20 000 \times); б — средняя часть тела (14 000 \times); в, д — церкомер (в — 5000 \times ,



И. Ультраструктура тегумента плероцеркоидов *D. dendriticum* (а) и *T. crassus* (б 00х; в — 21 400х.

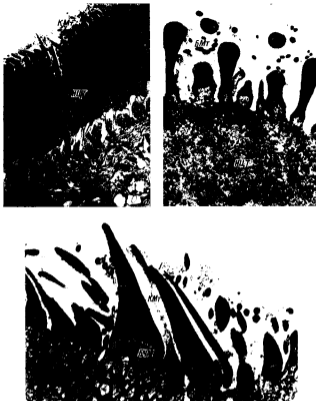
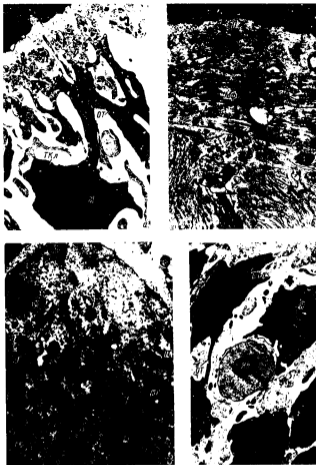


Рис. 27. Конусовидные (а, в) и булавовидные (б) микротрихии на поверхности тегумента в передней части тела плероцеркода *D. latum*.
 а — 4400х; б, в — 21 400х.

Ш. Б. И. Кузнецов



и. 28. Ультраструктура клеток тегумента (а, в, г) и мышечных слоев (б), лежащих под
 мышной пластинкой, у планарии *D. latum*.
 — 4400×; б — 10 000×; в — 20 000×.



Микротрихи и выросты на поверхности тела плероцеркидов *Schistosomula* (а) и *D. erinacei* (б).
х: а — 16 303 х; б — 10 000 х.



.. 30. Строение микротрихий и наружной цитоплазмы тегумента у плероцеркоидов взрослых особей (б-г) *Eubothrium*, плероцеркоид *E. rycimura* (20 800 x); б, г — взрослый *E. rycimura* (б — 20 000 x; г — 32 800 x); в — ооцит *E. latheini* (15 500 x).



р. 31. Базальная пластинка, мышечные пучки (а), малодифференцированная клетка с бичатыми микроворсинками на стробиле (б), чередование тонусовидных и трубчатых микротрубок соединивших члеников стробилы (с) у взрослых особей *E. tylosium*.
 - а - 12 000 х; б - 10 600 х; в - 21 400 х; г - 20 040 х.

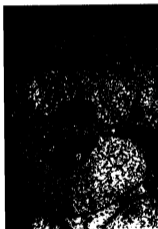


33. Ультраструктура покровов у плероцеркидов и взрослых особей *T. podiceps*.
 конусовидные, трубчатые микротрихи и сегментарный вырост на поверхности срединной части тела плероцеркида (29 250×); в — конусовидные утолщенные микротрихи на срединке взрослых *T. podiceps* (40 500×); д — выделение сексуальной особи *T. podiceps* (14 000×).

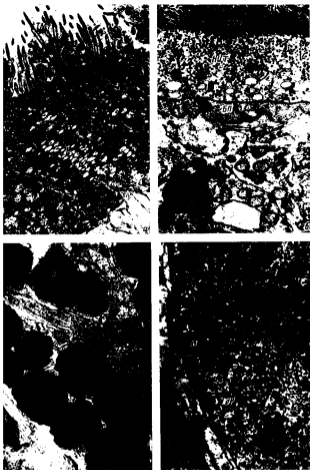


34. Ультраструктура тегумента взрослых особей *T. meridionalis*.

а — часть тегумента (10 000 \times); б — митохондрия и аппарат Гольджи в цитоплазме тегумента (20 000 \times); в — средняя часть тела (10 000 \times).

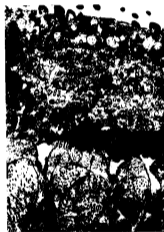
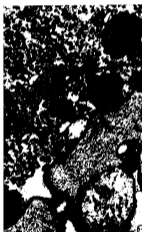


35. Ультраструктура тегумента в области сколекса взрослых особей *C. truncatus*. микроворсинок, слой наружной цитоплазмы, базальная пластинка и мускулатура (4400 \times); B — ламеллы пучки (15 100 \times); * — отростки тегументальных клеток, содержащие митохондрии (15 500

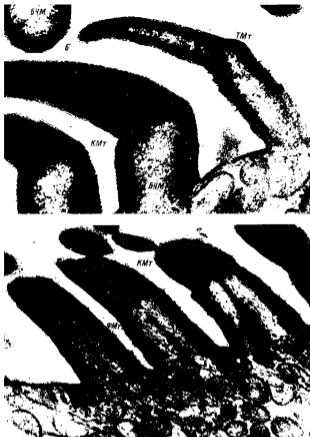


36. Ультраструктура покровов в средней части тела взрослых особей *C. trilineatus* *trilineatus fallax*.

а — наружные микротрихи, наружная цитоплазма тегумента *C. trilineatus* (15 500×); б — наружная и на тегумента, базальная пластинка и мускульные пучки *C. fallax* (8600×); в — сложение липиды в цитоплазме тегументальных клеток *C. trilineatus* (28 000×); г — цитоплазма тегументальной клетки (15 500×).

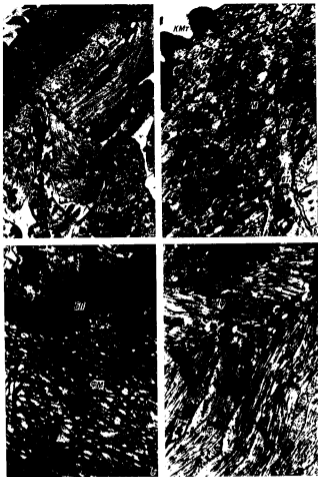


38. Экскреция липидов через покровы взрослых особей *S. solidus* (а) и *D. dendriti* (б).
4480x; б — 20 000x; а — 15 500x.

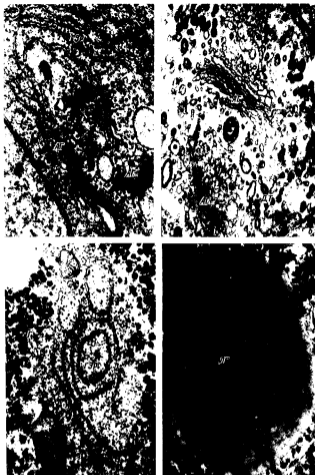


39. Ультраструктура конусовидных и трубчатых микротрихий в области снода *Schistosoma*.

продольный срез через конусовидные и трубчатые микротрихии (100 000×); Б — вершинный и базальную часть конусовидной микротрихии (100 000×); * — расширение базальной части конусовидных микротрихий (100 000×).



40. Отростки, соединяющие клетки тогумена с наружной цитоплазмой (а, б), фибрилярная структура базальной пластинки (в), мышечные волокна в области саркоплазмы (г).
 а — 10 000 х; б — 26 300 х; в — 50 000 х; г — 19 000 х.



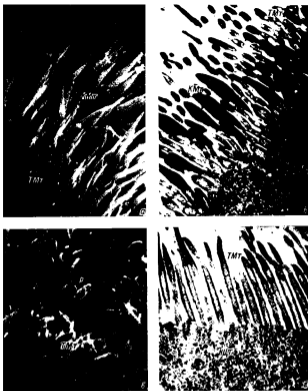
41. Ультраструктура тегументальных (а, б) и гликогенсодержащих клеток взрослых *B. schotiogastri* (в, г).

- гранулярная эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи (20 000×); в, г — гликоген и диски гликогенсодержащих клеток паракорты (в — 28 000×; г — 20 000×).



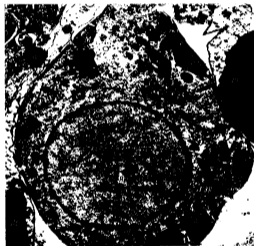
42. Ультраструктура покровов *B. acbelognathi* (а, б) и *B. scorpis* (в, г).

рубчатые микротрихи с глубоко поврежденной частью у *B. acbelognathi* (29 200 \times); б — эластофибриллы и тангустиальные клетки (18 000 \times); в, г — аксональные укреплённые микротрихи а о на *B. scorpis* (в — 20 000 \times ; г — 29 000 \times).



43. Ультраструктура конусовидных и трубчатых микротрихий на верхушке чешуй части стробилы *V. aceris*.

а - трубчатые и конусовидные микротрихии на верхушке чешуйки (а - 4500x; б - 20 000x); в, г - те же микротрихии в средней части стробилы (10 000x).



Фиг. 44. Ультраструктура наружной цитоплазмы (а) и клетки тегумента (б) плероцеркода *Pelichnibothrium zircovium*.
а — 10 000 х; б — 15 500 х.

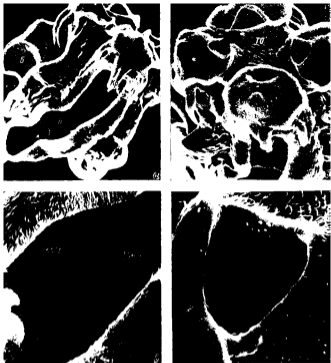
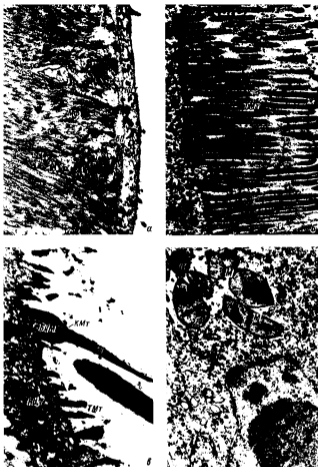


рис. 45. Споранге сколекса *A. dujardini*.

— общий вид спорангеа (520×); б — утолщенная область и прозона (720×); в — битрицентральная клетка (208×); г — прозона (3608×).

IV В. И. Куперман

46. Ультраструктура новой поверхности ботрицвал
а 620x; б — 50 500x; в, г —



47. Ультраструктура покровов *A. dujardini*.

раздвигание и кольчатые мышцы боковой линии спинной (36 000×); б — трубчатые микротрихи места стюбали (16 000×); в — образование укрепленных микротрихий на шейке (20 000×); г — во органеллах в тегументальной клетке стюбали (13 000×).



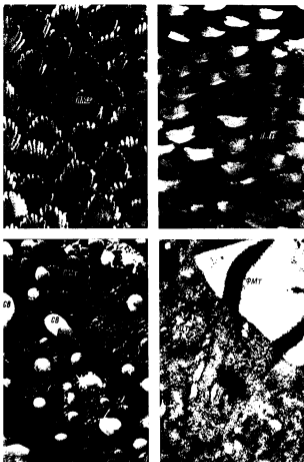
49. Ультраструктура цонров *Echinelbothrium*.

а — общий вид сколекса (150×); б — секреторные гранулы на поверхности ботридии (1500×); в — три с микроворсинки и секреторные гранулы на поверхности ботридиальной ямки (10 000×); г — щеточка на трубчатых микроворсинках на сегменте стробилы (16 000×).



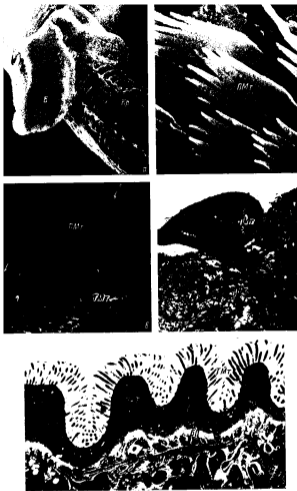
1. Ультраструктура покровов птероподовиды *Nybelinia surmenicola*.

микротубулы и кристаллы на поверхности сваленца (а — 10 500×; б — 15 500×); в — содержимое цитоплазмы вегетивной (15 500×); г — клетка вегетивная (4400×).



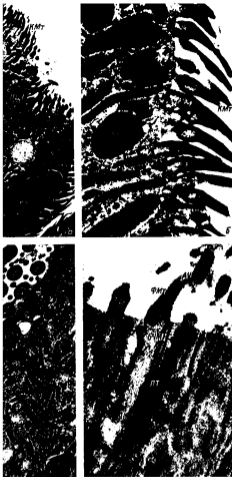
51. Ультраструктура покровов *Grilloea erinaceus*.

а — микротрихии наружной поверхности богириды (15 000 ×); б — рецепторы внутренней поверхности богириды (7000 ×); в — секреторные выросты тегументальных железистых клеток на поверхности лан (4500 ×); г — микротрихий с поврежденной базальной частью наружной цитоплазматической мембраны (15 000 ×).



52. Ультраструктура покровов *Echinobothrium typos*.

а — вид сколекса (150 х); б — полимикротрихи внутренней поверхности боковых (15 000 х) и трубчатых микротрихи на границе перехода внутренней в наружную пове (0 х); в — сагиттальный срез зубов полимикротрихия (15 500 х); д — складчатая поверхность стробилы (2500 х).



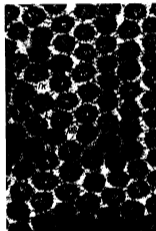
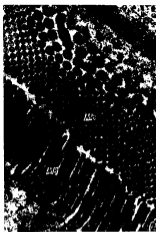
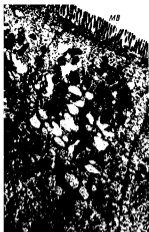
на покрове *K. sinensis*.

малая митохондрия тегмента в области скопления (а — 10 000 \times ; б — 21 400 \times); в — формирование микротрихий в 2-м сегменте средней части тела (2600 \times); г — формирование микротрихий в 2-м сегменте средней части тела (2600 \times); д — формирование микротрихий в 2-м сегменте средней части тела (2600 \times).



54. Ультраструктура покровов *Protoccephalus exiguus*.

а — кутикула и мускулатура тела (26 600 X); б — сенсорная пластинка и секреторный порок (15 500 X); в — формирование микротрихий (26 060 X); г — кутикула и мускулатура тела (26 600 X).



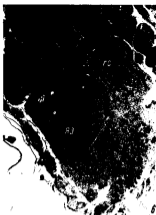
55. Ультраструктура энтероцитов (а) и микроворсинки (б, в, г) кишечника щуки
ахх; б — 10 400 х; в — 26 400 х; г — 50 400 х.



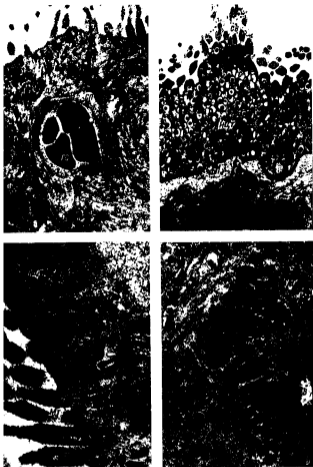
6. Ультраструктура покровов и железистых образований турбеллярий *Mo*:
бж; а, в — 10 000 х; г — 20 000 х.



57. Ультраструктура покровов монговецей *Dactylogyrus extensus* (а, б) и *Ancycrocerus ozur* (в).
а — 500х; б — 13 000х; в — 500х.

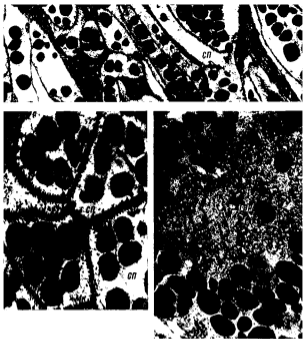


58. Железы октофер хорацидий *B. acbelognathi* (a), *T. nodulosus* (б, в), *D. latum* (г); б — 4030x; в — 10 050x; г — 20 030x.



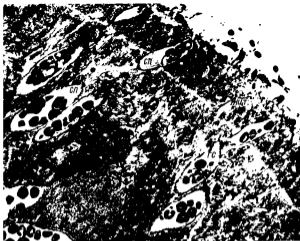
60. Железистые клетки и выведение секрета у процеркоидов *Gryllotalpa erinacea* (a, гадосит (б, в).

сиртальный проток на переднем конце тела *G. erinacea* (1800 x); б — выросты с секретом — процеркоидов (10 000 x); в — секреторные тела тубуликулярных железистых клеток в наружной цитоплазме *erinaea* (26 000 x); г — железистые клетки (10 000 x).



61. Ультраструктура секреторных протоков (а, б) и железистой клетки (в) плевроперидия.

400x; б — 15 500x; в — 10 000x.



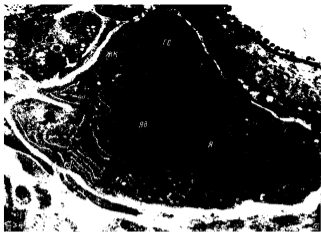
. 62. Выведение секрета фронтальных желез у планарии *D. latum*.
 4400 x; б. е — 15 500 x.



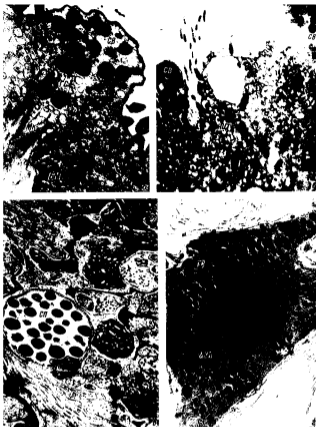
с. 64. Секреторные выросты на поверхности тегумента сосальщика cestод *Eubothrium thriccephalus*.

- анимальный диск сосальщика *E. thriccephali* (300 X); Б — секреторные выросты на сосальщике *E. gagei* (0 X); в — секреторные выросты среди мекротратий на сосальщике *E. thriccephali* (10 000 X); г — секреторные выросты на поверхности тегумента сосальщика *B. scarsi* (10 000 X).

В. И. Куперман



65. Железистая клетка и секреторный вырост с гранулами секрета *B. ashkeoghni*: гранулы секрета в цитоплазме железистой клетки (10 800×); б — продольный срез секреторного и в наружной цитоплазме тегумента в средней части тела (10 800×).



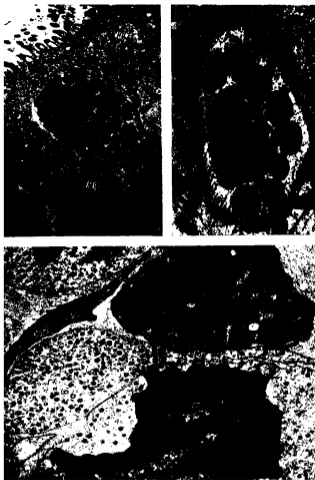
66. Этапы образования и выведения секрета у цестод *Eubothrium* и *Bothrioccephal*: а — секреторный вырост с гранулами секрета на сплюснутке *B. bothrioccephali* (20 000 \times); б — макровиллус с особым выделением секрета у *E. spasskyi* (15 500 \times); в — поперечный срез секреторного провизора с микроточками по периферии у *E. gadovae* (10 010 \times); г — микровиллусная пластинка с гранулами секрета у *E. vitium* (15 500 \times).



Рис. 67. Выделение секрета из протока у взрослых особей *E. gigantea* (28 000 \times).



68. Различные типы секрета железистых кластков у взрослых особей *D. dendriticum* (а-
сколенсах плероцерноида (r)).
20 000x; б - 15 000x; в - 5000x; г - 4400x.



69. Секреторные протоки, укрепленные микротрубочками, с гранулами секрета в с
х взрослых особей *S. solidus*.
a — 20 000x; б — 20 000x; в — 16 000x.

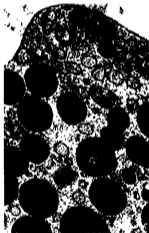


70. Выведение секреторных гранул мерокриновым способом из наружной цитоплазмы взрослых особей *S. volidis*.
a — 10 000 x; б — 13 000 x; в — 33 000 x.



1. Ультраструктура железистой клетки и секреторных протоков в сколеке *K. sinensis* (а, б) и *S. laticeps* (в, д).

Претерийн протин в дистальную цитоплазму тегумента синдена (а — 4400×); б, в — вид микротрубочечным способом у *K. sinensis* (б) и *S. laticeps* (в) (б — 21 400×; в — 16 800×); г — вид клетки с гранулами секрета у *S. laticeps* (г — 10 000×) (а, в — выполнены Л. Г. Подку).



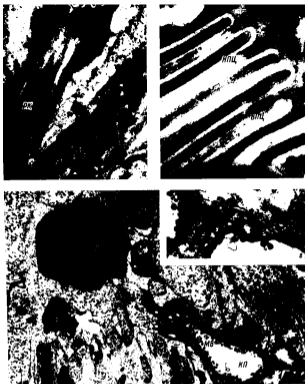
2. Железистый аппарат в сколке взрослых особей *P. exigua*.
 выделение секрета через наружную цитоплазму тегумента сколки (а — 10 000×; б — 1 000×);
 клетчатые зерна с гранулами секрета (в — 8300×; г — 20 000×).



Рис. 73. Ультраструктура цитоплазма у плероцериида *D. dendriticum* (10 000 \times).



1. Ультратонкое строение resinного комплекса и палочек стенки хондроцита.
 а), *S. solidus* (б, в) и *B. achellognathi* (z).
 00x; б, в — 16 000x; z — 12 000x.

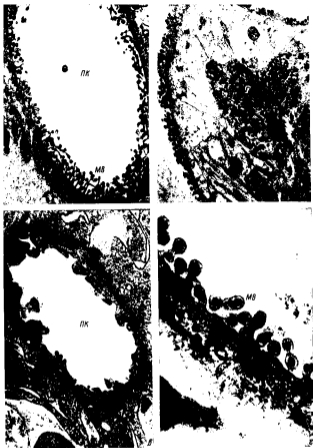


. Ультраструктура внутренних и наружных палочек стенки цитродита (а, б) и протонефридия (в, с) у *Digramma interrupta*.
 10 х; б — 32 400 х; в — 5000 х; с — 20 000 х.



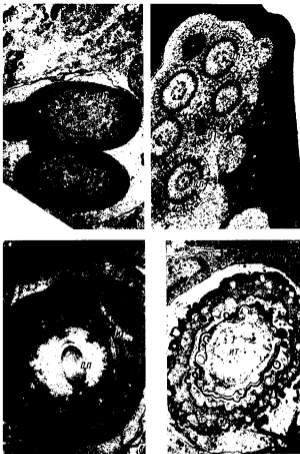
76. Ультраструктура микроворсинок на внутренней поверхности протонефридальных каналов у цестод на разных этапах их онтогенеза.

ростеронда *E. gibberos* (10 000×); б — взрослая особь *S. laticeps* (20 000×); в — палеонтерозитиз (14 400×); г — взрослая особь *S. laticeps* (32 000×).

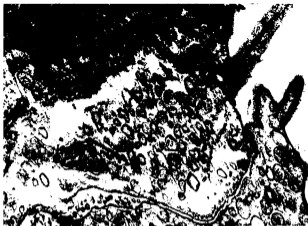


77. Ультраструктура внутренней поверхности и разные типы микроворсинок в радиальных каналах гастры.

а — проколющая *N. vitripennis* (15 500×); б — взрослая особь *V. aschilognathus* (10 040×); в — самка *C. laticeps* (20 000×); г — взрослая особь *D. dendriticum* (28 000×).



8. Формирование и строение известковых тел в паренхиме плероцерозоида (а, в) и в себе *S. solidus* (б) и *B. accheilognathii* (г).
 10 600×; б — 26 000×; в — 13 000×.



. 79. Ультраструктура рецепторов в тегументе сколекса *S. aculeogonathi* (а, б) и *S.*
(в).

— 33 000 \times ; в — 20 000 \times .