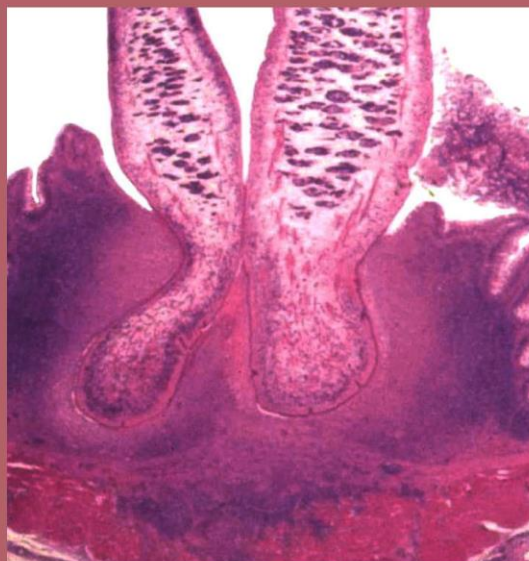


А. И. Голубев
Л. В. Малютина
Р. М. Сабиров

МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ГЕЛЬМИНТОВ

Часть 6



А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров

**МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ГЕЛЬМИНТОВ**

Часть 6

CARYOPHYLLIDEA

Учебное пособие



КАЗАНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
2016

УДК 576.8: 595.121.2

ББК 28.6

С 59

*Печатается по рекомендации Учебно-методической комиссии
Института фундаментальной медицины и биологии КФУ*

Научный редактор -

доктор биологических наук, профессор ИПЭН АНТ **В.А. Бойко**

Рецензент -

доктор биологических наук, профессор МГУ **Н.М. Бисерова**

Голубев А. И.

С 59 Морфология и жизненные циклы гельминтов: учебное пособие
/ А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров / - Казань: Казан. ун-т, 2016.
– Ч. 6. **CARYOPHYLLIDAE.** – 72 с.

Пособие является шестой частью к курсу «Паразитология», посвященного обзору основных черт организации, жизненных циклов и патогенного значения гельминтов человека и животных. В данной части рассматривается отряд Кариофиллид (Тип Plathelminthes, Класс Cestoda, Отряд Caryophyllidea). Данные по более, чем 40 видам гвоздичников, обобщенные в пособии, позволяют лучше понять общие проблемы гельминтологии, ориентироваться в положении кариофиллид в системе животного царства.

Предназначено для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов, а также медицинских, сельскохозяйственных и педагогических ВУЗов, учителей биологии средних учебных заведений.

Фото на 1-й стр. обложки – общий вид и передняя часть гвоздичника *Atractolytocestus tenuicollis* Li, 1964 из сазана *Cyprinus carpio* (из Kralova-Hromadova et al., 2013), сколексы *Khawia sinensis* Hsü, 1935 (из Vánoční speciál 2015: kapr nejen na talíři) и *Glaridacris laruei* Lamont, 1921 (из Upton, 2005); фото на 4-й стр. обложки – гвоздичники *Monobothrium wageneri* Nybelin, 1922 на стенке кишечника лия *Tinca tinca* (из Williams et al., 2011).

Фото (РЭМ) на 1-й стр. – сколекс гвоздичника *Caryophyllaeus brachycollis* Janiszewska, 1953 (из Barcak et al., 2014). Масштаб не выдержан.

УДК 576.8: 595.121.2

ББК 28.6

© Голубев А.И., Малютина Л.В.,
Сабиров Р.М., 2016

© Казанский университет, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ CARYOPHYLLIDEA	4
2. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ КАРИОФИЛЛИД	7
2.1. Общий план строения	7
2.2. Покровы	14
2.3. Мускулатура и паренхима	17
2.4. Нервная система	21
2.5. Выделительная система	26
2.6. Репродуктивная система	30
2.6.1. Женская половая система кариофиллид	30
2.6.1.1. Яичник	30
2.6.1.2. Желточники и вителлогенез	31
2.6.1.3. Формирование яйцевой оболочки	34
2.6.1.4. Матка	36
2.6.1.5. Вагина (влагалище) и семяприемник	37
2.6.2. Мужская половая система	40
2.6.2.1. Семенники и сперматогенез	40
2.6.2.2. Семявыносящие канальцы, семяпровод и циррус	44
2.6.2.3. Дифференцировка протоков половой системы	46
3. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ	48
4. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ КАРИОФИЛЛИД	53
4.1. Жизненный цикл кариофиллид, достигающих половой зрелости в рыбах	53
4.2. Жизненный цикл прогенетических кариофиллид	56
5. ФИЛОГЕНИЯ CARYOPHYLLIDEA	59
6. СПИСОК ВИДОВ ГВОЗДИЧНИКОВ, УПОМЯНУТЫХ В УЧЕБНОМ ПОСОБИИ	62
ЛИТЕРАТУРА	64

1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ CARYOPHYLLIDEA

Кариофиллиды, известные в русской научной литературе как «гвоздичники», представляют отряд нерасчлененных ленточных червей с одним половым аппаратом. Своё название они получили за внешнее сходство сколексов первых из описанных видов с цветками растений из порядка гвоздичных (Caryophyllales). Отряд насчитывает 150 видов червей, относящихся к 41 родам, объединенных в четыре семейства: Caryophyllaeidae Leuckart, 1878, Lytocestidae Hunter, 1927, Capingentidae, Hunter, 1930 и Balanotaeniidae Mackiewicz and Blair, 1978 (Mackiewicz, 1994). Всего 4 из 41 родов насчитывают 10 и более видов. Развитие кариофиллид (за исключением представителей родов *Archigetes* и *Paraglaridacris*, прогенез которых проходит в теле водных олигохет из родов *Tubifex* и *Limnodrilus* происходит со сменой хозяев. Местом обитания большинства гвоздичников являются кишечник сомообразных и карпообразных пресноводных рыб (Рис. 1). На долю кариофиллид приходится до 25 % фауны цестод этих обитателей пресных вод (Mackiewicz, 1972).

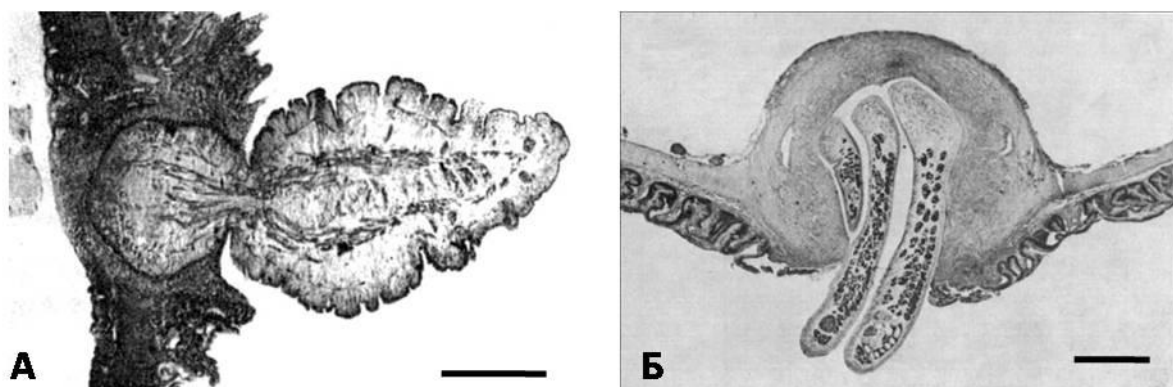


Рис. 1. Кариофиллиды – паразиты рыб. **А** - гвоздичник *Lytocestus indicus* на стенке кишечника сома *Clarias batrachus* L. Шкала 0,5 мм (по Chakravarty, Tandon, 1989); **Б** - гвоздичники *Hunterella nodulosa* на стенке кишечника белого чукучана (*Catostomus commersoni*, Lacepede, 1803) (Cypriniformes–карпообразные). Шкала 1 мм. (по Nayunga, Mackiewicz, 1975).

Первое описание одного из видов кариофиллид (*Caryophyllaeus laticeps*), наряду с другими 20 видами паразитических цестод, было дано П. С. Палласом в 1781 году в работе «Замечания о ленточных червях у людей и животных» (Pallas, 1781).

Данные по морфологии, биологии, филогении, зоогеографии, классификации и ультраструктуре кариофиллид, накопленные за период с 1781 года по 1982 год, обобщены в прекрасных обзорах Джона Мацкевича (Mackiewicz, 1972; 1981; 1982), к которым мы с удовольствием и не раз будем обращаться в нашем пособии.

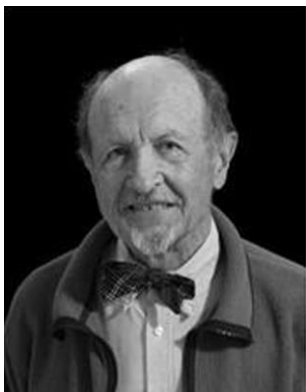
В последующие годы знания о кариофиллидах пополнялись данными об их систематике и видовом разнообразии (Hoberg et al., 1999; Kadam, Dhole, 2011; Solunke, et al., 2012; Dutton, Barger, 2014 и др.), патофизиологии хозяев (Chakravarty, Tandon, 1989; Morley, Hoole, 1995; Molnar et al., 2003; Irshadullah, Mustafa, 2010; Gjurčević et al., 2012), зоогеографии – с описанием обнаруженных видов (Hafeezullah, 1993; Scholz et al., 2001; Oros et al., 2004; Ash, Scholz et al., 2011; Linder, Cole et al., 2012 и др.), морфологии (Oros, Hanzelova, 2007; Protasova et al., 2014; Hanzelova et al., 2015 и др.), эмбриологии (Młocicki et al., 2010; Bruňanská et al., 2012; Yoneva et al., 2012 и др.), молекулярной генетики отдельных видов (Orosova et al., 2010; Bazsalovicsová et al., 2012; Scholz et al., 2014; Scholz et al., 2015 и др.) и филогении (Kodedova et al., 2000; Olson et al., 2008; Scholz et al., 2011; Brabec et al., 2012 и др.).

В Советском Союзе признанным авторитетом и одним из первопроходцев в изучении фауны кариофиллид была Ольга Петровна Кулаковская. В нашей стране в настоящее время большой вклад в изучение монозоидных плоских червей вносит ведущий научный сотрудник Института внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН Лариса Григорьевна Поддубная.



**Паллас Петр Симон
(1741 – 1811)**

Знаменитый немецкий и русский ученый-энциклопедист, естествоиспытатель, географ и путешественник. Действительный член Петербургской академии наук.



**Джон Мацкевич
(John S. Mackiewicz)**

Почетный профессор Корнелльского университета (США). Выдающийся специалист по экологии, систематике и эволюции цестод.



**Ольга Петровна Кулаковская
(1920 – 2005)**

Доктор биологических наук, профессор кафедры биологии Львовского национального университета ветеринарной медицины и биотехнологий. Признанный в мире специалист по кариофиллидам. Ею описаны четыре новых вида гвоздичников, обосновано три новых рода этих цестод.



Лариса Григорьевна Поддубная

Ведущий научный сотрудник Института биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина Российской Академии наук. Специалист по ультраструктуре паразитических червей. Автор более 120 научных работ.

В настоящее время положение кариофиллид в системе живых организмов выглядит следующим образом:

Надцарство: Eucaryota *Whittakeret Margulis, 1978* - Ядерные организмы, или Эукариоты

Царство: Animalia, Zoobiota *Linnaeus, 1758* - Животные

Подцарство: Eumetazoa *Butschli, 1910* - Настоящие многоклеточные животные

Раздел: Triploblastica *Lankester, 1877* - Трёхслойные

Подраздел: Spiralia (*Kenneth M. Halanuch, 1995*) - Спиральные

Тип: Platyhelminthes *Minot, 1876* - Плоские черви

Класс: Cestoda (*Rudolphi, 1808*) - Ленточные черви, цестоды

Отряд: Caryophyllidea *Van Beneden, 1863*

2. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ КАРИОФИЛЛИД

2.1. Общий план строения

Строение различных видов кариофиллид принципиально одинаково. Джон Мацкевич (*Mackiewicz, 1982*) по расположению основных фрагментов половой системы выделяет в их теле три области:

- «pre-vitellaria distance» - участок от «верхушки» сколекса до первого желточника;
- «pre-ovarian vitellaria field» - участок тела, в пределах которого располагаются желточники и семянники;
- «ovary-gonopore distance» - задний участок тела, в котором находят место женское генитальное отверстие, матка, яичник, часть желточников и выделительная (экскреторная) пора.

На поперечных срезах представители гвоздичников из различных семейств отличаются друг от друга, в основном, по характеру расположения и количеству тяжей внутренней продольной мускулатуры (Рис.2).

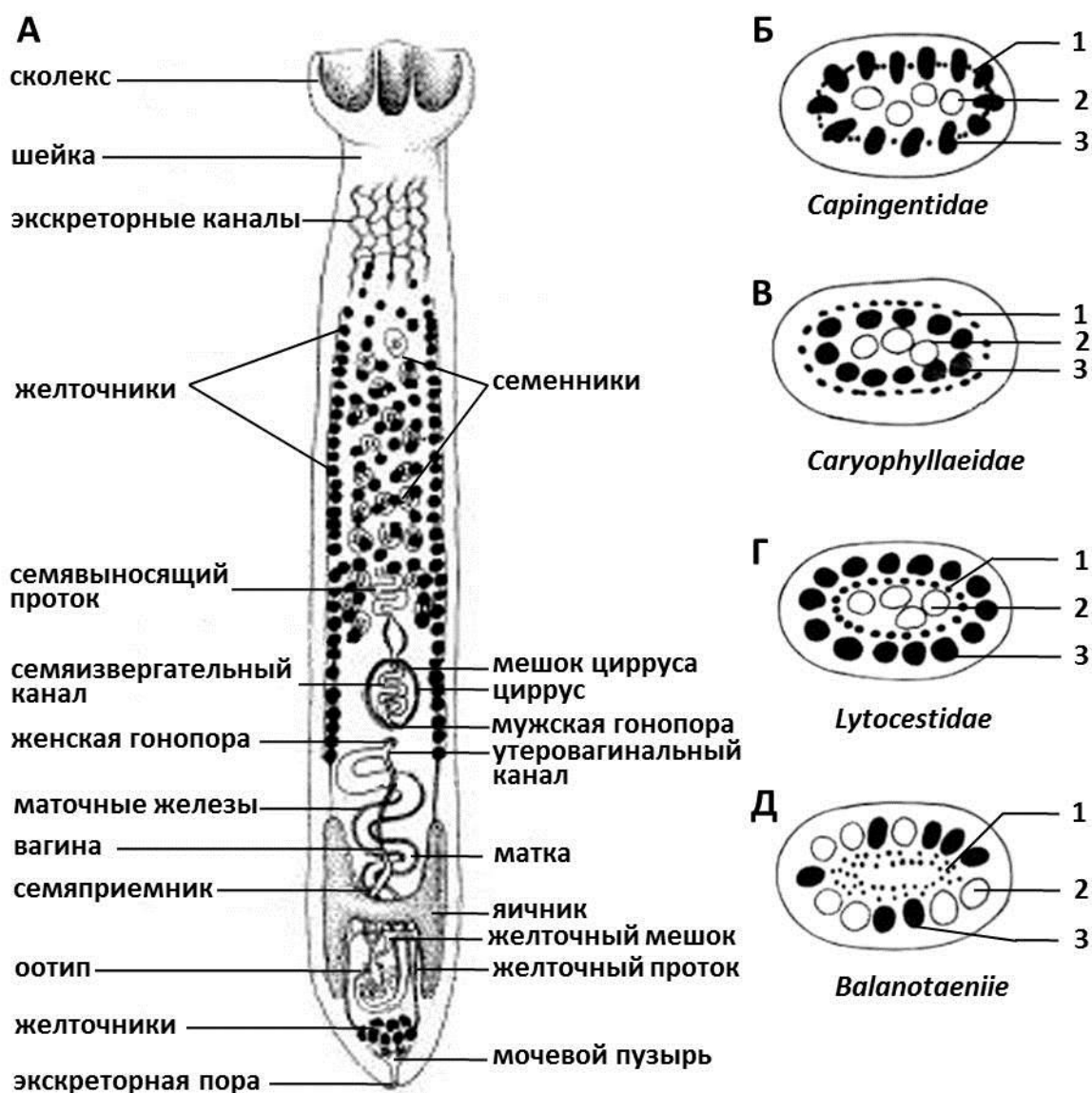


Рис. 2. Схема строения карифиллид. **А** - обобщенная модель строения; **Б, В, Г, Д** – реконструкции поперечных срезов карифиллид из 4-х различных семейств. *Условные обозначения:* 1- внутренняя продольная мускулатура, 2 – семенники, 3 – желточники (по Mackiewicz, 1972, 1982).

Длина гвоздичников варьирует от 2 (*Promonobothrium oklensis*) до 95 мм (*Khawia sinensis*), ширина от 0,5 до 5 мм. Максимальная длина значительного количества видов укладывается в пределы от 15 до 50 мм (Рис. 3).

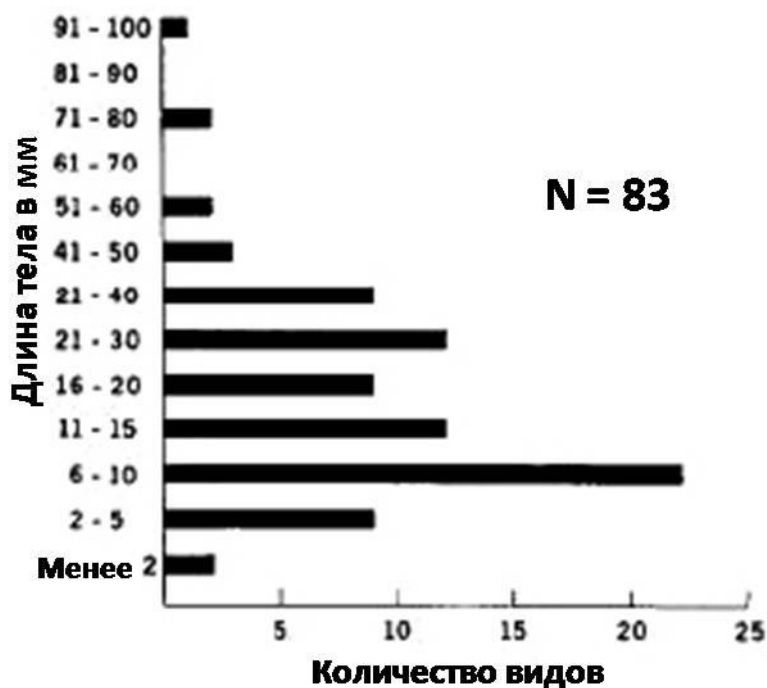


Рис. 3. Приблизительное количество видов карофиллид с разными максимальными размерами тела (по Mackiewicz, 1972).

Форма сколексов различных видов гвоздичников чрезвычайно разнообразна (Рис. 4). Одни из них имеют углубления в виде ямок или ботрий (4 D, T), другие бульбовидно заострены (4 А - С) или клиновидны (4 Е- G, N), третьи снабжены складками и фестонами различной степени сложности (4 Н- J, М, Q). Интересно отметить, что форма сколексов некоторых видов гвоздичников может заметно меняться как в процессе движения (Рис. 5 Б), так и в процессе их взросления (Рис. 6).

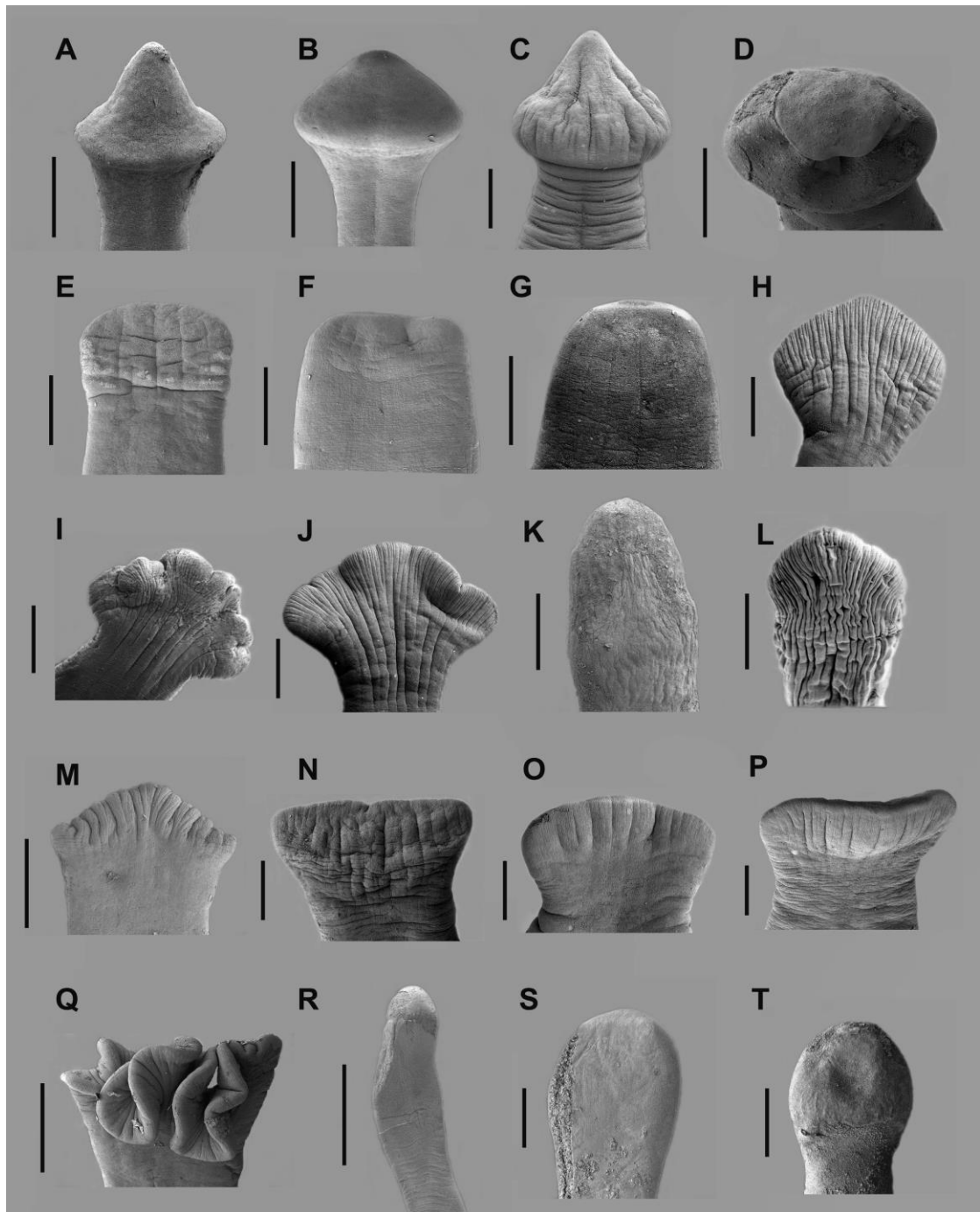


Рис. 4. Сканирующая электронная микроскопия сколексов карофиллид. **A** – *Atractolytocestus huronensis*; **B, C** – *Atractolytocestus sagittatus*; **D** – *Archigetes sieboldi*; **E** – *Breviscolex orientalis*; **F** – *Caryophyllaeides ergensi*; **G** – *Caryophyllaeides fennica*; **H** – *Caryophyllaeus brachycollis*; **I** – *Caryophyllaeus fimbriceps*; **J** – *Caryophyllaeus laticeps*; **K** – *Khawia armeniaca*; **L** – *Khawia baltica*; **M** – *Khawia japonensis*; **N** – *Khawia rossittensis*; **O, P** – *Khawia saurogobii*; **Q** – *Khawia sinensis*; **R** – *Monobothrium wageneri*; **S** – *Paracaryophyllaeus gotoi*; **T** – *Paraglaridacris limnodrili*. Масштаб: A, D, I, K, L, O, P, S = 0.25 mm; B, C, E–H, J, M, N = 0.5 mm; Q, R = 1 mm; T = 0.1 mm (по Oros, Scholz et al., 2010).

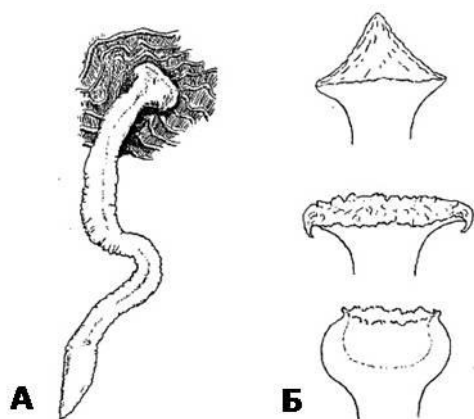


Рис. 5. Кариофиллида *Bothrioscolex rossittensis*. А- на стенке кишечника карася (*Carassius carassius* L., 1758); Б- изменение формы сколекса в процессе движения (по Szidat, 1937).

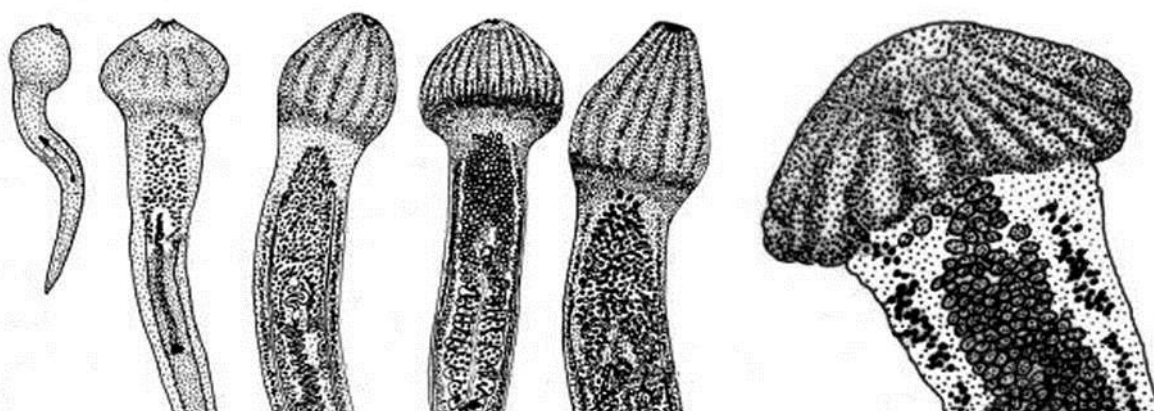


Рис. 6. Этапы формирования сколекса гвоздичника *Wenyonia virilis* из кишечника сома *Synodontis schall*, Bloch and Schneider, 1801, в процессе достижения половой зрелости (по Ibraheemand, Mackiewicz, 2006).

Уже на стадии процеркоидов в сколексах, а в ходе дальнейшего развития в кортикальной и медулярной паренхиме других участков тела гвоздичников, появляются многочисленные секреторные клетки, получившие название фронтальных желез (Рис. 7).

Изучение этих образований имеет долгую историю (Will, 1893; Mrazek, 1901; Hunter, 1930; Szidat, 1937; Nayunga, 1979; Richards, Arme, 1981; Kuperman, Davydov, 1982; Поддубная, Давыдов, Куперман, 1984 и др.).

В отечественной литературе наиболее полные данные о локализации, тонком строении, гистохимии и функции фронтальных желез были представлены в работе В. Г. Давыдова и Л. Г. Поддубной (1988) на примере

изучения четырех видов кариофиллид: *Caryophyllaeus laticeps*, *Khawia armeniaca*, *K. sinensis* и *Archigetes sieboldi*.

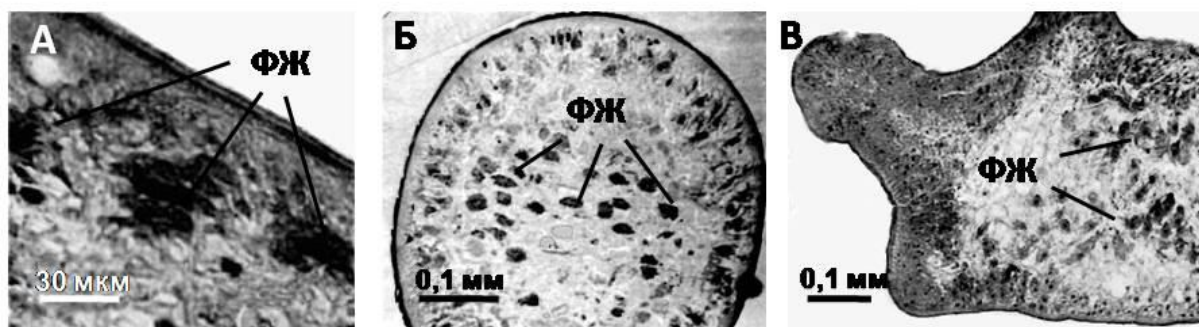


Рис. 7. Топография фронтальных желез кариофиллид. **А** – синцитиальные фронтальные железы (ФЖ) *Hunterella nodulosa* в кортикальной паренхиме сколекса; **Б** – фронтальные железы в медулярной паренхиме сколекса *Glaridacris laruei* (поперечный срез); **В** – фронтальные железы в медулярной паренхиме *G. laruei* (сагитальный срез) (по Найунга, 1979).

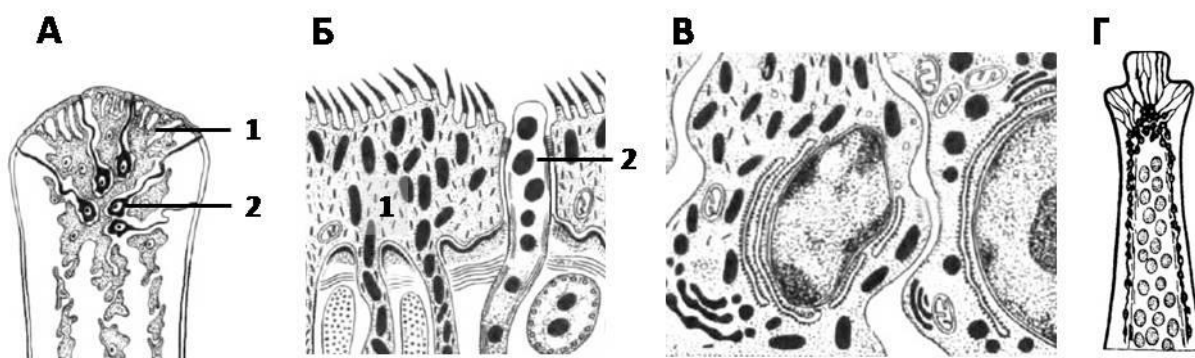


Рис. 8. Схемы организации фронтальных желез. **А, Б, В** - фронтальные железы *Khawia armeniaca*; **А** - локализация фронтальных желез первого (1) и второго (2) типов в сколексе; **Б** – участок стенки тела с протоками фронтальных желез первого и второго типов; **В** – ядросодержащие участки фронтальных желез (по Давыдов, Поддубная, 1988); **Г** – расположение фронтальных желез в сколексе и кортикальной паренхиме передней части тела *Archigetes sieboldi* (по Поддубная, Давыдов, Куперман, 1984).

Выделено два типа фронтальных желез. Железы первого типа имеют синцитиальное строение и изливают свой секреторный продукт через многочисленные протоки в содержимое цитоплазматической пластинки

(Рис.8 Б). Наиболее развитый железистый синцитий имеют половозрелые паразиты. Железы второго типа представлены одиночными клетками. Секрет этих желез выводится протоками непосредственно на поверхность тела червей (Рис. 8 А, Б).

В теле представителей рода *Archigetes* фронтальные железы первого типа отсутствуют, в то время как одноклеточные секреторные клетки в изобилии представлены на всех стадиях развития. Наиболее вероятная функция фронтальных желез первого типа заключается в нейтрализации ответной иммунной реакции со стороны хозяев. К такому выводу привели опыты по инкубированию зрелых кариофиллид – типичных паразитов кишечника карповых рыб (*C. laticeps*) в разбавленных растворах нативной сыворотки крови и желчи леща (*Abramis brama* L., 1758). Мощная секреторная активность желез отмечалась уже через час инкубации. После 13 часов содержания в сыворотке переизбыток секреторного продукта приводил к полному разрушению наружной цитоплазмы по всей поверхности сколекса. Реставрация покровов происходила через сутки после начала воздействия сыворотки (Давыдов, Поддубная, 1988).

За железами второго типа еще в начале их изучения (Wisniewski, 1930) признана функция желез проникновения. Именно этим объясняется мощное развитие этих секреторных клеток в теле личинок кариофиллид – процеркоидах. В процессе своего формирования процеркоиды активно перемещаются из задних отделов тела олигохет в передние (Кулаковская, 1962). Это связано с преодолением многочисленных диссепиментов – перегородок, разделяющих вторичную полость (целом) олигохет. При завершении жизненного цикла, для выхода во внешнюю среду, плероцеркоидам предстоит ещё разрушить и стенку тела кольчатого червя. Становясь паразитами рыб, кариофиллиды не стремятся глубоко проникать в стенки их кишечника. Именно этим и объясняется то, что железы второго тип у них представлены лишь одиночными клетками.

2.2. Покровы

Как и у всех Neodermata, тело взрослых кариофиллид покрыто неодермисом, который в процессе метаморфоза личинок червей заменяет их ресничный эпителий. На страницах научной литературы этот термин появился сравнительно недавно (Echler, 1984; 1985). До сих пор многие специалисты используют ставшее привычным старое название покровов плоских паразитических червей – тегумент или погруженный синцитиальный эпителий.

Одно из первых добротных описаний ультратонкого строения покровов гвоздичников было сделано еще в 1966 году на примере двух видов: *Caryophyllaeus laticeps* и *Caryophyllaeides jennica* (Beguin, 1966). Тегумент состоит из двух частей: наружной и внутренней. Наружная часть – представлена синцитиальной цитоплазматической пластинкой толщиной 6-7 мкм, внутренняя – погруженными под мускулатуру клетками – цитонами (Рис. 9).

Наиболее заметными и многочисленными структурами цитоплазматической пластинки являются палочковидные секреторные гранулы и митохондрии. Цитоны связаны с цитоплазматической пластинкой длинными ветвящимися протоками, количество которых может быть разным.

Внешняя поверхность тегумента представлена большим количеством микротрихий двух типов: трубчатых и конусовидных. Присутствие их является наиболее заметной апоморфией плоских паразитических червей. Микротрихии активно участвуют в трофике цестод, а также помогают им надежно закрепиться на тканях своих хозяев.

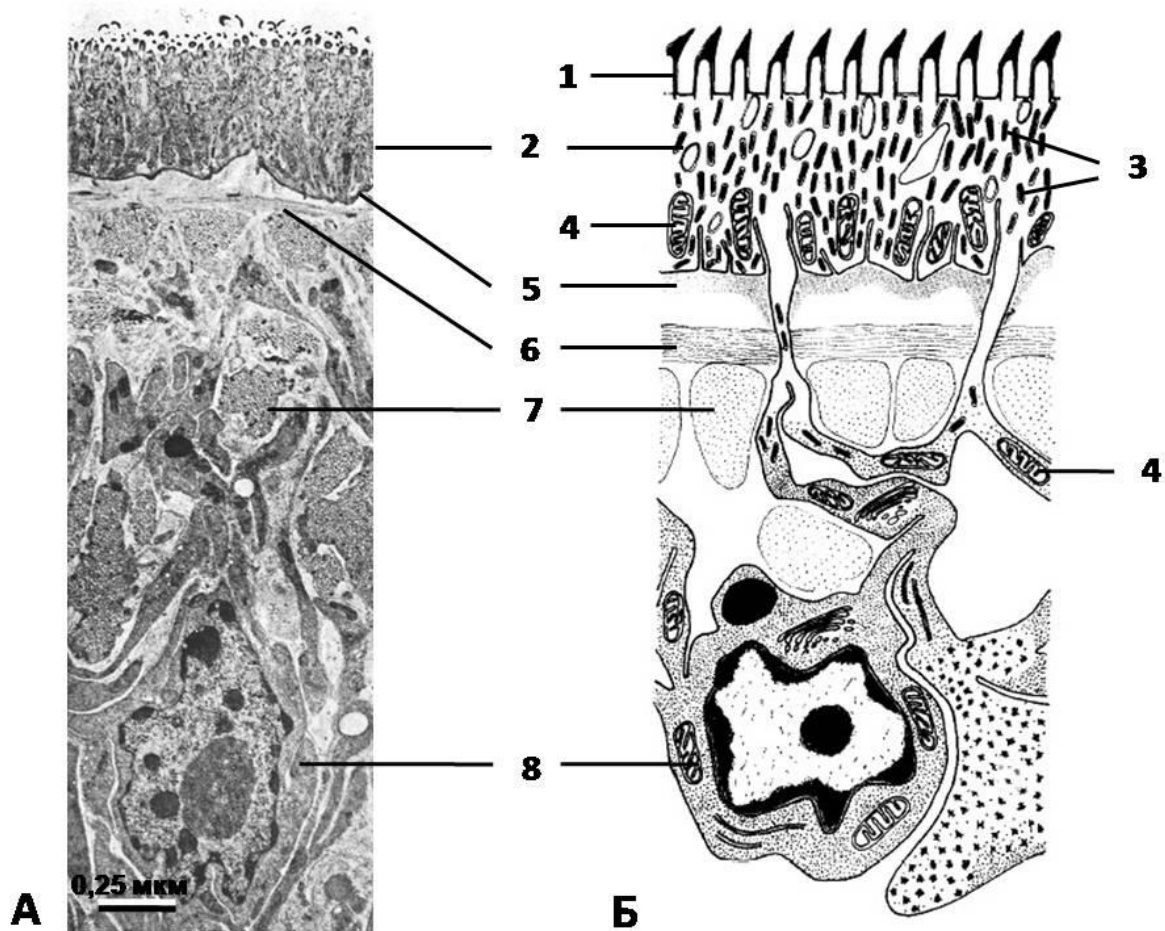


Рис. 9. Покровы карофиллид. **А** – Электроннограмма участка поперечного среза гвоздичника *Caryophyllaeus laticeps*; **Б** – Схема строения участка поперечного среза *C. laticeps*, составленная на основе изучения электронно-микроскопических фотографий.

Условные обозначения: 1- конусовидная микротрихия, 2 – цитоплазматическая пластинка, 3 - электронно-плотные гранулы, 4 – митохондрии, 5 – базальная пластинка, 6 – кольцевая мускулатура, 7 – продольная мускулатура, 8 – цитон (по Veguin, 1966).

Характер расположения трубчатых и конусовидных микротрихий на теле гвоздичников, их относительные размеры и плотность размещения достаточно объективно иллюстрирует нижеприведенная гистограмма (Рис. 10).

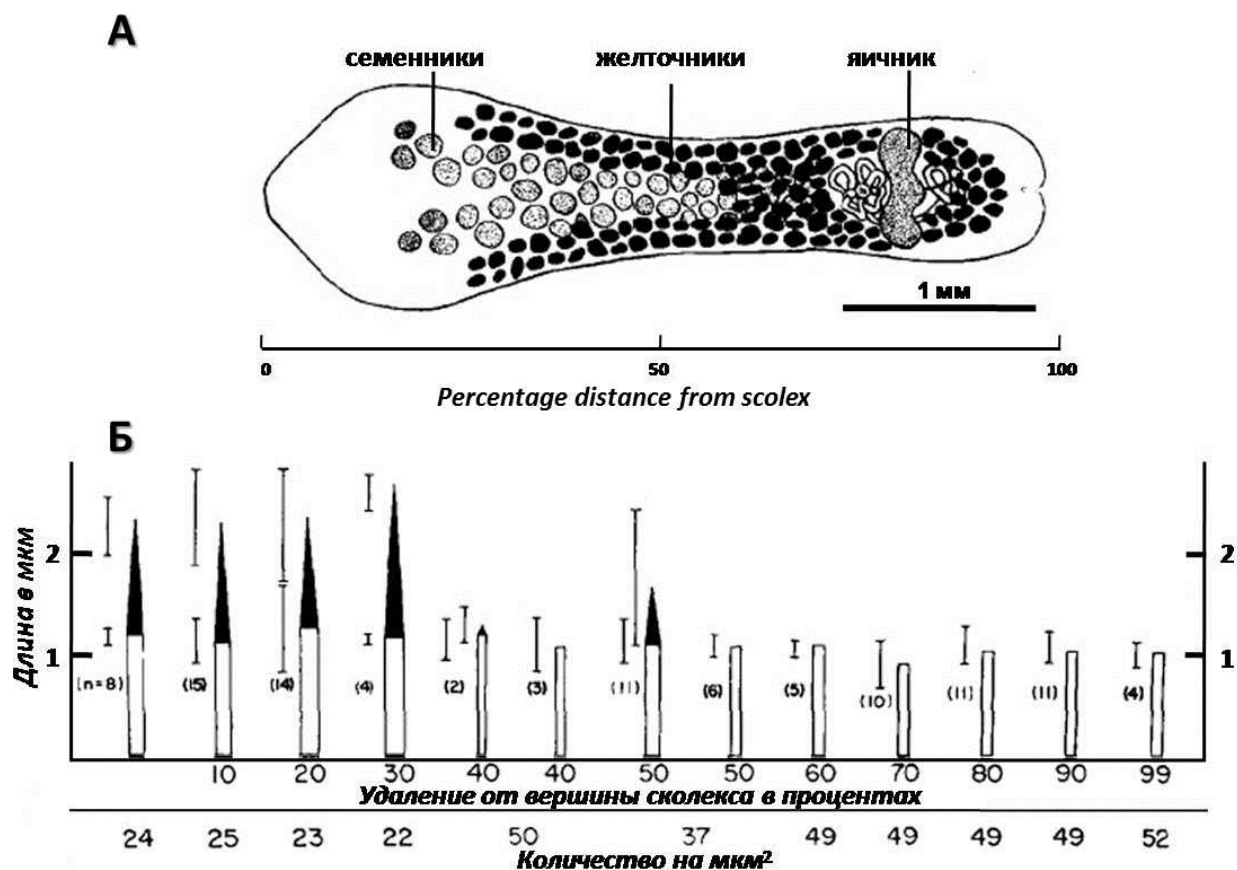


Рис. 10. Распределение микротрихий на теле гвоздичников. **А** – Рисунок гвоздичника *Hunterella nodulosa* над шкалой, иллюстрирующей расстояние от вершины сколекса цестоды в процентах. **Б** - Гистограмма распределения конусовидных и трубчатых микротрихий на теле гвоздичника *H. nodulosa* (по Hayunga, Mackiewicz, 1975).

У взрослых гвоздичников образование новых микротрихий происходит во внешнем слое цитоплазматической пластинки тегумента тремя различными способами: в небольших выростах апикальных участков наружной цитоплазмы, в толще наружной цитоплазмы и непосредственно под плазматической мембраной в горизонтальной плоскости, с последующим принятием вертикального положения (Рис. 11).

Предполагается, что в формировании плазматических мембран образующихся микротрихий активное участие принимает материал электронно-плотных гранул и везикул, в изобилии встречающихся в цитоплазматической пластинке (Рис. 9).

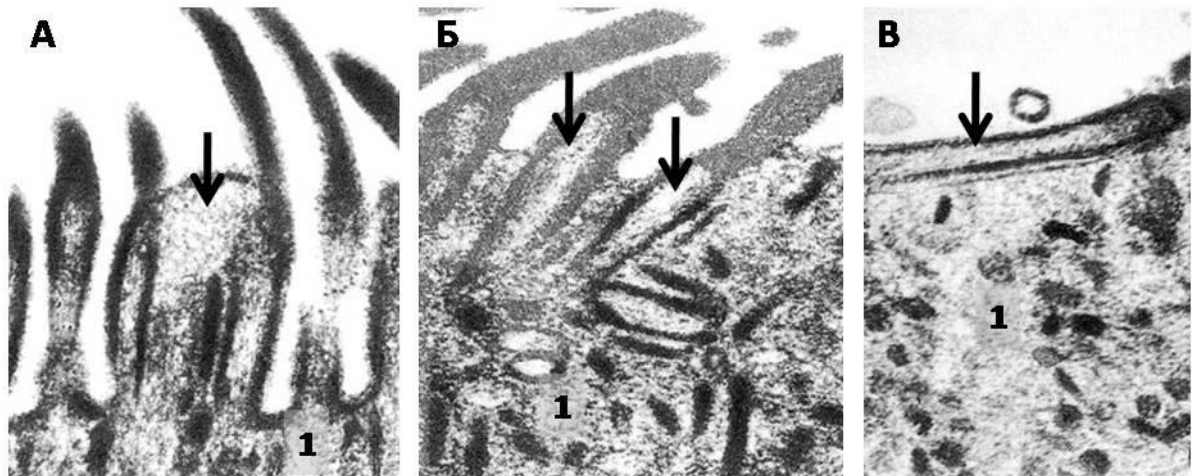


Рис. 11. Различные способы формирования микротрихий кариофиллид. **А** – в выростах апикальных участков наружной цитоплазмы (*K. armeniaca*); **Б** – в толще наружной цитоплазмы (*C. laticeps*); **В** – под плазматической мембраной в горизонтальном положении (*K. armeniaca*). Условные обозначения: формирующиеся микротрихии указаны стрелками, 1 – наружная цитоплазма тегумента (по Поддубная, 1996).

По всей вероятности, за счет конденсации этого материала происходит и образование конусовидных частей микротрихий (Hayunga, Mackiewicz, 1975; Richards, Arme, 1981, 1982 и др.).

Формирование микротрихий у кариофиллид может происходить как на личиночной стадии развития (процеркоиды) (Поддубная, 1995), так и во взрослом состоянии (Richard, Arme, 1981; Поддубная, 1996).

2.3. Мускулатура и паренхима

В теле гвоздичников выделяют три вида мускулатуры: внешнюю (синонимы – мускулатура тегумента, мускулатура покровов) паренхимную и специальную (Рис. 12). Имеются данные о том, что мышечные тяжи покровов формируют три слоя (Поддубная, Давыдов, Куперман, 1986; Поддубная, 2002).

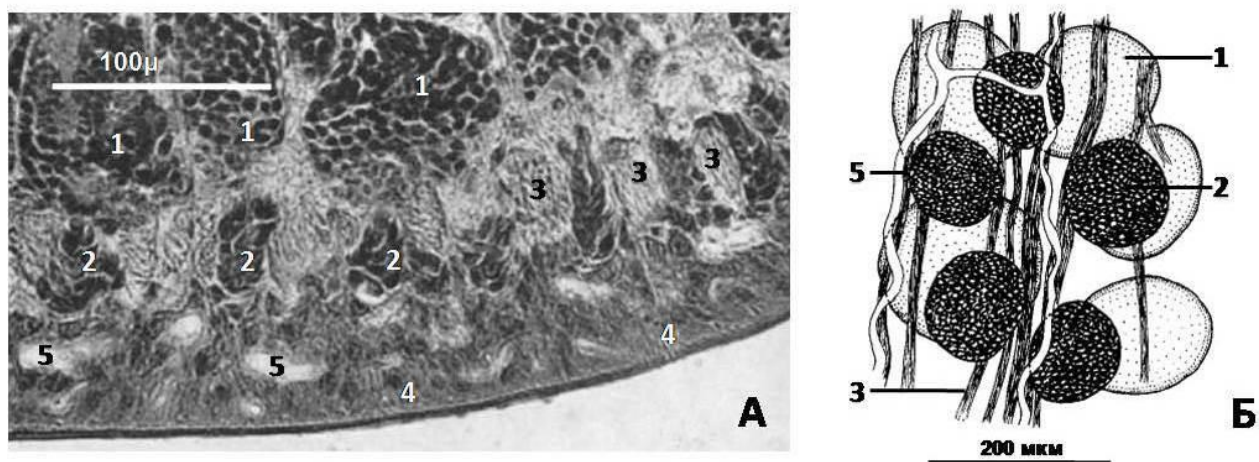


Рис. 12. Мускулатура кариофиллид. **А** – участок поперечного среза кариофиллиды *Caryophylla singularis* (сем. Caryophyllidae) (по Mackiewicz, 1972); **Б** – схема иллюстрирующая связь тяжей внутренней продольной мускулатуры с желточными фолликулами и семенниками в теле гвоздичника *Khawia sinensis* (сем. Lytocestidae) (по Scholz, Shimazu et al., 2001).

Условные обозначения: 1 – семенники; 2 – желточники; 3 – внутренняя («паренхимная» продольная мускулатура; 4 – внешняя мускулатура; 5 – протонефридиальные каналы.

Первый расположен непосредственно под тегументом и представлен отдельными продольно ориентированными пучками. Под ним располагается второй слой, образованный кольцевой мускулатурой. В процессе онтогенеза кольцевой и продольный слои мускулатуры формируются одновременно и представляют собой синцитий. В дальнейшем отдельные волокна расходятся, но остаются связанными друг с другом отростками саркоплазмы. Третий, наиболее развитый слой продольной мускулатуры находит место между телами клеток тегумента. Сюда же из паренхимы в значительном количестве внедряются и дорзовентральные мышечные волокна. Трофические тела этих мышц имеют небольшие размеры и плотно прилегают к сократительной части.

Следует отметить, что в одной из первых электронно-микроскопических работ по изучению строения покровов кариофиллид

(Beguin, 1966), присутствия продольной мускулатуры под базальной пластинкой тегумента отмечено не было (см. Рис. 9). Можно допустить, что трехслойное строение покровной мускулатуры наиболее отчетливо проявляет себя лишь в тех участках тела гвоздичников, которые наиболее активно участвуют в закреплении червей на стенках кишечника своих вторичных хозяев.

Местоположение и степень развития продольной паренхимной мускулатуры, а также характер связи ее волокон с желточниками и семенниками имеют значение при отнесении гвоздичников к тому или иному из 4-х существующих семейств этих цестод (Рис. 3). Трофические участки миобластов тегументальной и паренхимной мускулатуры соединены с сократительными волокнами с помощью длинных извитых цитоплазматических выростов (Поддубная, 2002).

Специальная мускулатура обеспечивает надежность функционирования сколекса, мочевого пузыря, цирруса, вагины и протоков репродуктивной системы.

Клетки паренхимы кариофиллид обладают большими размерами и имеют полигональную форму (Рис 13). Ядра паренхимных клеток содержат в себе хорошо выраженные ядрышки. В цитоплазме отчетливо выделяются две зоны – эндо- и эктоплазма. В первой, расположенной вокруг ядра находят место параллельно идущие цистерны гранулярно эндоплазматического ретикулума, многочисленные свободные рибосомы и митохондрии. В эктоплазме, заполняющей многочисленные отростки клеток, отмечено присутствие скоплений гранул гликогена в α -форме. Стоит отметить, что гликоген может накапливаться и в ядрах паренхимных клеток. Именно такой случай был отмечен для паренхимы сколекса половозрелых *Khawia armeniaca* (Поддубная, 2002).

Интенсивное накопление гликогена в клетках паренхимы, а также и в таких специализированных клетках как: мышечные, протонефридальные,

железистые, цитоны тегумента и нервной системы, клетки стенок половых протоков, отмечено у процеркоидов гвоздичников, завершающих свой морфогенез, а значит и теряющих способность поглощать питательные вещества. В период полового созревания кариофиллид происходит интенсивная утилизация гликогена. У червей со сформированными яйцами гликоген в отростках паренхимных клеток полностью отсутствует. У архигетеса, достигающего половой зрелости в полости тела олигохет, гликоген церкомера активно используется в процессе формирования половой системы.

В полостях между «типичными» клетками паренхимы находят место мелкие, округлые, с крупным ядром и цитоплазмой богатой РНК, малодифференцированные клетки, получившие название камбиальных. Это клетки предшественники. Именно они будут участвовать в структурном обновлении тегумента. В процессе миграции камбиальных клеток в тегумент происходит их активное митотическое деление. После внедрения в тегумент они принимают вытянутую форму и увеличиваются в размерах. По мере дифференцировки тегументальные клетки утрачивают способность к митозу, а количество РНК в их цитоплазме заметно уменьшается. Для сформировавшихся клеток тегумента характерно деление путем амитоза. Этот процесс сопровождается разделением ядрышек надвое, которое иногда происходит путем почкования. Полной плазмитомии при этом не происходит. Клетки остаются связанными цитоплазматическими мостиками разной толщины. Нередко наблюдается образование многоядерных клеток (Рис. 13) (Поддубная, Давыдов, Куперман, 1986).

Отростки клеток паренхимы образуют как между собой, так и с отростками всех других типов клеток, контакты типа щелевых соединений (Поддубная, 2002).

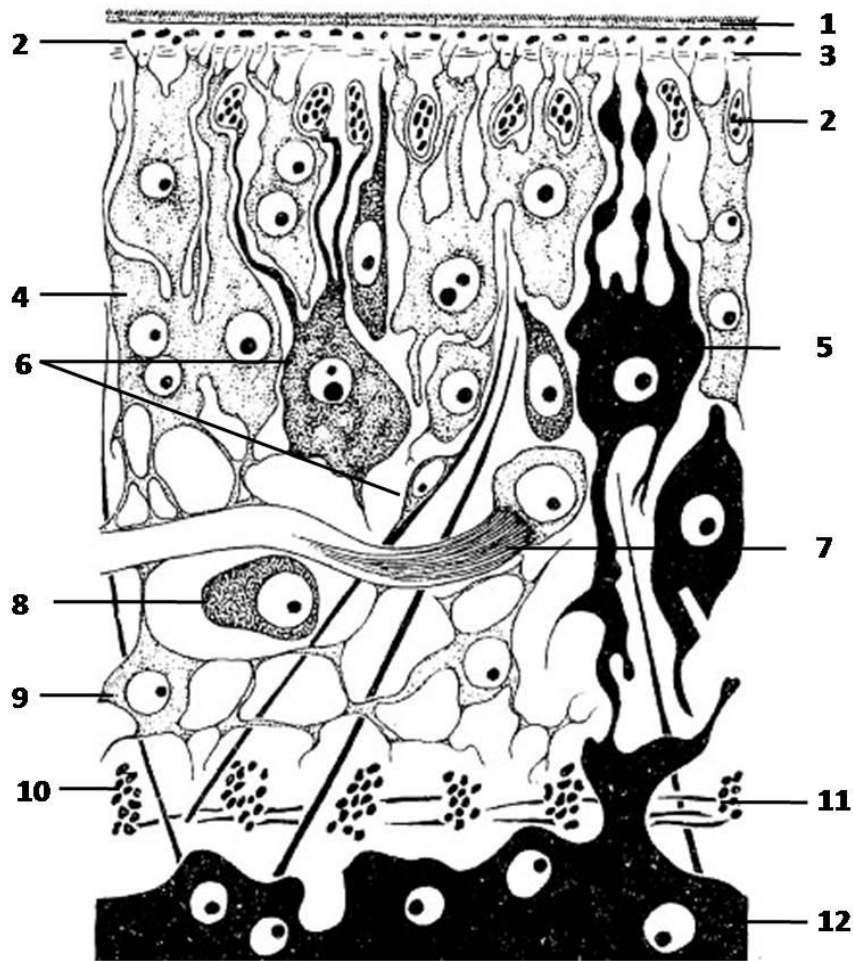


Рис. 13. Схема строения покровов *Caryophyllaeus laticeps*.

Условные обозначения: 1 – наружная цитоплазма тегумента, 2 – слои продольной мускулатуры, 3 – слой кольцевой мускулатуры, 4 – тегументальная клетка, 5 – железистая клетка, 6 – миобласты, 7 – протонефридиальная клетка, 8 – камбиальная клетка, 9 – кортикальная паренхима, 10 – дорсовентральная мускулатура, 11 – паренхимальная мускулатура, 12 – участок синцития фронтальных желез (по Давыдов, Куперман, Поддубная, 1986).

2.4. Нервная система

Нервная система кариофиллид состоит из церебрального ганглия – мозга, продольных нервных стволов, связанных многочисленными кольцевыми комиссурами и сетью нервных плексусов, и рецепторных

образований, разбросанных по всему телу. Общий план и отдельные детали строения нервной системы хорошо выявляется при диагностике медиаторной специфичности цестод (Рис. 14, 15). У разных гвоздичников мозг выглядит

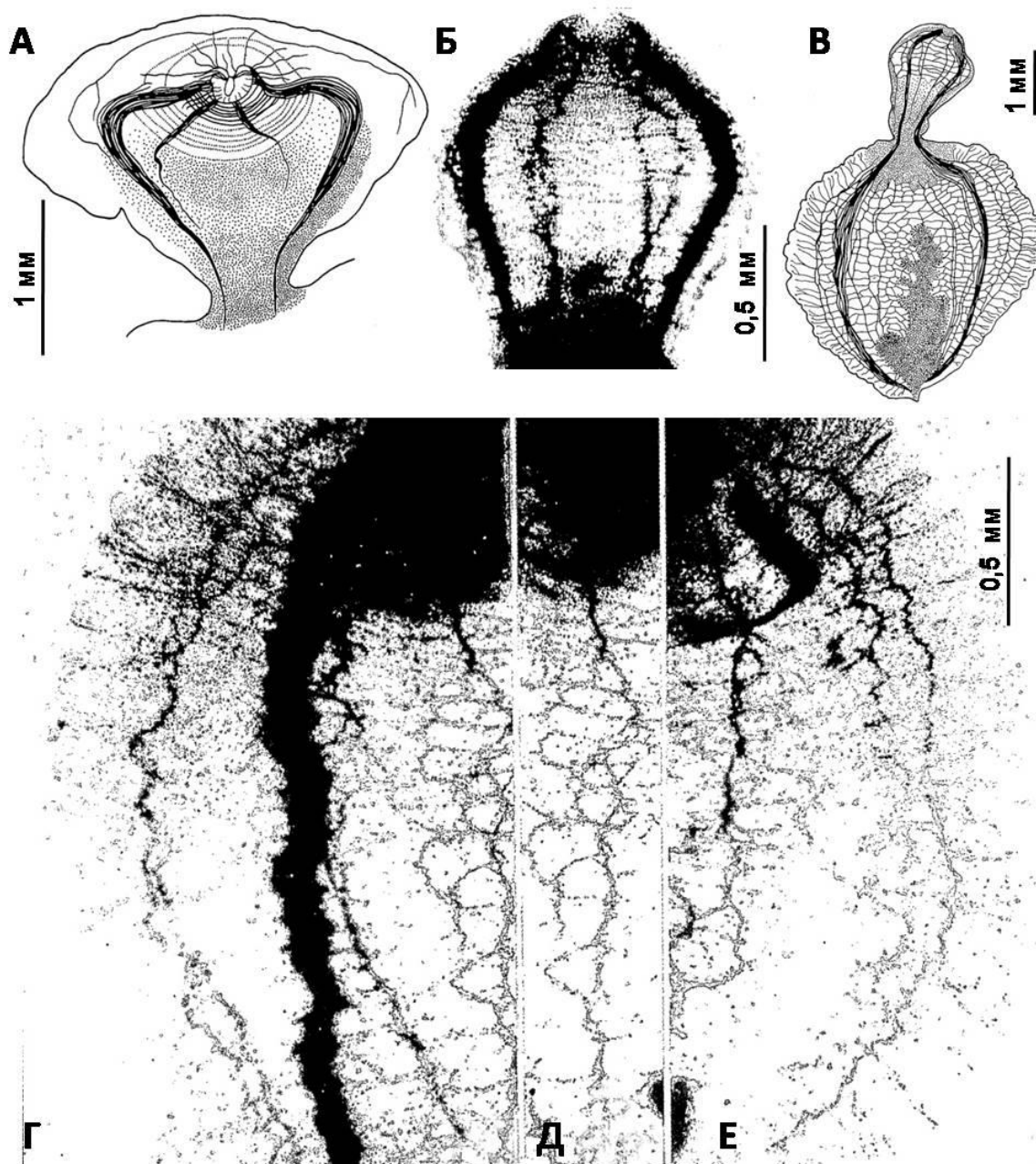


Рис. 14. Строение нервной системы карофиллиды *Djombangia penetrans* на основе изучения локализации неспецифических эстераз и холинэстеразы броминдоксил-ацетатным методом. А, Б – кольцевой мозг и нервные тяжи в сколексе цестоды; В – общий план строения нервной системы; Г, Д, Е – фрагменты нервной системы в средней части тела (по Lyngdoh, Tandon, 1994).

не одинаково. У тех, чей сколекс снабжен специализированными органами прикрепления в виде апикальных ямок, он предстает в виде кольца. У других видов мозг имеет менее правильную форму. В любом случае мозг гвоздичников – это весьма рыхлое образование.

Между «обычными» нейронами и нейросекреторными клетками, разбросанными поодиночке или небольшими группами (по 2-4 клетки), находят место парикарионы и отростки фронтальных желез, паренхимных и мышечных клеток, многочисленные каналы выделительной системы. Специализированной оболочки церебральные ганглии не имеют. Не обнаружено и клеток нейроглии возле нейронов.

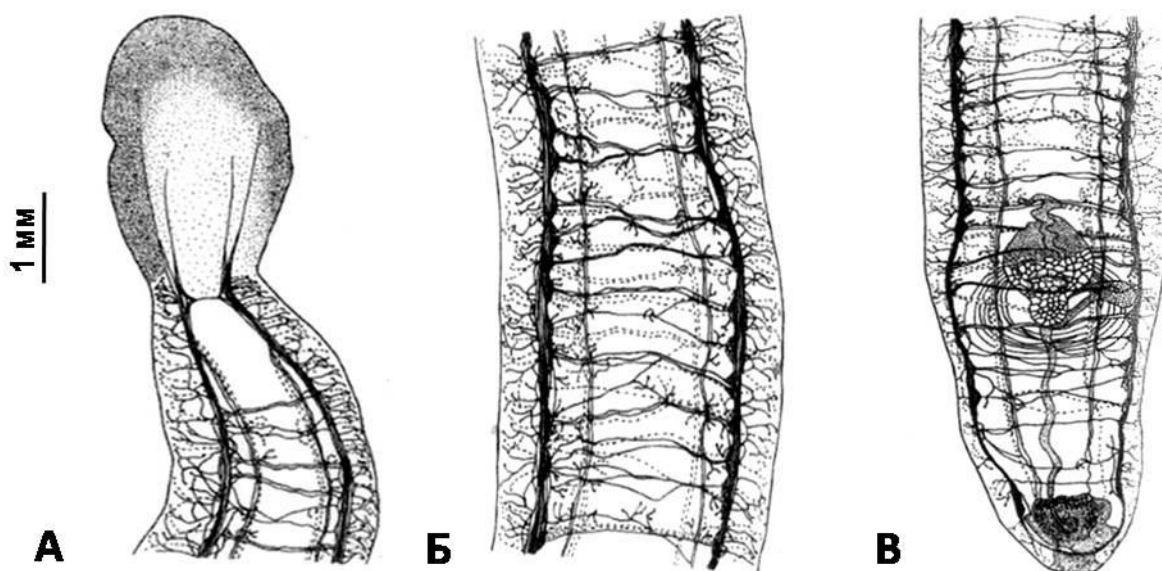


Рис. 15. Строение нервной системы кариофиллиды *Lytocestus indicus* на основе выявления неспецифических эстераз и холинэстеразы. **А** – иннервация сколекса и шейки. Мозг выражен слабо и имеет вид тонкой связки между латеральными нервными стволами; **Б** – средний участок тела. Хорошо заметны все элементы ортагона; **В** – иннервация заднего участка тела. Шкала 1 мм для всех рисунков (по Lyngdoh, Tandon, 1992).

От головного ганглия отходят продольные нервные стволы, образованные отростками нейронов. Количество их может быть разным. У *Djombangia penetrans*, например, их 5 пар (Lyngdoh, Tandon, 1994), а у *Lytocestus indicus* (Lyngdoh, Tandon, 1992) и *Archigetes sieboldi* (Poddubnaya, Mackiewicz, Kuperman, 2003) всего – 3 пары. Пара латеральных стволов, в любом случае, крупнее, чем все остальные. Все продольные нервные стволы проходят через кортикальную паренхиму (Рис. 16).

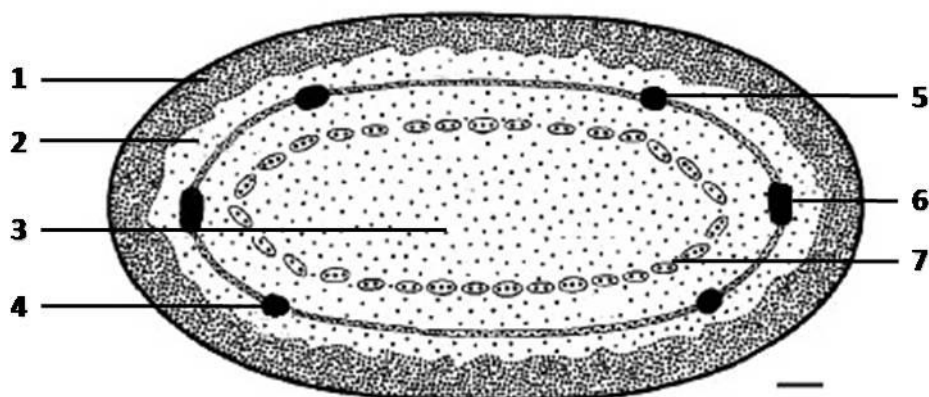


Рис. 16. Поперечный срез кариофиллиды *Archigetes sieboldi*. Условные обозначения: 1 – тегумент, 2 – кортикальная паренхима, 3 – медуллярная паренхима, 4 – вентральный нервный ствол, 5 – дорсальный нервный ствол, 6 – латеральный нервный ствол, 7 – желточники. Шкала 130 мкм (по Poddubnaya, Mackiewicz, Kuperman, 2003).

Наряду с эстеразами в нервной системе кариофиллид отмечено присутствие и других медиаторов, в частности, гамма-аминомасляной кислоты. С помощью метода иммуоцитохимии в нервных стволах *Caryophyllaeus laticeps* выявлены преимущественно униполярные ГАМКергические нейроны, иннервирующие все типы мускулатуры цестод (Biserova et al., 2014).

Количество видов кариофиллид, у которых были описаны нейросекреторные клетки, не велико – не более 10. У *Lytocestus indicus* методами гистохимического зондирования в паренхиме сколекса, шейки и других участках тела, в том числе среди тяжей продольной мускулатуры и

районах расположения элементов репродуктивной системы, выявлено присутствие нейросекреторных клеток. По морфологическим признакам выделено четыре типа нейросекреторных клеток: аполярные, униполярные, биполярные и мультиполярные клетки. Аполярные, биполярные и многоотростчатые клетки тяготеют к расположению в продольной мускулатуре. Присутствие униполярных и реже мультиполярных нейросекреторных клеток отмечено в области семенников, желточников и матки червей (Lyngdoh, Tandon, 1998).

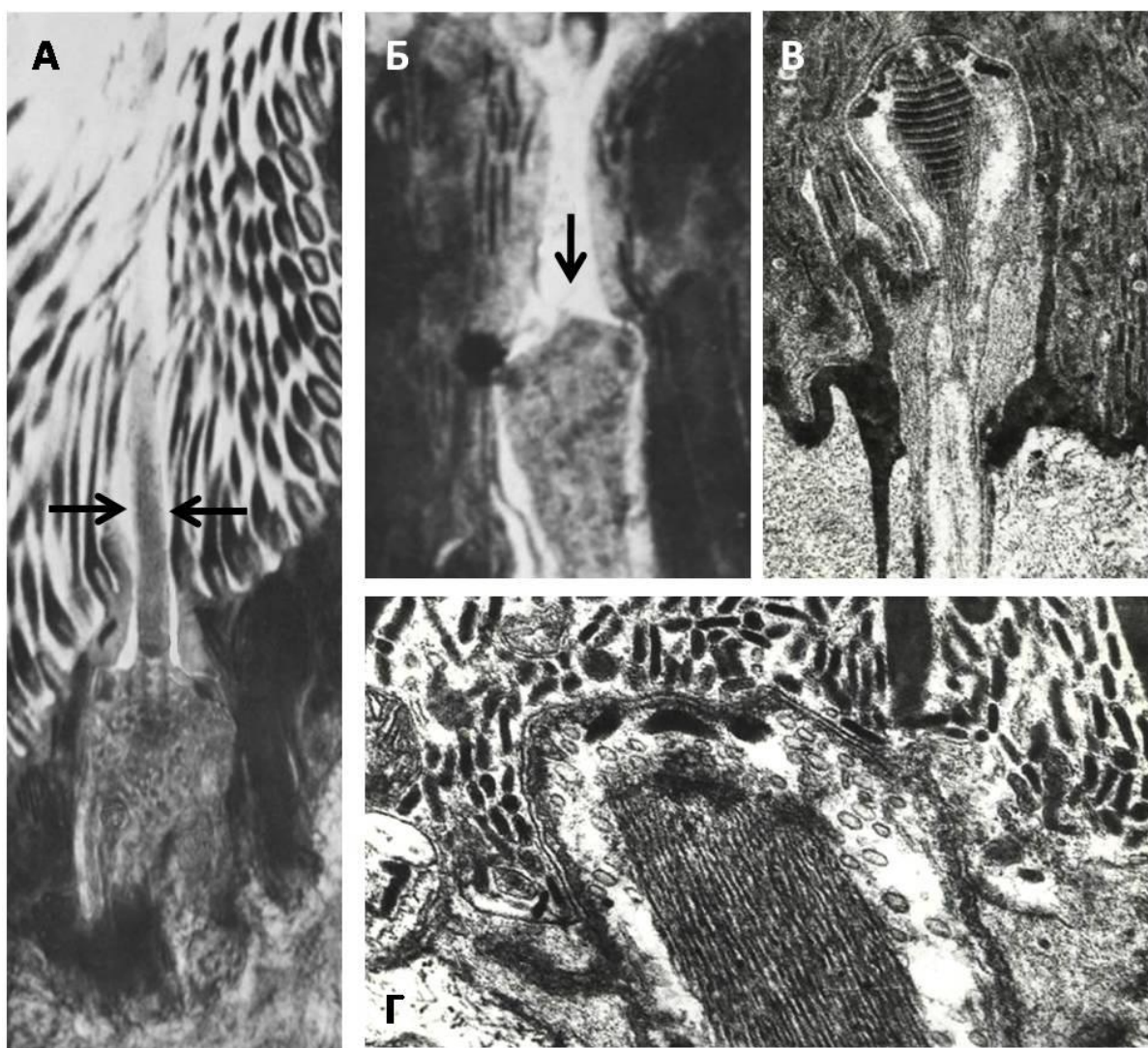


Рис. 17. Рецепторные образования кариофиллид. А – ресничный рецептор 1-го типа; Б – участок ресничного рецептора 2-го типа *Caryophyllaeus laticeps* (по Richards, Arme, 1982) (реснички рецепторов указаны стрелками. Окончания бесресничных рецепторов: В - *Khawia armeniaca*, Г – *C. laticeps* (по Поддубная, 1988). Масштаб не выдержан.

Рецепторы кариофиллид представлены отдельными чувствительными клетками, дендрит которых лишь заходит в цитоплазматическую пластинку тегумента или полностью пронизывает её. Нам известны 4 вида гвоздичников, у которых изучены рецепторные образования: *Caryophyllaeus laticeps*, *Caryophyllaeides fennica*, *Khawia armeniaca* и *Khawia sinensis* (Поддубная, 2002; Richards, Arme, 1982). Выделены два вида рецепторных структур: ресничные и безресничные. В первом случае чувствительное окончание снабжено ресничкой, имеющей разную длину. В одних рецепторах она имеет длину до 2 мкм (при диаметре около 0.5 мкм) и их апикальные части выступают над бордюром микротрихий. В других, - короткие реснички доходят лишь до основания последних (Рис. 17 А, Б).

Безресничные рецепторы наиболее обильны в апикальной части сколексов. Прямой связи с поверхностью тела цестод они не имеют. Окончания дендритов чувствительных клеток бульбовидно расширены и снабжены, в отличие от рецепторов первого типа, крупными поперечно-исчерченными корешками. Некоторые из окончаний находят место в толще базальной пластинки, другие же оказываются погруженными в толщу цитоплазматической пластинки, доходя до базальных участков микротрихий (Рис. 17 В, Г). В любом из случаев покровные мембраны дендритов связаны с мембраной цитоплазматической пластинки септированными десмосомами.

2.5. Выделительная система

Выделительная система кариофиллид имеет характерное для всех плоских червей протонефридиальное строение.

Она образована многочисленными терминальными клетками мерцательного пламени – циртоцитами, разбросанными по одной или небольшими группами в париетальной и медуллярной паренхиме, и сложной

сетью выносящих каналов, плотность которых наиболее высока в кортикальной паренхиме передней части тела червей (Рис. 18).

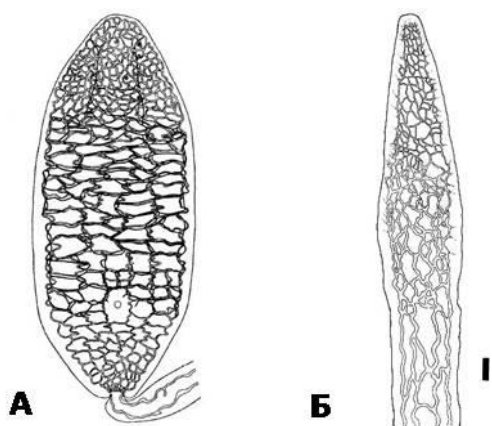


Рис. 18. Схема расположения каналов протонефридиальной системы.

А - в процеркоиде *Archigetes sieboldi* (по Mackiewicz, 1972, из Mrazek, 1898); **Б** - в теле взрослой цестоды *Lucknowia microcephala*. Шкала 200 мкм (по Ash et al., 2011).

Продукты экскреции попадают в мочевой пузырь, а затем выводятся за пределы организма через выделительную пору, расположенную в задней части тела цестод (Рис. 3А). Циртоциты – это клетки с крупным ядром, ресничным комплексом и трубчатым концевым отделом протонефридиального канала.

Вполне вероятно, что у некоторых карофиллид циртоциты снабжены несколькими ресничными комплексами. В частности оказалось, что в теле крупного представителя гвоздичников *Khawia armeniaca* доминируют терминальные клетки с 2-4 пучками мерцательного пламени (Рис. 19 В).

У разных гвоздичников пучок мерцательного пламени образован не одинаковым количеством ресничек. Так, у *Archigetes sieboldi* насчитано около 45 киноцилий, у *Caryophyllaeides fennica* – до 70, а у *K. armeniaca* присутствует около 165 ресничек в циртоцитах с одним ресничным комплексом и около 120 ресничек в каждом мерцательном комплексе полимерных терминальных клеток (Поддубная, 2003).

Картина связи циртоцитов с клетками, образующими стенки выносящих каналов, у плоских червей имеет много общего. Поэтому, мы считаем возможным проиллюстрировать ее на примере двух других таксонов Plathelminthes, не имеющих прямого отношения к кариофиллидам (Рис. 20).

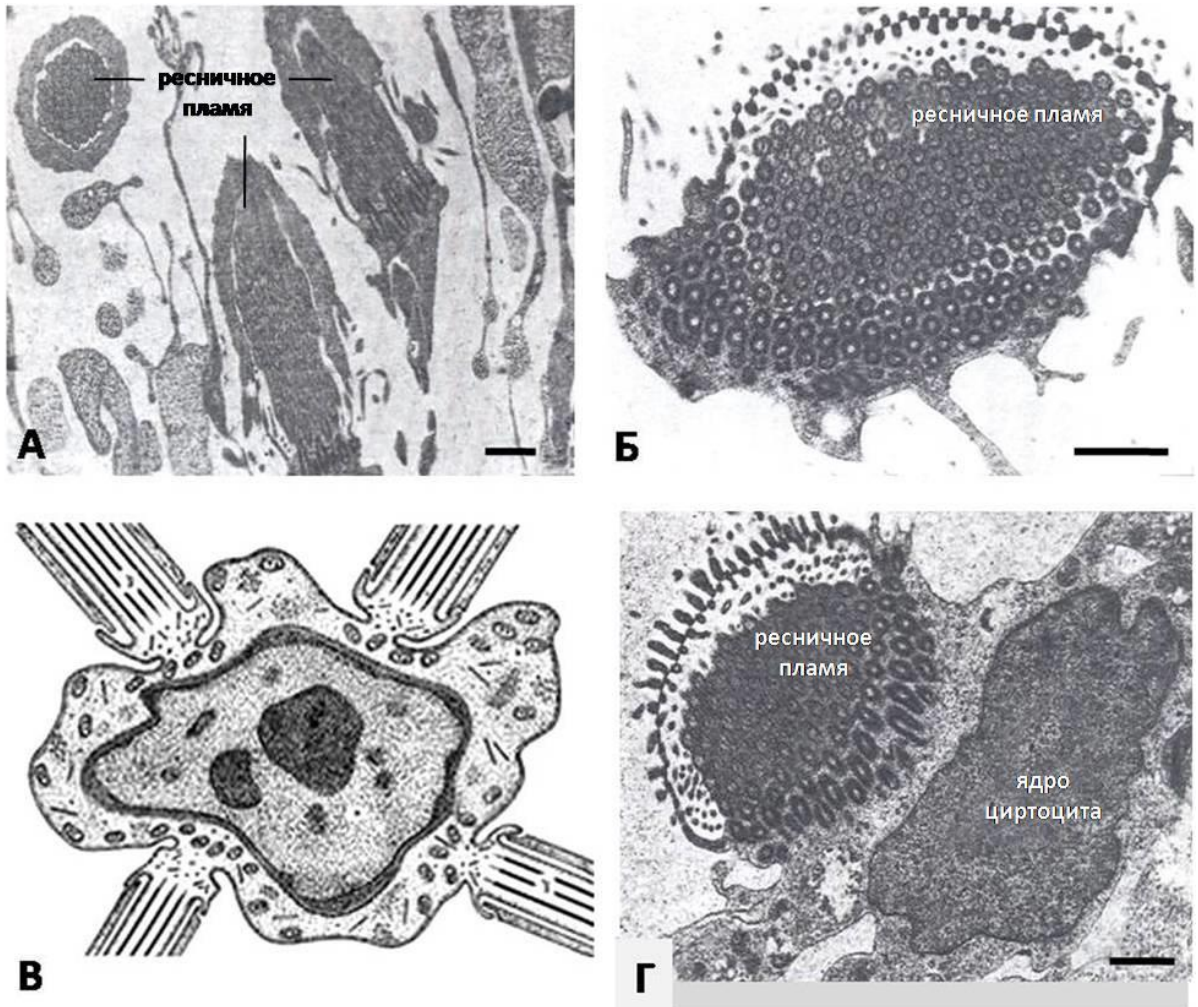


Рис. 19. Фрагменты выделительной системы кариофиллид. **А**- группа из трех циртоцитов в медулярной паренхиме *Khawia armeniaca*; **Б** – мерцательное пламя *K. armeniaca*; **В** – схема строения полимерной мерцательной клетки *K. armeniaca*; **Г** – циртоцит *Caryophyllaedes fennica*. Масштаб 1 мкм (по Поддубная, 2003).

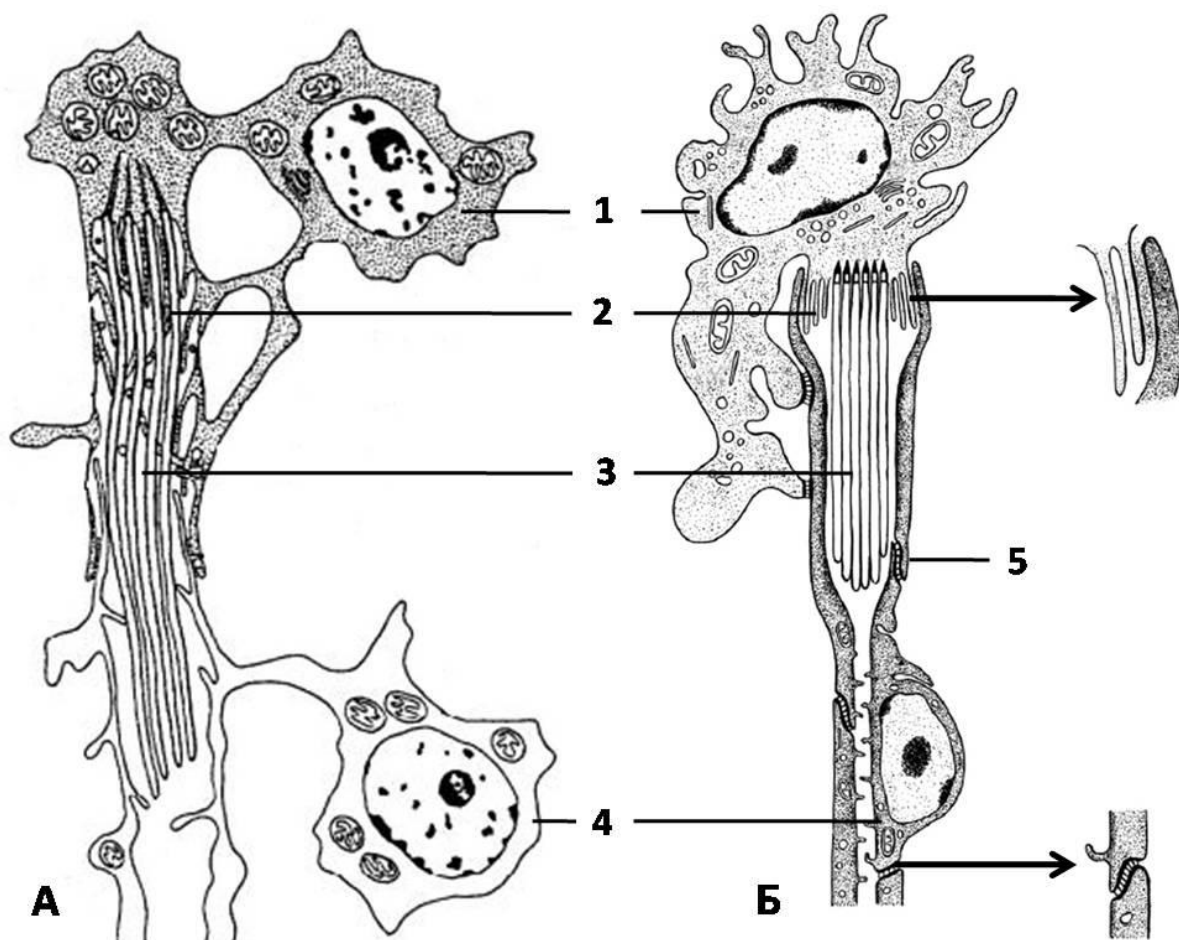


Рис. 20. Связь циртоцитов с клетками, формирующими выносящие каналы протонефридиальной системы плоских червей. **А** – прямокишечная турбеллярия из рода *Microstomum* (по Rohde, 1991); **Б** – терминальный комплекс выделительной системы взрослой трематоды (по Poddubnaya et al., 2012).

Условные обозначения: 1 – ядродержащие участки циртоцитов, 2 – участок фильтрации циртоцита, 3 – мерцательное пламя, 4 – ядродержащие участки клеток, образующих выводные каналы, 5 – септированные контакты.

2.6. Репродуктивная система

Женская половая система кариофиллид состоит из яичника, желточников, оотипа (скорлуповая железа), матки, вагины, семяприемника и, связующих их, каналов (Рис. 21). Мужские половые органы представлены семенниками, семявыносящими протоками, семяпроводом и циррусом.

2.6.1. Женская половая система кариофиллид

2.6.1.1. Яичник

Чаще всего, яичник кариофиллид образован двумя крупными продолговатыми долями, связанными поперечным мостиком. В англоязыч-

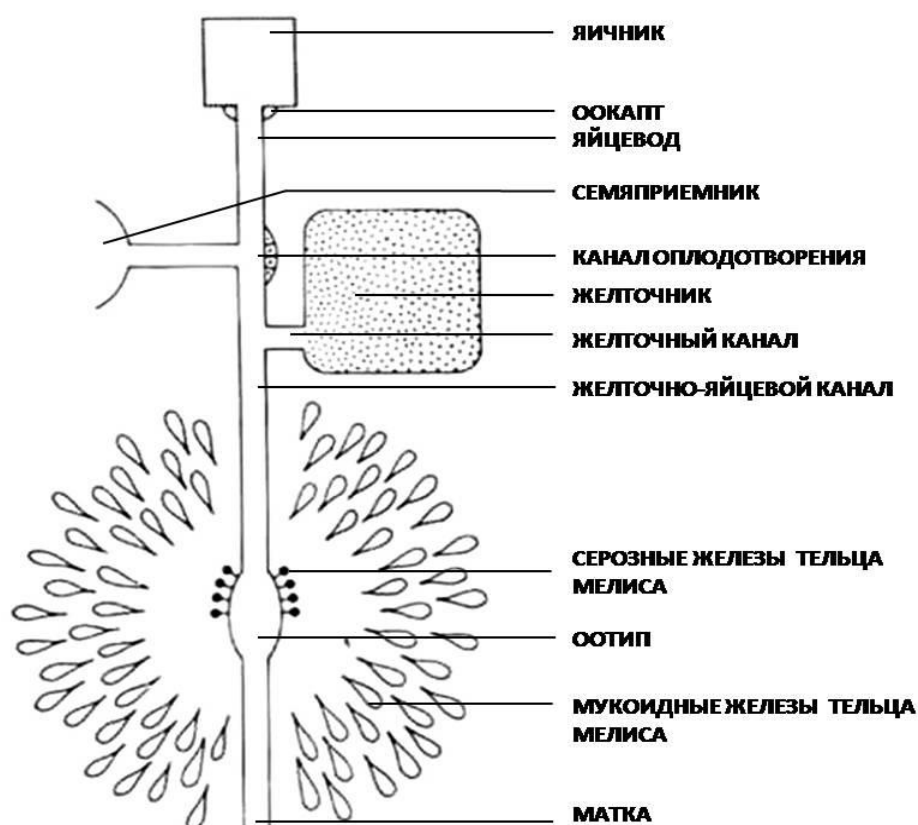


Рис. 21. Принципиальная схема строения женской половой системы кариофиллид (по Maskiewicz, 1972).

ной литературе такой конструкции дается название «butterfly shaped» - в форме бабочки. У представителей ряда родов гвоздичников отмечена и другая форма яичников, которая похожа на ряд букв латинского алфавита: перевернутую «А» (V) - (*Caryophyllaeides*), «U» - (*Spartoides*), «V» - (*Bialovarium*). Располагается гонада обычно в задней части червей (Рис. 21). От окружающей паренхимы яичник ограничен плотным слоем межклеточного вещества богатым волокнистыми структурами. Внутренняя организация яичников характеризуется значительным разнообразием. Имеются примеры фолликулярного строения (род *Monobothrioides*), но чаще всего их полость заполнена многочисленными яйцеклетками, находящимися на разных стадиях зрелости. Оогонии при этом располагаются в периферической зоне яичника. Пройдя через мускульный сфинктер – оокапт, зрелые ооциты поступают в главный яйцевод, который часто называют каналом оплодотворения. Здесь происходит оплодотворение яйцеклеток и встреча их с желточными клетками – вителлоцитами. Сперматозоиды попадают сюда из семяприемника, который через вагинальную трубку связан с женским половым отверстием.

2.6.1.2. Желточники и вителлогенез

Желточники карофиллид образованы хорошо развитой системой круглых, овальных или лопастных фолликулов, локализованных в кортикальной и медуллярной паренхиме (Рис. 22 А). В теле цестод они могут располагаться по-разному: в виде двух латеральных тяжей, вперемешку с семенниками или иметь вид кольцевой обкладки яичника. Величина фолликулов варьирует. Самые мелкие из них располагаются в области шейки червей.

Каждый фолликул состоит из вителлоцитов на разных стадиях развития и интерстициальной ткани. Выросты последней окружают желточ-

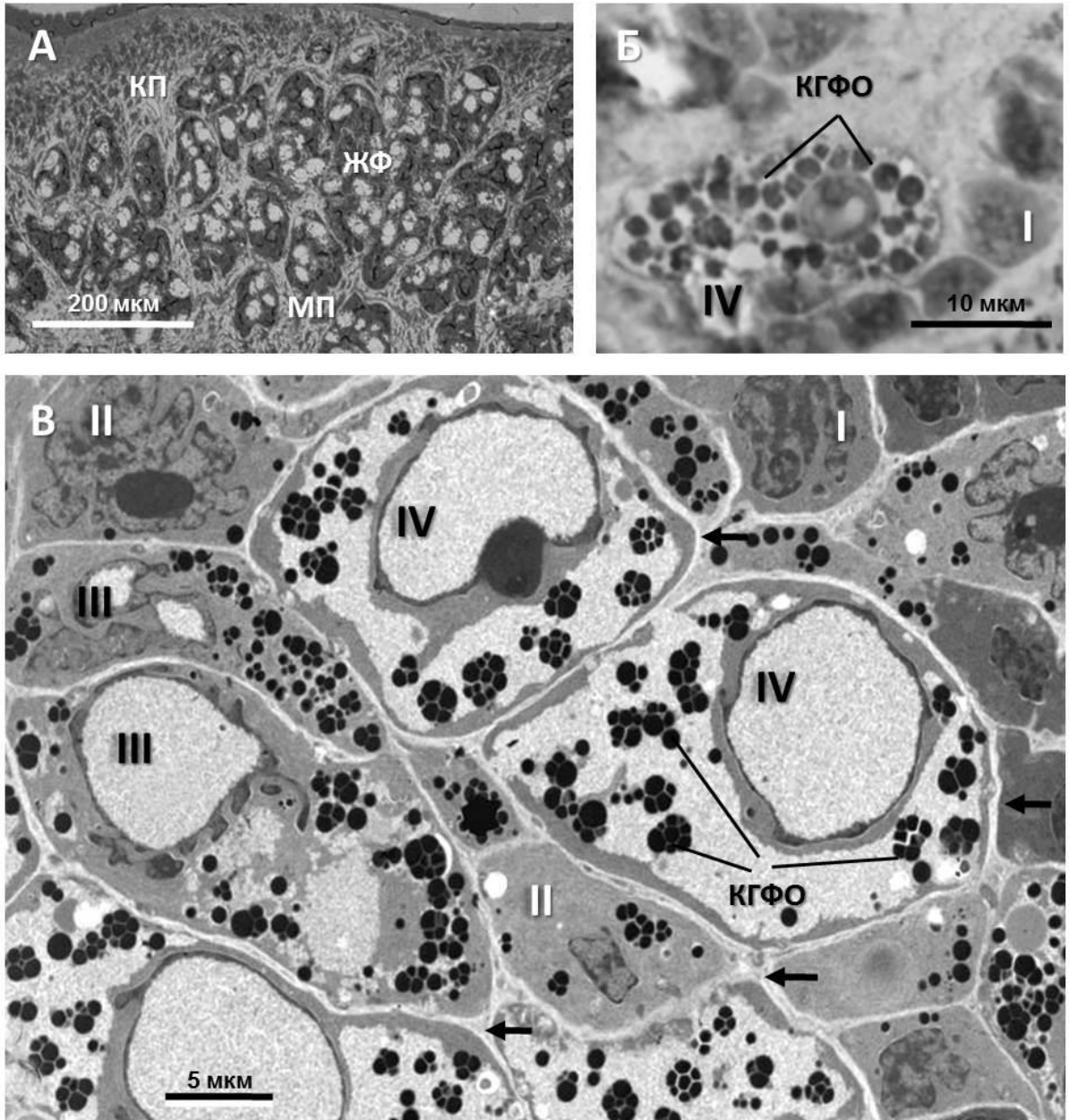


Рис. 22. Фрагменты желточников кареофиллид. А- желточные фолликулы *Atractolytocestus huronensis*, размещенные в кортикальной и медуллярной паренхиме (по Brunanska et al., 2009); Б – зрелый вителлоцит *Monobothrioides chalmersius* (световая микроскопия, по Arafa, 2012); В – вителлоциты *Khawia sinensis* на различных стадиях зрелости (по Brunanska et al., 2013 а).

Условные обозначения: ЖФ - желточные фолликулы, КП, МП – кортикальная и медуллярная паренхима, I – не зрелый вителлоцит, II – вителлоцит на ранней стадии созревания, III – «продвинутый» вителлоцит, IV- зрелый вителлоцит, КГФО – кластеры секреторных гранул, формирующих оболочку яиц, стрелками показаны прослойки интерстициальной ткани.

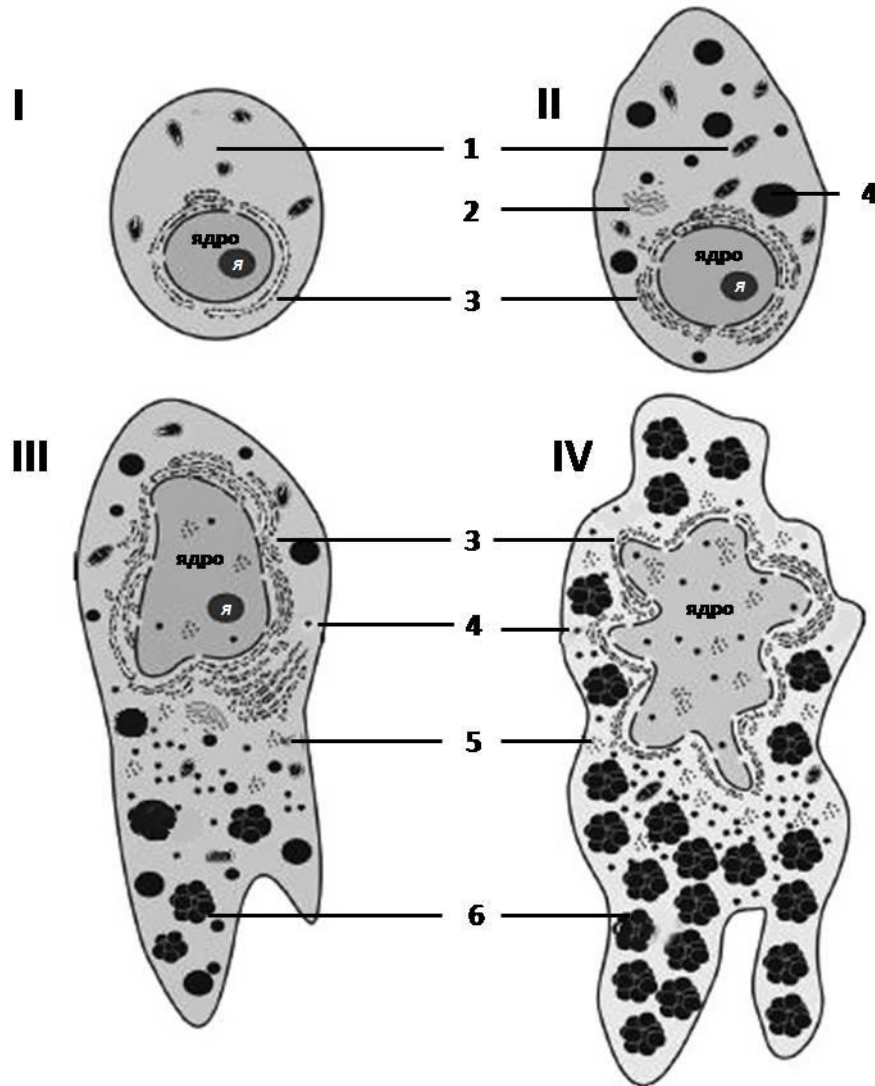


Рис. 23. Диаграмма вителлогенеза кариофиллиды *Wenyonia virilis* (по Swiderski et al., 2009).

Условные обозначения: I – незрелый вителлоцит, II – вителлоцит на ранней стадии созревания, III – «продвинутый» вителлоцит, IV- зрелый вителлоцит, 1 – митохондрии, 2 - комплекс Гольджи, 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 4 – секреторная гранула, 5 – гликоген, 6 – кластеры секреторных гранул, формирующих оболочку яиц, я – ядрышко.

ные клетки и участвуют в образовании внешней цитоплазматической оболочки фолликула.

Самые молодые вителлоциты располагаются на периферии фолликулов и имеют небольшую величину. В процессе дифференцировки их линейные размеры увеличиваются от 2.5 до 3 раз. Крупное ядро содержит одно или два плотных ядрышка. Цитоплазма бедна органоидами, но в ней

уже отмечаются первые признаки секреторной активности. Постепенно созревающие вителлоциты заполняются каналами гранулярной эндоплазматической сети, диктиосомами комплекса Гольджи, митохондриями и продуктами их активности – каплями липидов, скоплениями гликогена и особыми электронноплотными гранулами, содержимое которых будет принимать участие в формировании скорлупы яиц. Обычно их называют гранулами скорлуповой оболочки. Уже в «продвинутых» вителлоцитах (Рис. 23, III) они начинают объединяться в многочисленные кластеры. Постепенно продукты синтеза вытесняют собой все структурные компоненты цитоплазмы желточных клеток, а присутствие гранул гликогена начинает отмечаться и в ядре, которое, как и клетка в целом, приобретает лопастной вид (Рис. 23, IV). Интересно заметить, что присутствие гликогена в ядрах желточных клеток отмечено только для представителей кариофиллидных цестод (Swiderski, Mackiewicz, 1976; Mackiewicz, 1981; Протасова и др., 1990; Поддубная, 2003).

2.6.1.3. Формирование яйцевой оболочки

Из главного яйцевода (или канала оплодотворения) оплодотворенные яйцеклетки в окружении вителлоцитов попадают в неотъемлемое образование женской половой системы цестод и сосальщиков – оотип, часто называемый скорлуповой железой. Стенки оотипа пронизаны большим количеством протоков одноклеточных желез Мелиса. Участки желез, содержащие ядра, лежат на значительном удалении от оотипа (Рис. 21). У кариофиллид известны два типа желез Мелиса: мукозные и серозные (Loser, 1965). Количество тех и других у разных представителей гвоздичников не одинаково. Так, у *C. laticeps* в оотип впадают протоки 48 серозных и 850 мукоидных желез, а у *K. iowensis* - 23 и 240 соответственно (Mackiewicz, 1972).

На окрашенных малахитовой зеленью гистологических препаратах удастся увидеть, что уже в самом проксимальном участке матки, а точнее в маточном протоке сразу по выходе его из оотипа, присутствуют окруженные мембрана-подобной оболочкой кластеры с крышечкой на одном из концов, вмещающие в себя 5-7 желточных клеток и зиготу (Maskiewicz, 1968). В формировании этой оболочки принимают участие гранулы желточных клеток и секреторные продукты желез Мелиса. Как отдельные, так и собранные в кластеры, гранулы вителлоцитов содержат фенольные соединения, которые в присутствии полифенолоксидазы окисляются до хинона, а он, подвергаясь дублению, будет превращаться в склеротин скорлупы-

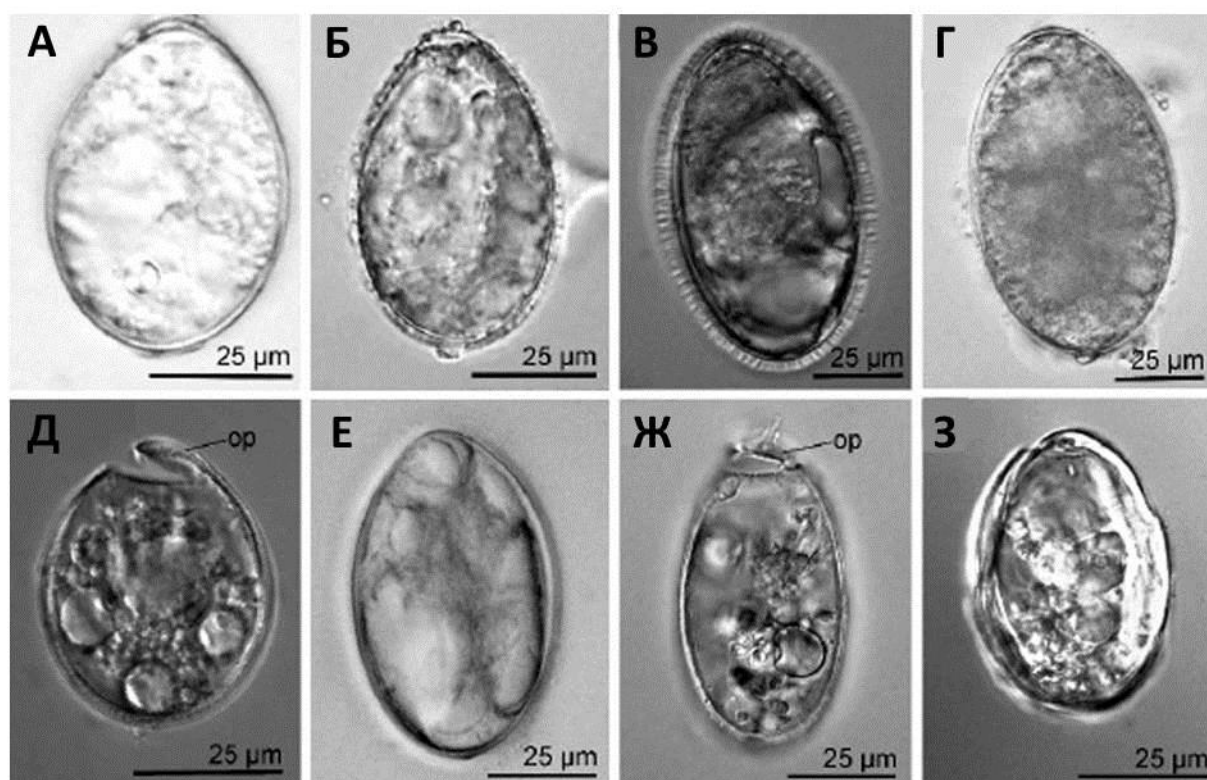


Рис. 24. Микрофотографии яиц кариофиллид. **А** – *Bovienia indica*; **Б** – *B. raipurensis* (поверхность яйца бугристая); **В** – *Djombangia penetrans* (зрелое яйцо, скорлупа покрыта густым слоем коротких нитей); **Г** – *D. penetrans* (внутриматочное яйцо с гладкой поверхностью); **Д** – *Lucknowia microcephala*; **Е** – *Lytocestus indicus*; **Ж** – *Pseudocaryophyllaeus ritai*; **З** – *P. tenuicollis* (по Ash et al., 2011). Условные обозначения: **ор** – operculum (крышечка скорлуповой оболочки).

повой оболочки яйца. Биохимические аспекты участия секретов желез Мелиса в формировании скорлупы яиц кариофиллид до сих пор остаются мало понятными.

На анимальном полюсе яиц гвоздичников присутствует крышечка (operculum). Толщина скорлупы яиц и ее внешний рисунок не отличаются постоянством. У разных видов она может быть тонкой и толстой, гладкой и бугристой или снабженной слоем коротких нитей. Размеры яиц различных видов кариофиллид варьируют в сравнительно небольших пределах (Рис. 24).

2.6.1.4. Матка

Петлеобразная матка занимает значительный объем задней трети тела гвоздичников. Со времен Г. Уилла (Will, 1893) в ней выделяют три части: концевые, связанные, с одной стороны, с оотипом, а с другой – с вагиной, и центральный (средний) отдел, или собственно матку.

Стенка среднего отдела матки построена по типу погруженного эпителия - тегумента цестод. Синцитиальная цитоплазматическая пластинка, подостланная мускулатурой, выстилает внутренний просвет матки, а цитоны, формирующие её, обращены в сторону медуллярной паренхимы. Цитоны проявляют ярко выраженную секреторную активность, за что и получили название маточных желез (Рис. 24).

Выход секреторного продукта в полость центрального отдела матки происходит путем отшнуровывания небольших участков, а нередко и крупных выростов, дистальной цитоплазмы маточных желез, содержащих секреторные гранулы (Рис. 25). Здесь за счет продуктов секреции скорлуповая оболочка яиц покрывается дополнительным внешним слоем. Этот слой сохраняется и после продвижения яиц в дистальные отделы матки, а также у выделенных из червей яиц (Давыдов, Поддубная, 1988).

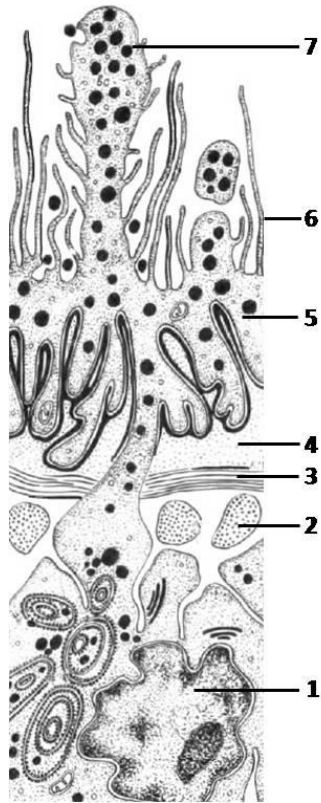


Рис. 25. Схема ультратонкого строения маточной железы карифиллид на примере *Khawia armeniaca* (по Давыдов, Поддубная, 1988).

Условные обозначения: 1– ядро цитона маточной железы; 2 – продольная мускулатура; 3 – кольцевая мускулатура; 4 – базальная пластинка; 5 – синцитиальный слой эпителия, обращенный в полость матки; 6 – микроворсинки; 7 – вырост с секретом.

Стенки концевых отделов матки имеют совершенно иное строение. Это типичный синцитиальный эпителий с редкими уплощенными ядрами. От окружающей паренхимы эпителий отграничен базальной пластинкой и не подостлан мускулатурой (Давыдов и др., 1994). И в том, и другом случае, внешняя плазматическая мембрана эпителия посылает в просвет матки многочисленные микроворсинки, которые, вероятно, принимают самое активное отношение к перемещению яиц по матке к женской гонопоре.

2.6.1.5. Вагина (влагалище) и семяприемник

Вагина – это проток, связывающий матку карифиллид с брюшной поверхностью тела. Одновременно - это и канал, по которому сперматозоиды поступают в канал оплодотворения. Стенку матки образует сплошной

цитоплазматический слой, содержащий ядра. Толщина стенки около 3 мкм. Внутренняя поверхность вагины покрыта микротрихиями. В цитоплазме стенки вагины отсутствуют палочковидные тельца, характерные для покровов. Под базальной пластинкой стенки вагины расположены слои кольцевой и продольной мускулатуры.

Отмечено несколько способов связи дистального конца вагины с поверхностью тела кариофиллид (Рис. 26, 27): посредством женской гонопоры, которой заканчивается урогенитальный проток (А), при участии полости полового атриума (Б) – своеобразного копулятивного аппарата, образованного инвагинацией наружной цитоплазматической пластинки тегумента и, наконец, через гермафродитный половой проток (В) (Mackiewicz, 1972).

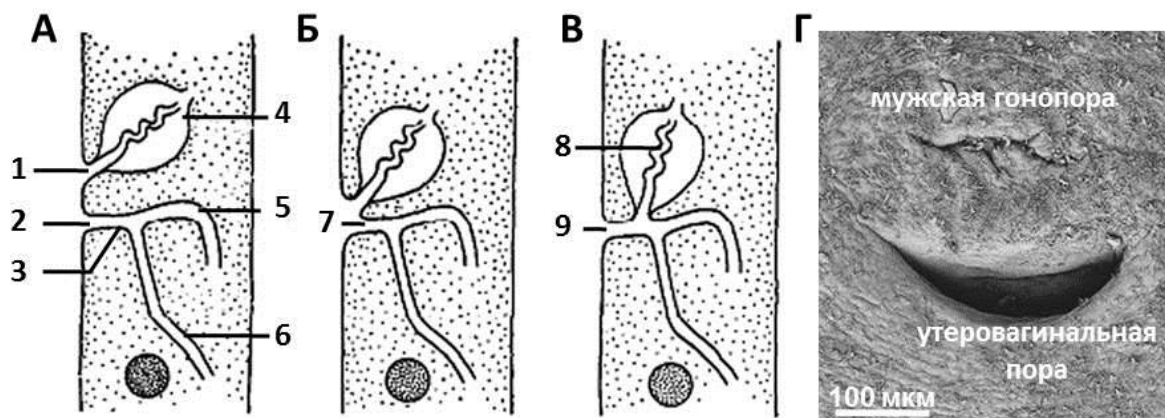


Рис. 26. Половая система кариофиллид. **А, Б, В** - схемы различных типов связи женской и мужской половой системы с поверхностью тела (по Mackiewicz, 1972). **Г** – генитальные поры *Caryophyllaeus brachycollis* (сканирующая микроскопия) (Barcak et al., 2014).

Условные обозначения: 1 – мужское половое отверстие, 2 – женское половое отверстие, 3 – утеровагинальный проток, 4 – циррус, 5 – матка (uterus), 6 – вагина, 7 – атриум, 8 – семяизвергательный канал, 9 – гермафродитный проток.

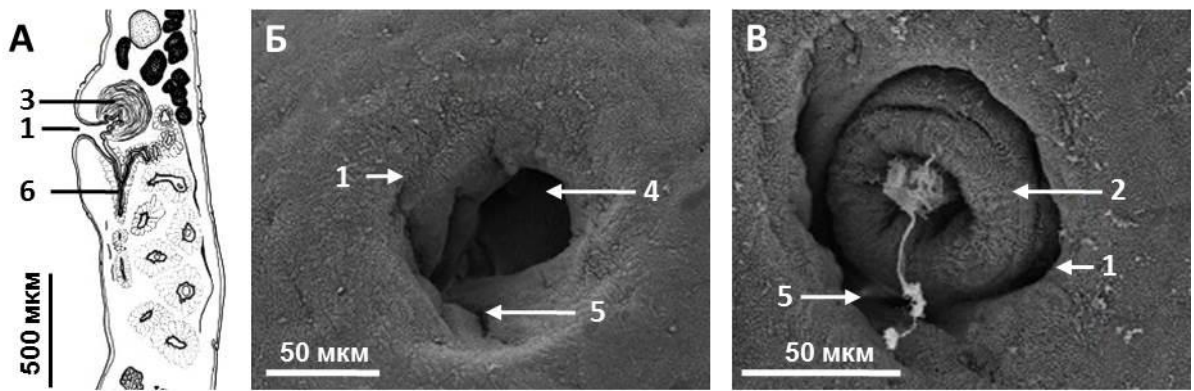


Рис. 27. Генитальный комплекс кариофиллиды *Khawia abbottinae* (по Xi B.-W. et al., 2013). А – схема пространственной связи женской и мужской гонопор; Б – половой атриум, В - половой атриум с вывернутым циррусом. Условные обозначения: 1 – общий половой атриум, 2 – циррус, 3 - сумка цирруса, 4 – мужская гонопора, 5 – утеровагинальное отверстие, 6 - вагина.

У большинства видов кариофиллид вагина слабо приспособлена для хранения спермы. И лишь у немногих изученных видов, в том числе *Caryophyllaeus laticeps*, влагалище непосредственно переходит в объемный семяприемник (Mackiewicz, 1972; Давыдов и др., 1994). Стенки последнего обладают собственной мощной мускулатурой. Цитоплазматические отростки мышечных клеток внедряются в эпителиальную стенку семяприемника, из-за чего она приобретает складчатый характер (Рис. 28).

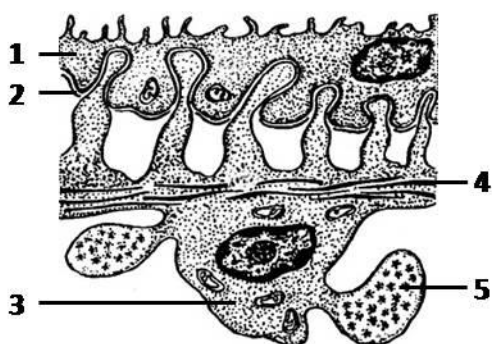


Рис. 28. Участок стенки семяприемника *C. laticeps*. Условные обозначения: 1 – синцитиальный эпителий семяприемника, 2 – базальная пластинка, 3 – ядро миобласта, 4 – мышечные волокна, 5 – гликоген (по Давыдов и др., 1994).

В отростках миобластов, внедренных в стенку семяприемника, присутствует гликоген, наибольшее количество которого сосредоточено в базальных участках мышечных волокон.

2.6.2. Мужская половая система

Принципиально строение мужской половой системы кареофиллид мало чем отличается от других цестод.

2.6.2.1. Семенники и сперматогенез

Семенники могут занимать значительный объем в теле гвоздичников в пределах от шейки до цирруса. Все зависит от количества семенников, а оно варьирует в очень широких пределах. Так у *Glaridacris confuses* может быть от 25 до 35 семенников (Hunter, 1930), а у *Glaridacris catostomi* – от 171 до 463. Наименьшее количество семенников (от 1 до 8) отмечено для *Glaridacris oligorchis* (Mackiewicz, 1972). Форма семенных фолликулов обычно овальная, а размеры варьируют даже у морфотипов одного вида. Так, у кареофиллиды *Caryophyllaeus brachycollis*, взятой из усача обыкновенного (*Barbas barbas* L., 1758) величина семенников 88–203 х 80–196 мкм, а у цестод, извлеченных из густеры (*Blicca bjoerkna* L., 1758) - 153–166 х 113–140 мкм (Varcak et al., 2014). Мелкие семенники, как правило, располагаются ближе к переднему концу тела, а крупные находят место ближе к циррусу. От окружающей паренхимы семенники отделены неклеточной структурой, которая представляет собой тонкую, но плотную пограничную (базальную) пластинку.

Внутренняя полость семенников заполнена половыми клетками, находящимися на разных стадиях дифференцировки. Стволовые клетки

сперматогенеза – первичные сперматогонии располагаются непосредственно под базальной пластинкой. Рядом с ними находятся и их производные: двухядерные вторичные сперматогонии. Ближе к центру семенных фолликулов занимают место четырехядерные синцитии третичных и восьмиядерных четвертичных сперматогониев. Постепенно сперматогонии дифференцируются в другой клеточный тип – сперматоциты I порядка. Первичные сперматоциты вступают в мейоз и после первого мейотического деления дают новую популяцию клеток – сперматоцитов II порядка. Вторичные сперматоциты проходят второе деление мейоза, становясь сперматидами. Превращение сперматид в сперматозоиды происходит через ряд стадий как на периферии семенных фолликулах, так и в их центральных участках (Kazacos, Mackiewicz, 1972; Поддубная, 2003). Зрелые сперматозоиды собираются в пакеты и, через какое-то время, оказываются в просвете семявыносящего канальца (Рис. 29).

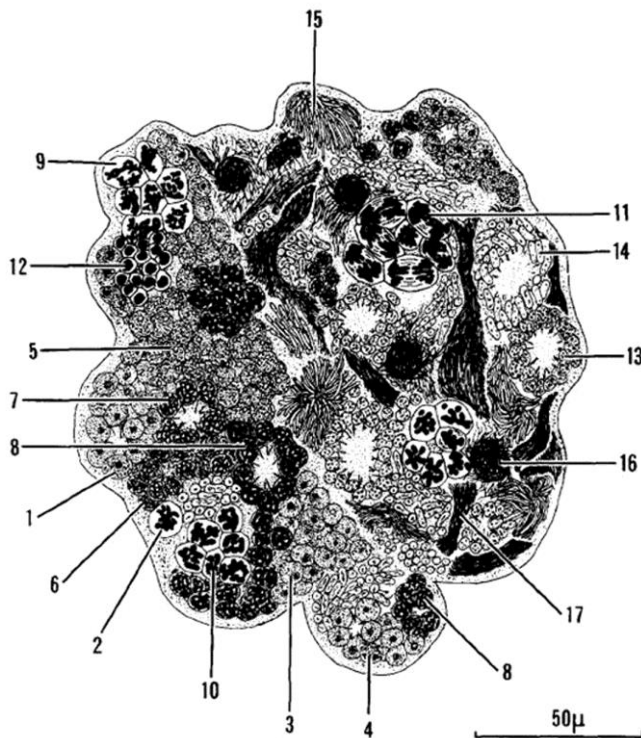


Рис. 29. Схема строения семенного фолликула кариофиллиды *Hunterella nodulosa* (по Kazacos, Mackiewicz, 1972).

Условные обозначения: 1 – первичные сперматогонии, 2 – первичный сперматогоний в митозе, 3 – вторичный и третичный сперматогонии, 4 – четвертичный сперматогоний, 5 – 11 – первичные сперматоциты, 5 – премейотическая интерфаза, 6 – лептотена профазы, 7 – зиготенга профазы, 8 – пахитена профазы I,

9 – диакинезис профазы I, 10 – метафаза, 11 – анафаза I, 12 – вторичные сперматоциты, телофаза II, 13 – 15 – дифференцировка сперматид: сферическая (13), цилиндрическая (14) и нитевидная (15) формы; 16 – 17 – сперматозоиды, 16 – пакет спермы, 17 – сперматозоиды в семявыносящем канале.

В 2010 году на основе большого фактического материала была предложена простая и наглядная система классификации сперматозоидов Eucestoda (Levron et al., 2010) (Рис. 30). По основным характеристикам выделено 7 типов сперматозоидов цестод.

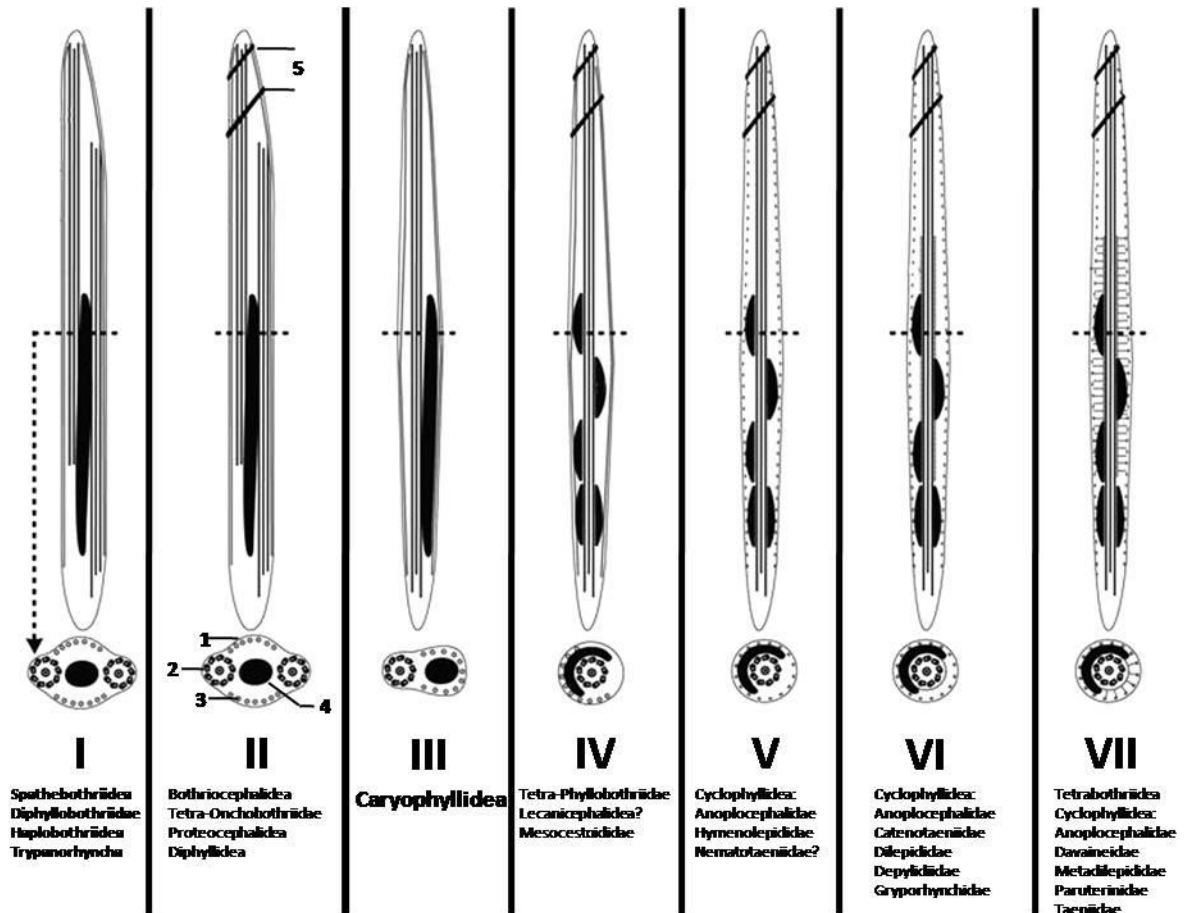


Рис. 30. Схематическое представление семи основных типов сперматозоидов Eucestoda (по Levron et al., 2010).

Условные обозначения: 1 – плазматическая мембрана, 2 – аксонема, 3 – кортикальные микротрубочки, 4 – ядро, 5 – наружный гребень.

Зрелые сперматозоиды кариофиллид по своим морфологическим характеристикам отнесены к III типу. Для них характерно наличие одной инкорпорированной аксонемы, устроенной по формуле 9+«1» (трепаксонематный тип), кортикальных микротрубочек, ориентированных параллельно продольной оси спермия и отсутствие наружной орнаментации.

По длине сперматозоидов выделяют 5 зон (I – V). По набору и положению структурных компонентов в этих участках зрелые сперматозоиды разных видов кариофиллид могут, хотя и незначительно, отличаться друг от друга (Рис. 31).

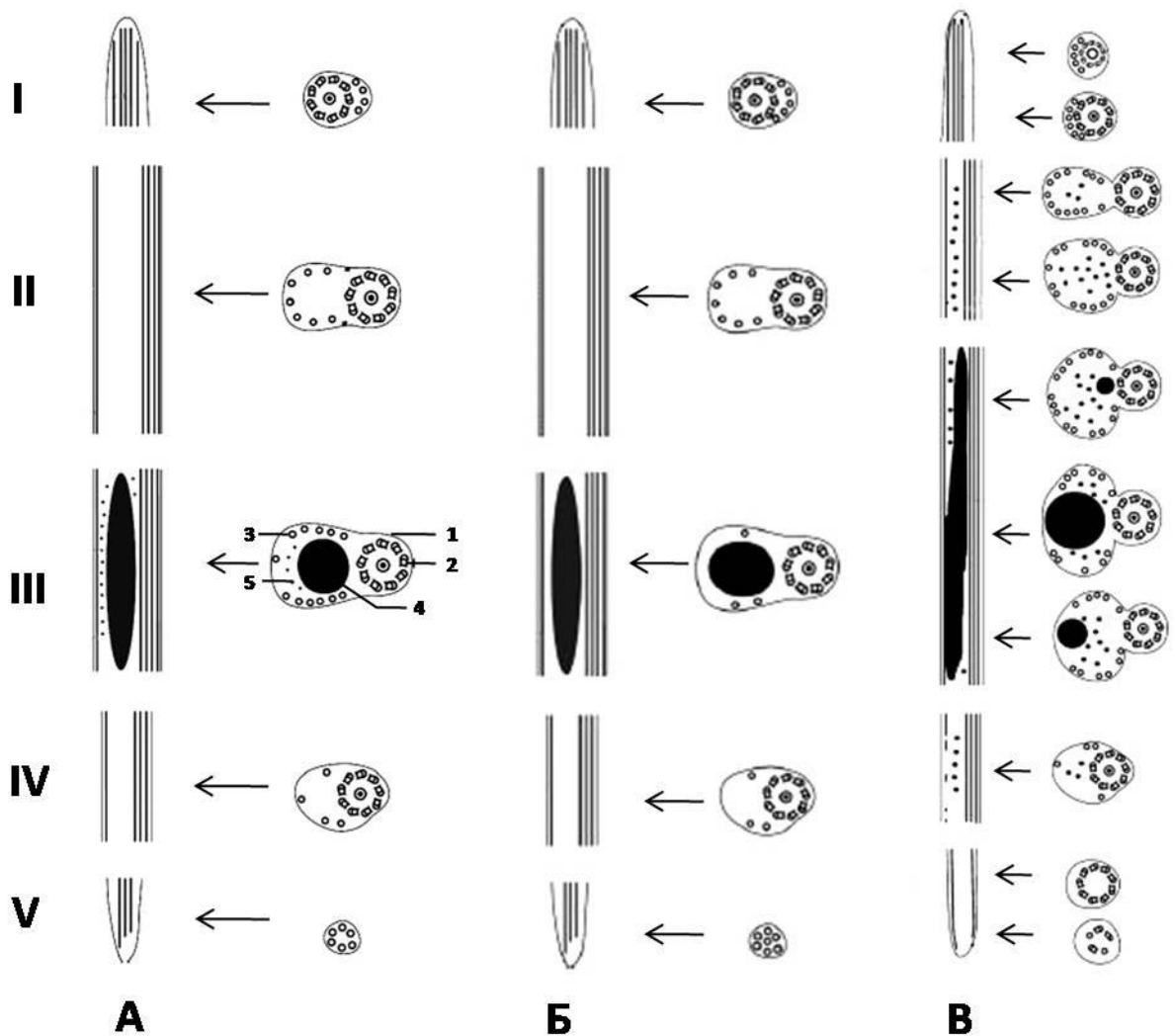


Рис. 31. Схемы строения зрелых сперматозоидов кариофиллид *Lytocestus indicus* (А) (по Yoneva et al., 2012), *Breviscolex orientalis* (Б) (по Yoneva et al., 2011) и *Khawia sinensis* (В) (по Brunanska, 2009).

Условные обозначения: I-V, зоны, выделяемые в структуре сперматозоидов, 1 – плазматическая мембрана, 2 – аксонема, 3 – кортикальные микротрубочки, 4 – ядро, 5 – электронноплотные гранулы.

Различия касаются положения и величины ядер, расположенных в зоне III, количества и характера локализации кортикальных гранул, присутствия и местоположения электронноплотных гранул (вероятно гликогена), диаметра тех или иных зон, а также некоторых вариаций внешнего вида (Рис. 31 В) сперматозоидов. Самые длинные ядра были обнаружены в зрелых сперматозоидах гвоздичника *Wenyonia virilis* из нильского синего синодонта (*Synodontis schall*). Располагаясь параллельно продольной оси половой клетки, они полностью перекрывают II, III и IV зоны сперматозоидов (Gamil, 2008). Присутствия митохондрий в зрелых сперматозоидах кариофиллид не отмечено.

2.6.2.2. Семявыносящие канальцы, семяпровод и циррус

Строение семявыносящих структур и цирруса кариофиллид хорошо изучено на примере, ставшими модельными объектами, цестод *Caryophyllaeus laticeps* (Давыдов и др., 1994) и *Archigetes sieboldi* (Поддубная, 2003).

Стенки семявыносящих канальцев и проксимального отдела семяпровода имеют сходное строение. Они образованы синцитиальным эпителием толщиной около 0,5 мкм. На внутренней поверхности протоков расположены редкие длинные и тонкие цитоплазматические выросты. Некоторые из них ветвятся и образуют анастомозы. В цитоплазматическом матриксе находят место немногочисленные митохондрии и скопления свободных рибосом.

Внутренняя поверхность синцитиального эпителия среднего и дистального отделов семяпровода несет крупные цитоплазматические выросты, которые покрыты многочисленными ламеллярными структурами длиной до 3 и более микрон. Встречаются здесь и одиночные реснички (Рис. 32).

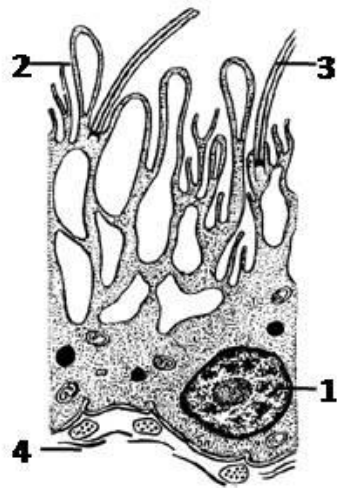


Рис. 32. Схема строения эпителия семяпровода *C. laticeps* (по Давыдов и др., 1994).

Условные обозначения: 1 – ядро, 2 – ламеллярные выросты, 3 – ресничка, 4 – мышечные волокна.

Вместе взятые, они заполняют большую часть просвета семяпровода. Эпителий последнего подстилается базальной пластинкой и слоями продольной и кольцевой мускулатуры.

При вхождении в сумку цирруса семяпровод *C. laticeps* сильно расширяется и образует крупный извитой внутрибурсальный семенной пузырек, внутренняя поверхность которого покрыта тонкими ламеллярными выростами. Несколько иначе устроен копулятивный орган гвоздичников из рода *Archigetes*. Циррус этих цестод обладает наружным семенным пузырьком, который сформирован дистальным участком семяпровода, окруженным многочисленными слоями продольных и кольцевых мышечных волокон (Рис. 33).

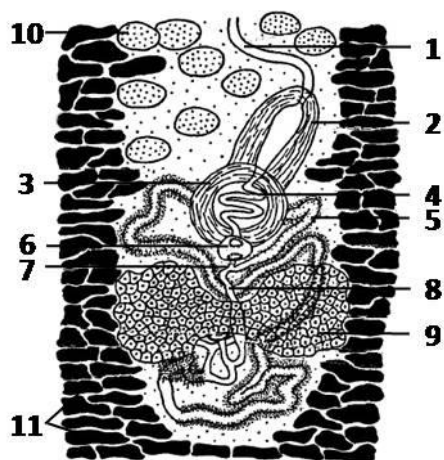


Рис. 33. Репродуктивный комплекс *Archigetes limnodrili* (по Kennedy, 1965).

Условные обозначения: 1 – семяпровод, 2 – семенной пузырек, 3 – сумка цирруса, 4 – семяизвергательный канал, 5 – матка, 6 – генитальный атриум, 7 – маточно-вагинальный канал, 8 – вагина, 9 – яичник, 10 – семенник, 11 – желточники.

Наиболее мощно мускулатура репродуктивной система кариофиллид представлена в стенке сумки цирруса, толщина которой у *A. sieboldi* может достигать более 9 мкм и состоять из 25 – 30 мышечных слоев. Предполагается, что миообласты сумки цирруса обеспечивают подвижность мужского копулятивного органа в период его эвагинации.

2.6.2.3. Дифференцировка протоков половой системы

Достаточно полное представление о развитии и дифференцировке половой системы кариофиллид было дано на примере изучения *Caryophyllaeus laticeps* и *Archigetes sieboldi* (Давыдов, Колесникова, 1992; Давыдов и др., 1994; Поддубная, 2003).

Начальные этапы развития репродуктивной системы как кариофиллид, так и других цестод, связаны с формированием полового зачатка. Он появляется в результате агрегации малодифференцированных клеток, которые образуют округлые скопления и тяжи в местах локализации будущих структур половой системы (Рис. 34, А). Дальнейшие процессы протекают сходным образом при формировании протоков как мужской, так и женской половой системы. Сначала агрегаты камбиальных клеток теряют свои границы и сливаются в симпласт.

Постепенно симпласт отделяется от окружающей паренхимы базальной пластинкой, а в его центре начинает образовываться полость за счет слияния между собой мембраноограниченных вакуолей (Рис. 34, Б). На внутренней поверхности полостей происходит закладка микроструктур, характерных для того, или иного типа полового протока. В частности, еще до образования выраженного просвета в желточных протоках и оотипе появляются многочисленные реснички.

После завершения формирования полостей стенки протоков принимают вид синцитиального эпителия. Его дальнейшая дифференцировка

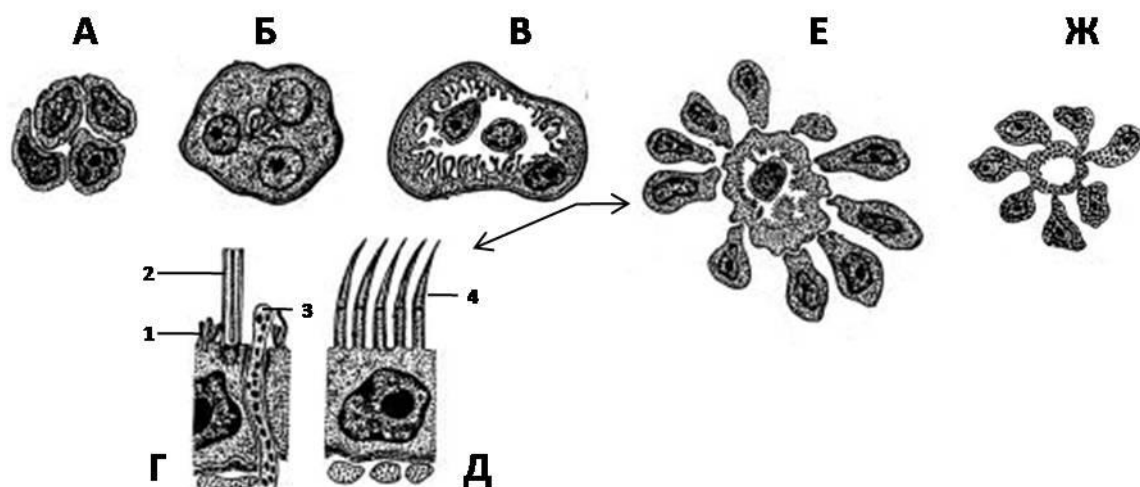


Рис. 34. Схема дифференцировки половых протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* (по Давыдов, Колесникова, 1992). **А** – скопление малодифференцированных (камбиальных) клеток; **Б** – симпласт с формирующейся внутри полостью протока; **В** – стадия выселения ядер; **Г** – сформированная стенка оотипа; **Д** – сформированная стенка влагалища; **Е** - начальный этап формирования железистого участка матки; **Ж** – сформированный железистый участок матки.
 Условные обозначения: 1 – микроворсинки, 2 – ресничка, 3 – секреторный проток, 4 – микротрихии.

связана с активным выселением ядер в просвет протоков (Рис. 34, В). В какое-то время ядра остаются связанными с поверхностью эпителия лишь тонкими мостиками, которые затем разрушаются и ядра оказываются свободными. Для эпителия среднего отдела матки характерна полная элиминация ядер, в то время как в эпителиальной стенке каналов, небольшое количество ядер всегда присутствует. Синцитиальная эпителиальная выстилка характерна для большинства протоков половой системы. Все они подсланы базальной пластинкой, под которой располагаются слои мускулатуры.

В процессе дальнейшего развития все более определенными становятся различия в типах микроструктур, расположенных на внутренних и внешних поверхностях половых протоков и каналов. В оотипе появляются

многочисленные реснички и микроворсинки, а его стенку пронизывают протоки желез Мелиса (Рис. 34, Г). Эпителий семяпровода начинает нести крупные ламеллярные выросты (Рис. 32), а стенка влагалища покрывается микротрихиями (Рис. 34, Д). Стенка среднего отдела матки постепенно приобретает тегументальное строение и начинает состоять из наружного безъядерного цитоплазматического слоя и погруженных в паренхиму цитонов. В дальнейшем цитоны специализируются в маточные железы, секрет которых сначала поступит в цитоплазматический слой, а затем будет выведен в полость матки (Давыдов, Колесникова, 1992).

Было показано, что эпителиальные стенки половых протоков и желез репродуктивной системы *A. sieboldi*, в отличие от других кариофильных цестод, не подсланы плотной базальной пограничной пластинкой. Они отграничены от окружающей паренхимы лишь элементарной базальной мембраной, окруженной тонким слоем межклеточного фибриллярного матрикса. Эта особенность характерна для процеркоидной стадии развития всех монозоичных цестод (Поддубная, 1995; Поддубная, 2003).

3. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Дробление оплодотворенной яйцеклетки кариофиллид заканчивается появлением на свет лишенной ресничек шестикрючковой личинки – онкосферы.

Существует мнение, что у всех кариофиллид, достигающих половозрелости в теле рыб, яйца после их созревания очень быстро выходят из матки паразита и развитие зародыша в яйце происходит во внешней среде.

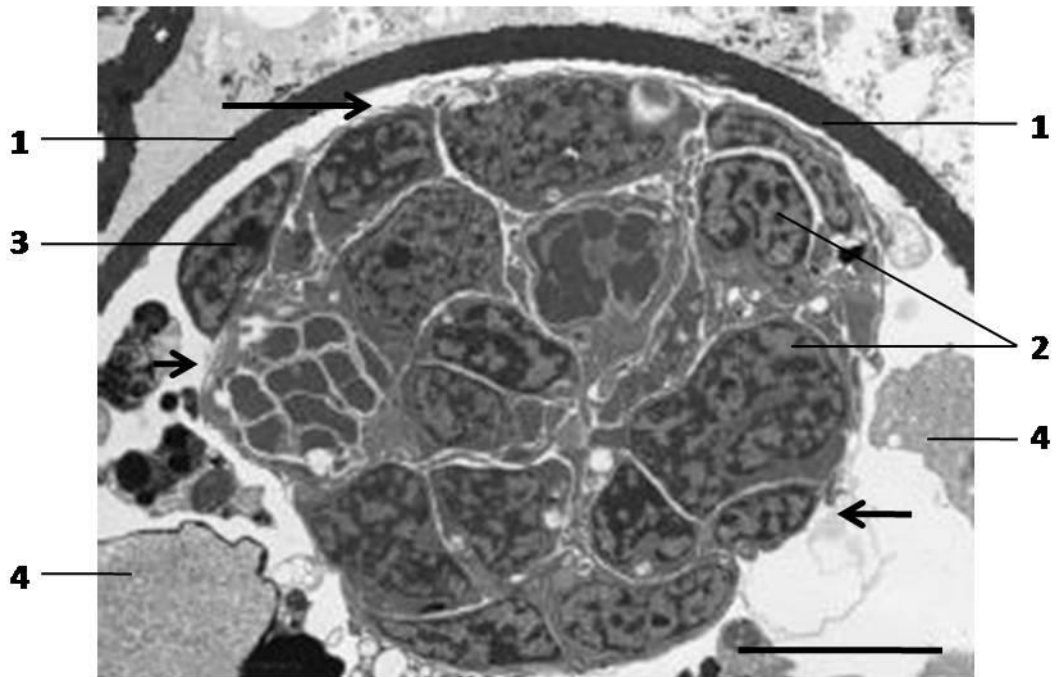


Рис. 35. Участок внутриматочного яйца *K. sinensis* с формирующимся эмбрионом, окруженным цитоплазматической оболочкой (указана стрелками), содержащей ядра (по Brunanska et al., 2012).
 Условные обозначения: 1 – скорлуповая оболочка, 2 – бластомеры, 3 – ядро цитоплазматической оболочки, 4 – вителлоциты. Шкала 5 мкм.

К настоящему времени такое представление, по крайней мере, для двух видов гвоздичников – *Wenyonia virilis* и *Khawia sinensis*, должно быть пересмотрено. С помощью электронного микроскопа в яйцах этих кариофиллид, находящихся еще в матке, отмечены процессы эмбрионального развития. У *K. sinensis*, извлеченного из кишечника карпа *Cyprinus carpio* L., 1758, прослежено развитие эмбриона до стадии 24 бластомеров (Рис. 35). Обращено внимание на то, что митотически делящиеся бластомеры располагаются по отношению друг к другу в форме розетки, что не типично для Eucestoda (Brunanska et al., 2012)

В работе по изучению ультраструктуры внутриматочных яиц *W. virilis*, извлеченного из тонкого кишечника сома *Synodontis schall*, были прослежены начальные фазы формирования зародышевых оболочек (Mlocicki et al., 2010).

На ранней стадии развития эмбрионы *W. virilis* окружены твердой скорлуповой оболочкой и синцитием желточных клеток. Образованы они тремя типами различных по величине бластомеров – макромерами (macromeres), клетками среднего размера (mesomeres) и микромерами (micromeres). Макромеры и мезомеры призваны сформировать две зародышевые оболочки, которые отделят эмбрион от скорлупы яйца. Два крупных бластомера, сливаясь, образуют внешнюю, а синцитий из мезомеров – внутреннюю эмбриональные оболочки (Рис. 36). Часть мелких бластомеров подвергнутся апоптозу, а оставшиеся будут участвовать в дальнейших процессах формирования зародыша.

Роль яйцевых или зародышевых оболочек у цестод, как и других беспозвоночных животных, весьма велика. Вместе взятые, они обеспечивают защиту эмбрионов от воздействия окружающей среды (Северцов, 1939; Иванова-Казас, 1975; Кашин, 1988; 1991 и др.), а внутренняя яйцевая оболочка принимает самое активное участие в формировании внешнего слоя развивающейся личинки, т.н. «онкосферной мембраны».

Скорость эмбрионального развития кариофиллид в значительной степени зависит от температуры воды. В частности было показано, что при температуре 5 градусов по Цельсию развития онкосферы *Khawia sinensis* не происходило, в то время как при температуре 10-12, 15, 20-22 и 23-24 градусов личинки были полностью сформированы через 57, 42, 21 и 16 дней, соответственно (Scholz, 1991).

Имеются экспериментальные данные о длительности последовательных стадий развития онкосфер в яйцах различных кариофиллид.

Зрелые экземпляры *Khawia japonensis* из кишечника амурского сазана помещали в чашки Петри с прудовой водой и оставляли в лаборатории при температуре 18 – 26 градусов. Гвоздичники жили около двух дней и откладывали большое количество яиц с крышечкой на одном полюсе и

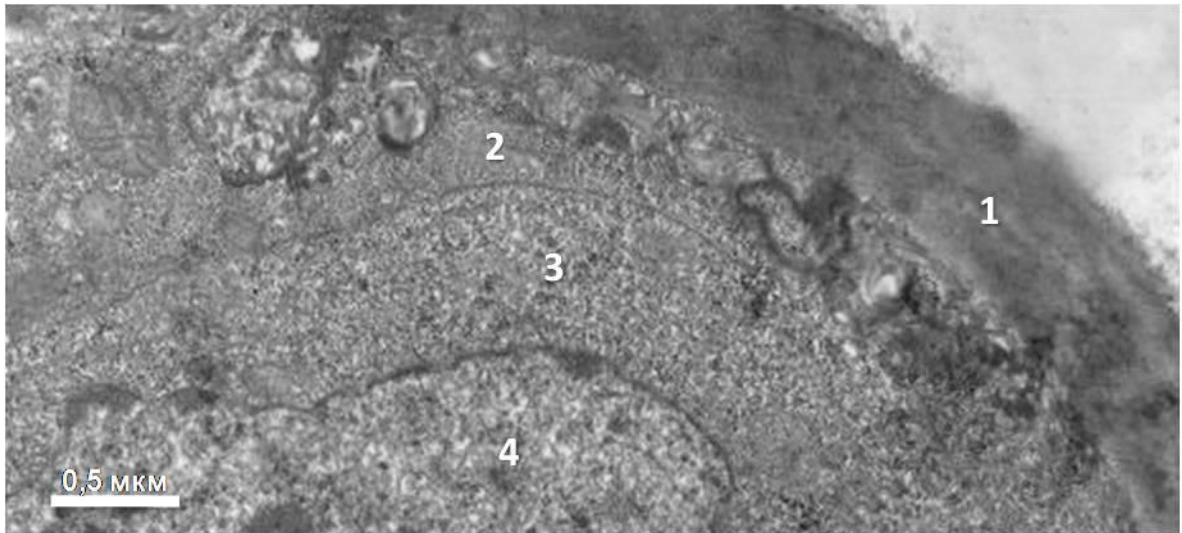


Рис. 36. Участок внутриматочного яйца *Wenyonia virilis* (по Młocicki et al., 2010). Условные обозначения: 1 – скорлуповая оболочка, 2 – внешняя зародышевая оболочка, 3 - внутренняя зародышевая оболочка, 4 – ядро.

небольшим штифтиком на противоположном. Только что выделенные яйца имели хорошо заметную коричнево-желтого цвета зиготу 14 – 17 мкм в диаметре, окруженную шестью светлыми вителлоцитами. По мере развития зародыша их очертания сливаются. Через 4 дня размер эмбриона увеличивается до 25 – 30 мкм), на 8-й день его длина достигает 37, а ширина - 30 мкм (Рис. 37, 2 и 3). Спустя 10 – 11 дней у онкосферы появляются лопасти медиальной пары эмбриональных крючьев в виде двух светопреломляющих палочек от 3 до 4 мкм длины. Они быстро растут и, как только длина их достигает 6 – 7 мкм, с двух сторон от них появляется по паре латеральных палочек длиной 2 – 3 мкм. Из них будут формироваться лопасти боковых крючьев. На 12 – 14 сутки в яйцах видны морфологически сформировавшиеся онкосферы 45 – 50 мкм длины и 23 – 25 мкм ширины, инвазионные свойства которых наступают на 30 – 31 день. В так называемый скрытый период дозревания онкосферы (через 14 – 16 дней после попадания яиц в воду), в ней появляются гранулированные клетки, которые, по всей вероятности, являются железами проникновения. Наибольшей четкости эти

образования достигают у онкосфер, проникающих в полость тела промежуточного хозяина (Демшин, 1978).



Рис. 37. Развитие онкосферы *Khawia japonensis*. **1** – свежесыделенное яйцо; **2** – яйцо через 4 дня пребывания в воде; **3** – через 8 дней; **4** – на 12 – 14 сутки в яйце развилась онкосфера; **5** – на 30 – 31-й день онкосфера достигла инвазионной стадии (по Демшин, 1978).

У онкосфер кариофиллиды *Markevitschia sagittata* появление лопастей медиальной пары эмбриональных крючьев было отмечено на 12 день развития, морфологически сформированные онкосферы на 15 – 16-й день развития, железы проникновения через 22 – 24 дня после попадания яиц в воду. Наиболее отчетливо эти образования видны на 32 – 35 день развития эмбриона, когда онкосфера становится инвазионной (Демшин, Дворядкин, 1981).

Темпы развития онкосфер прогенетических форм и кариофиллид, паразитирующих в рыбах, в условиях эксперимента мало чем отличаются друг от друга. Так, при эмбриональном развитии *Archigetes iowensis*, медиальные крючья появляются на 10-й день формирования онкосферы, а полный набор их можно наблюдать к 15 дню пребывания яиц в воде. К этому времени онкосфера достигает максимальной величины (до 50 и более микрометров в длину). Онкосферы *Archigetes* (*A. iowensis* и *A. sieboldi*) в

лабораторных условиях остаются жизнеспособными около 80 дней (Calentine, 1963).

Жизнеспособность онкосфер разных видов гвоздичников далеко не одинакова. Так, онкосферы *G. catostomi* при температуре 5-10 градусов оставалась жизнеспособной 217 дней (Calentine, 1967), *Monobothrium ulmeri* – 120 дней (Calentine, Mackiewicz, 1966), *Biacetabulum infrequens* – 215 дней (Calentine, 1965). При комнатной температуре онкосферы *A. iowensis* оставались живыми до 80 дней (Calentine, 1964), *A. limnodrili* до двух месяцев (Kennedy, 1965), а онкосферы *C. laticeps* (Sekutowicz, 1934) и *K. sinensis* (Кулаковская, 1962) сохраняли жизнеспособность в течение 3-х месяцев.

4. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ КАРИОФИЛЛИД

Свободно живущих личинок, типа корацидия, у представителей гвоздичников нет. Выход онкосферы из яйца происходит в кишечнике малощетинковых червей, как правило, в его задней части. Определяющим фактором этого процесса являются пищеварительные ферменты олигохет (Kennedy, 1965).

4.1. Жизненный цикл кариофиллид, достигающих половой зрелости в рыбах

Покинув оболочку яйца, онкосфера проникает в целомическую жидкость полости тела своего промежуточного хозяина. Здесь она растет и постепенно превращается в следующую личиночную стадию – процеркоид. Процеркоиды легко узнаются по наличию церкомеров – выростов задних концов тела, на которых располагаются крючья, приобретенные еще онкосферами. По мере роста процеркоиды перемещаются к переднему концу

олигохеты через отверстия диссепиментов, или разрушая их. О последнем говорит то, что инвазионные процеркоиды располагаются в нескольких сегментах (Рис. 38), в том числе и тех, в которых находятся половые железы малощетинковых червей. Паразиты в буквальном смысле кастрируют своих хозяев.

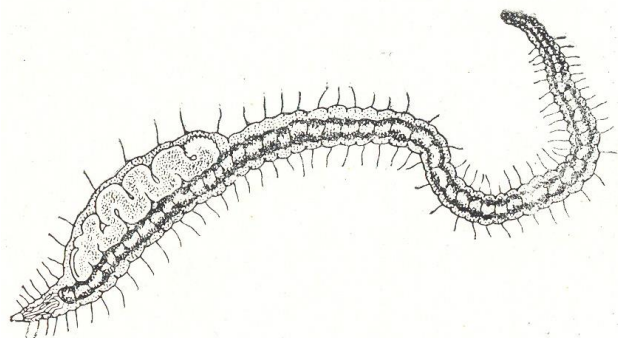


Рис. 38. Инвазионные стадии процеркоидов *Caryophyllaeus fimbriceps* в теле олигохеты *Tubifex tubifex* (по Кулаковской, 1962).

Инвазия олигохет в эксперименте значительно выше, чем в природе. Если в пруду максимальное заражение олигохет личинками гвоздичников составляет 8 – 10%, а в реках – всего 1 – 2% (с наибольшим числом личинок в червях до 8 экземпляров), то в лабораторных условиях заражение олигохет *Tubifex tubifex* и *Psammoryctes albicola* личинками *C.fimbriceps* составляло 50%, (с 18 личинками в одном черве), а интенсивность заражения *Limnodrilus udekemianus* личинками *Khawia sinensis* достигала 29 экземпляров в одной олигохете. Вместе с тем, было показано, что олигохеты с количеством личинок свыше 10 погибают, как только последние начинают подрастать до образования церкомера (Кулаковская, 1962).

Первые процеркоиды с хорошо заметными церкомерами появляются в полости тела олигохет обычно через 18 – 20 дней после заглатывания яиц, содержащих формирующуюся онкосферу (Рис. 39). Через две недели процеркоиды заметно увеличиваются в размерах. Становятся заметными экскреторные протоки и тонкий слой кутикулы. В задней части личинки появляется группа клеток полового зачатка. Спустя еще четыре недели формирование процеркоида заканчивается. Половой зачаток заметно

продвинут в своем развитии, а передний конец личинки представлен подвижной головкой, вполне идентичной головке взрослой особи паразита.

Темпы развития разных видов гвоздичников в теле своих промежуточных хозяев мало чем отличаются друг от друга. Для примера: процеркоид *Khawia japonensis* в теле промежуточного хозяина – тубифициды

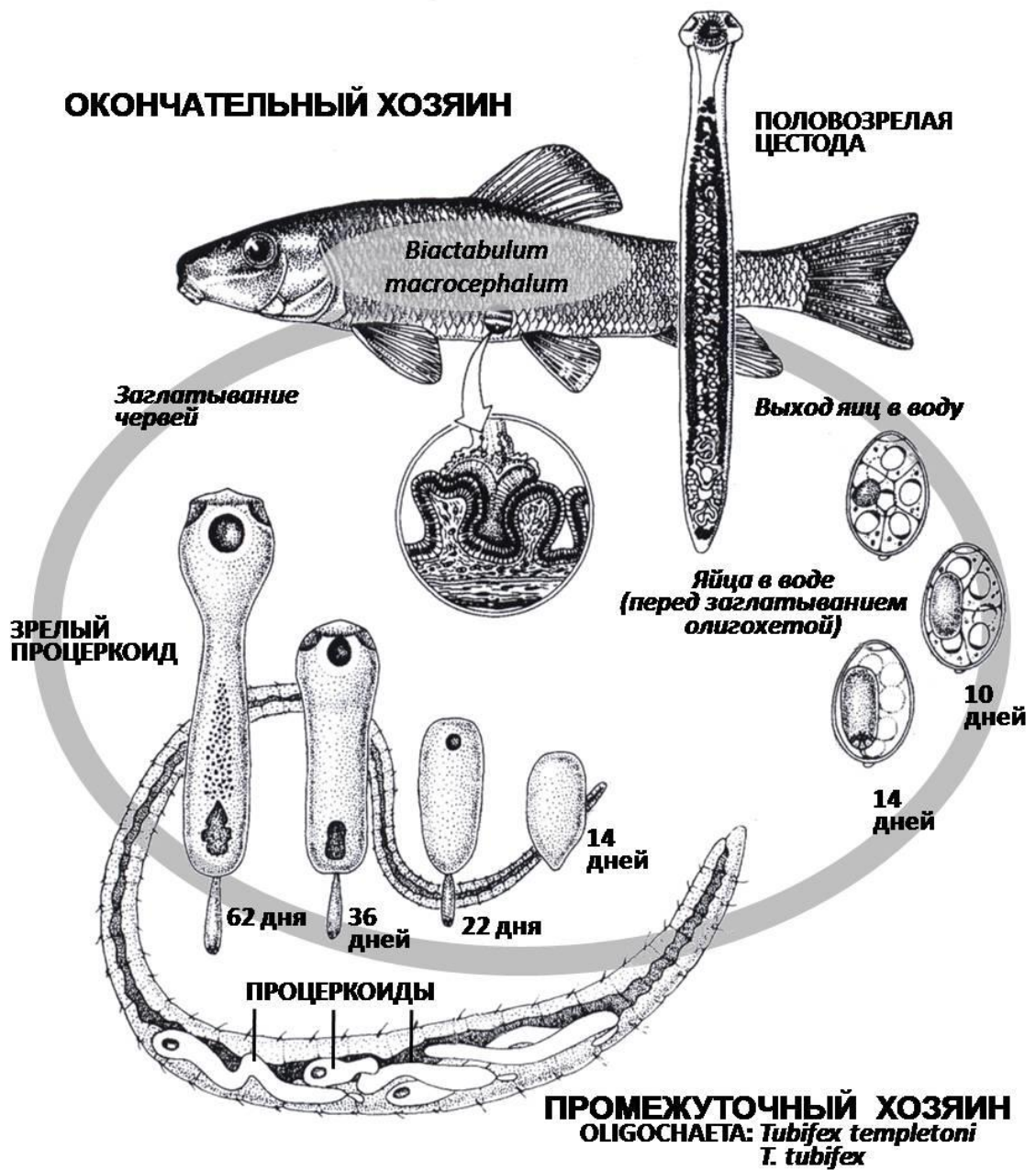


Рис. 39. Жизненный цикл кароифиллид, достигающих половой зрелости в кишечнике рыб на примере *Biactabulum macrocephalum* паразита Североамериканского белого чукучана (*Catostomus commersoni*) (класс Лучеперые рыбы, отряд Карпообразные) (по Mackiewicz, 1972).

Limnodrilus udekemianus Claparede, 1862 достигает зрелости на 55 – 60 сутки своего развития (Демшин, 1978), а процеркоиды *Markevitschia sagittata* в теле олигохет *Limnodrilus udekemianus* и *Limnodrilus hoffmeister* становятся инвазионными на 58 – 60 день (Демшин, Дворядкин, 1981).

Амплитуда для заражения рыбы гвоздичниками довольно большая – от 4 месяцев до 1,5 – 2 лет. Половой зрелости в теле хозяев паразиты достигают через 1 – 1,5 месяцев. Образованные взрослыми цестодами яйца вместе с испражнениями рыб быстро выводятся во внешнюю среду, где под оболочкой яйца и происходит развитие зародыша. Сроки пребывания цестод в кишечнике рыбы сравнительно не велики. По мнению О.П. Кулаковской, например, в условиях западных областей Украины гвоздичник *Khawia sinensis* может находиться в кишечнике рыбы около 5 – 6 месяцев, что превышает некие средние показатели и может быть объяснено тем, что инвазионная стадия этого паразита является очень молодой, с ещё не законченным органогенезом. Размер её 1 – 1,5 мм. Для достижения размеров взрослого червя (13 – 14 см) ей потребуется значительно больше времени (Кулаковская, 1962).

4.2. Жизненный цикл прогенетических кариофиллид

Модельными объектами для изучения жизненного цикла прогенетических кариофиллид стали представители рода *Archigetes*. Экспериментально показано (Wisniewski, 1930, Calentine, 1964, Kennedy, 1965), что вся жизнь этих паразитов может быть связана только с одним хозяином – малощетинковым червем. Располагаясь в генитальных сегментах этих червей (Рис. 40), цестоды успешно достигают половой зрелости на стадии процеркоидов (Рис. 41).

Оплодотворенные яйца процеркоидов могут оставаться в половых протоках паразита, откладываясь в щели между телом и кутикулой, или,

наконец, выбрасываться в полость тела хозяина. Во внешнюю среду они попадают или через разрыв стенки тела олигохеты, или после её естественной гибели. В связи с такой особенностью в яйцах прогенетических форм онкосферы начинают развиваться тогда, когда яйца еще находятся в матке цестод (Кулаковская, 1962; Wisniewski, 1930).

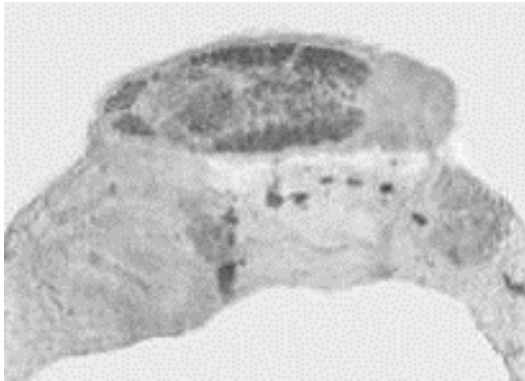


Рис. 40. Процеркоид гвоздичника *Archigetes appendiculatus* в генитальных сегментах олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* (по Brinkhurst et al., 1962). Фотография, х 17.

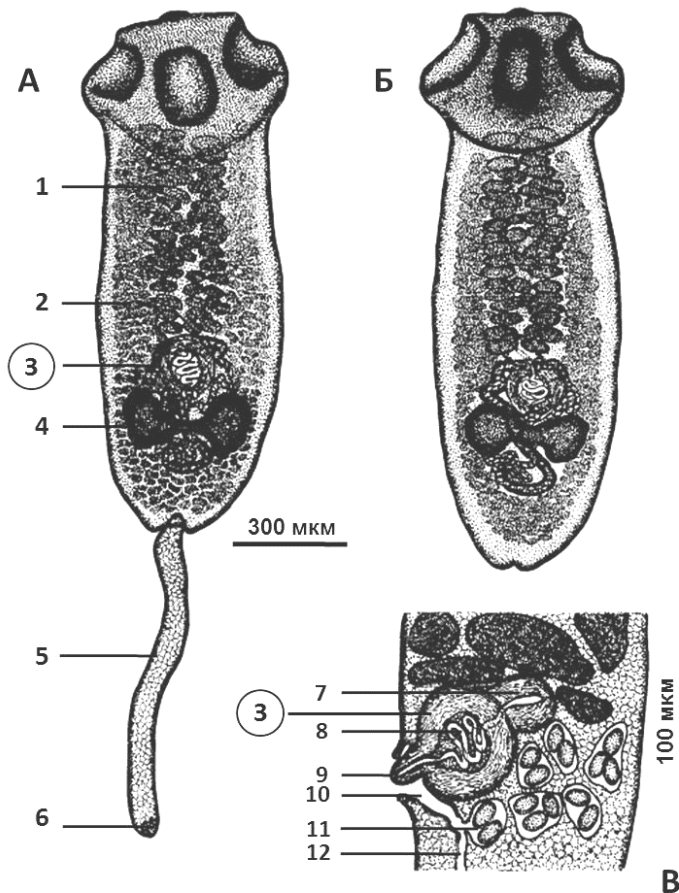


Рис. 41. Гвоздичник *Archigetes iovensis*. **А** – зрелый процеркоид из олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*; **Б** – взрослая цестода из карпа *Cyprinus carpio*; **В** – сагитальный срез через генитальный комплекс взрослого паразита (по Calentine, 1963).
Условные обозначения: 1 – семенники, 2 – желточники, 3 – мешок цирруса, 4 – яичник, 5 – церкомер, 6 – эмбриональные крючья, 7 – семенной пузырек, 8 – семяизвергательный канал, 9 – циррус, 10 – утеро-вагинальный канал, 11 – матка (uterus), 12 – влагалище (vagina).

При попадании инвазированных олигохет в качестве корма в кишечник рыб - бентофагов, последние становятся вторым домом для паразитов. Здесь процеркоиды теряют церкомеры, быстро растут и приобретают вид взрослых цестод. В яйцах, произведенных взрослыми цестодами, онкосферы формируются после попадания их из кишечника рыб в воду. На образование инфекционных онкосфер, при этом, уходит около двух недель.

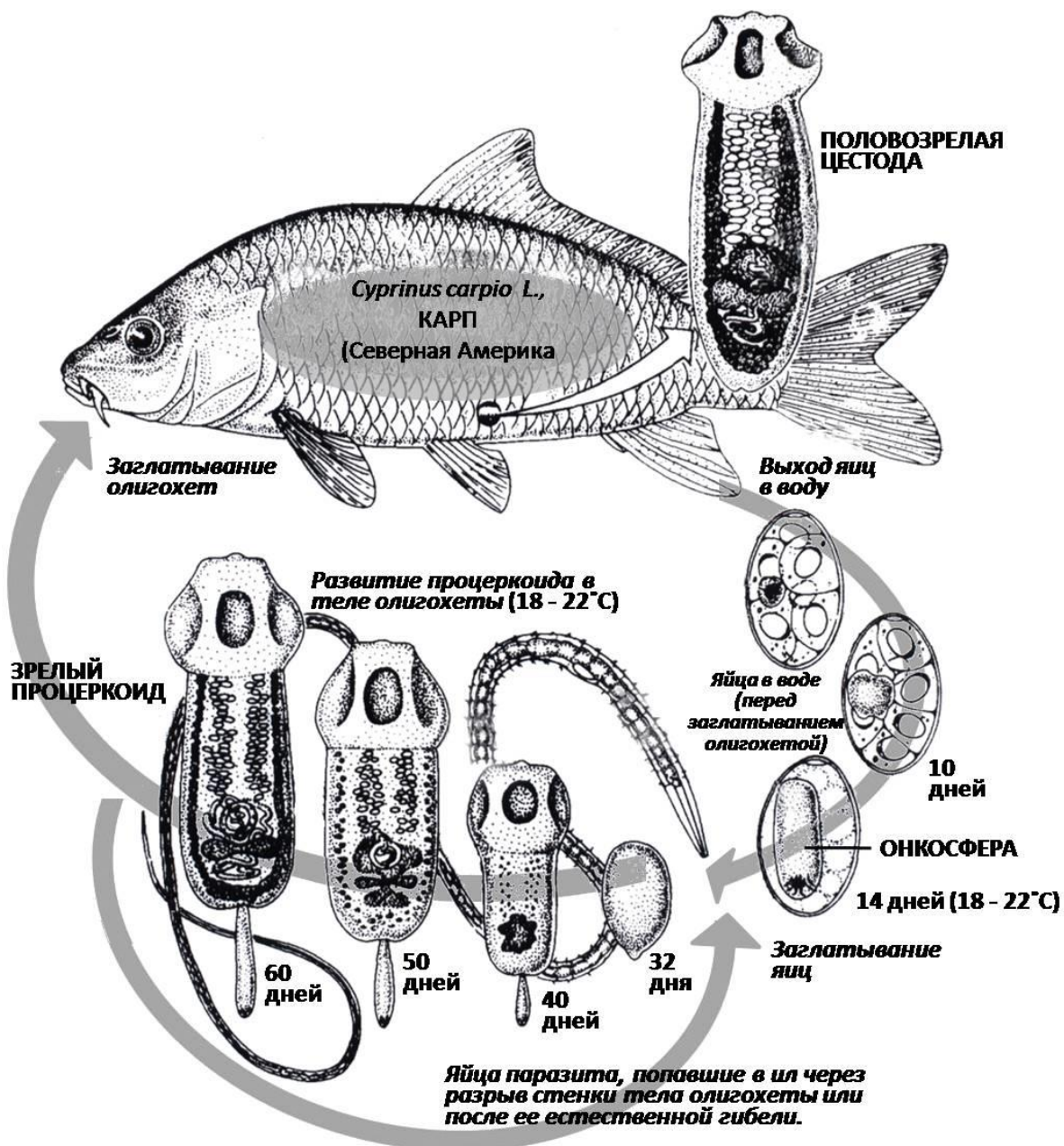


Рис. 41. Жизненный цикл *Archigetes iowensis* (по Mackiewicz, 1972, на основе данных Calentine, 1964)). Хозяева: олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862 и представитель карповых рыб - *Cyprinus carpio* L.

На рисунке 41 показаны отдельные фазы жизненного цикла прогенетических гвоздичников на примере кариофиллиды *Archigetes iowensis*. В природных условиях инфицирование паразитом как кольчатых червей, так и рыб, может происходить в течение всего года.

5. ФИЛОГЕНИЯ CARYOPHYLLIDEA

Caryophyllidea является единственной группой среди Cestoda, включающей монозоичные формы, паразитирующие преимущественно в кишечнике рыб. Синапоморфией Caryophyllidea является просто устроенный прикрепительный орган с железами на переднем конце тела.

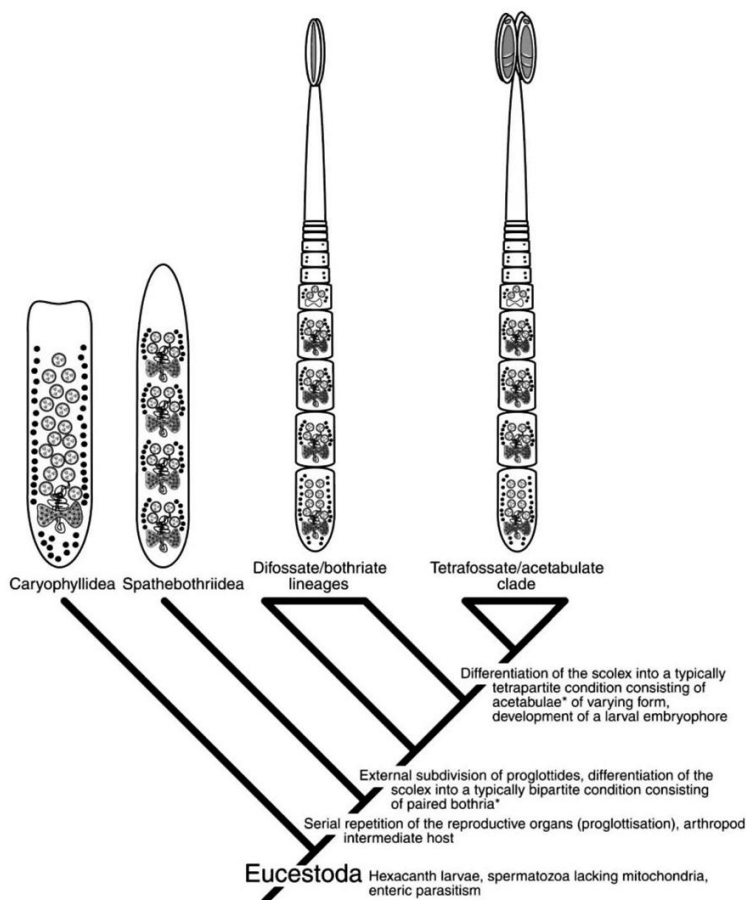


Рис. 42. Схема эволюции стробилиации и прикрепительного аппарата у эuceстод на основе молекулярно-генетического анализа LSU *r*DNA и морфологических данных (по Olson et al., 2001).

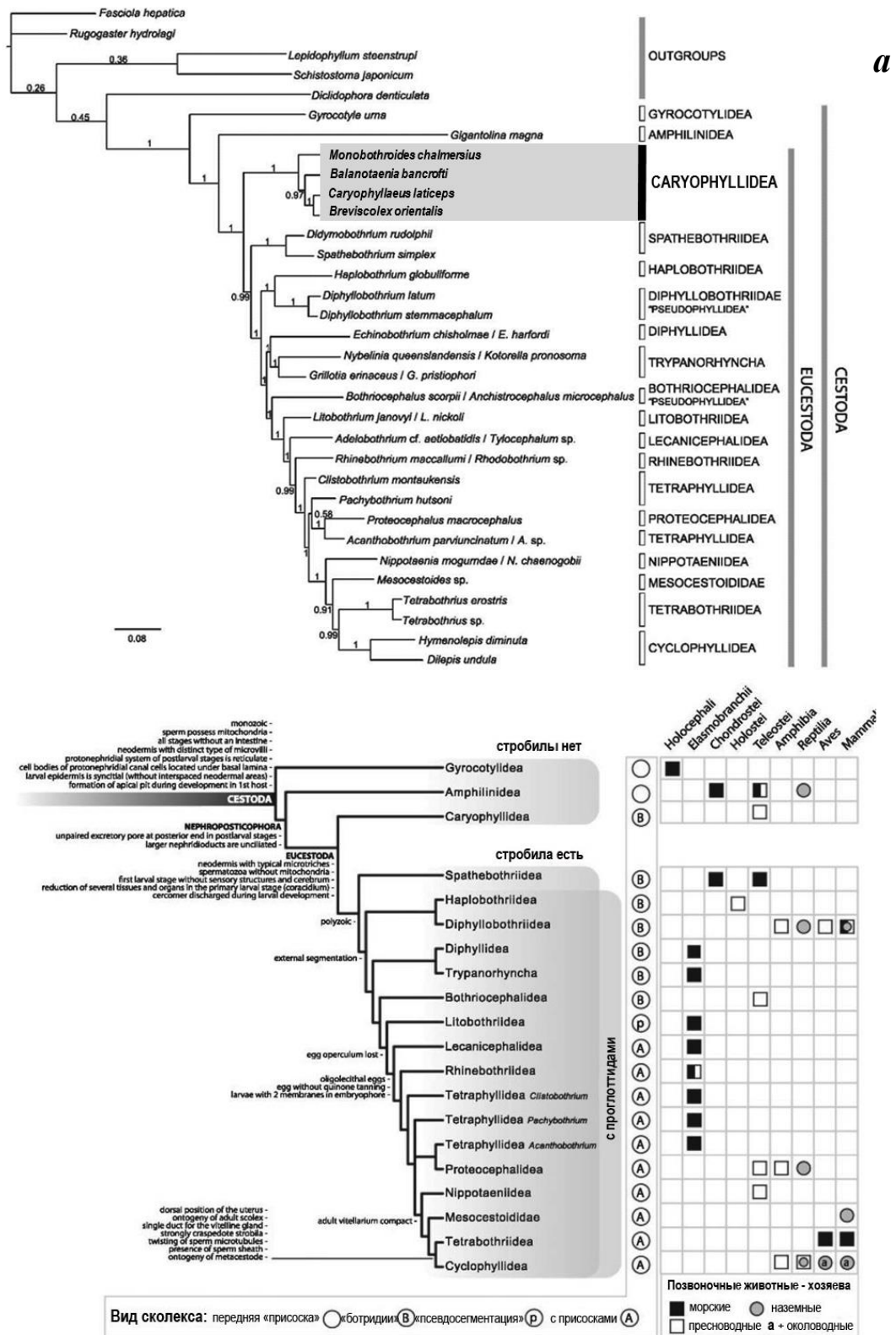


Рис. 43. Филогенетические связи Caryophyllidea в пределах Cestoda на основе молекулярно-генетического анализа mtAl1AA+Isr+ssrDNA (а) и стилизованная версия молекулярно-генетического древа с учетом морфологических и паразито-хозяйинных отношений по литературным данным (Hoberg et al., 1997; Xylander, 2001; Olson et al., 2001; Waeschenbacht et al., 2007) (б) (по Waeschenbacht et al., 2012).

Филогенетический анализ таксонов паразитических плоских червей (Platyhelminthes: Cestoda) с использованием малых (SSU) и больших (LSU) субъединиц рибосомной *rDNA*, а также морфологических признаков, показал, что монозоичные Caryophyllidea стоят в основе ступенчатой эволюции стробилиации и присасывательного прикрепительного аппарата в передней части у высших Eucestoda (Olson et al., 2001) (рис 42).

Анализ *mtDNA* и *rDNA* свидетельствуют, что Caryophyllidea является сестринской группой по отношению к Spathebothriidea и остальным Eucestoda. Эти данные также подтверждаются морфологическими признаками. Такая связь иллюстрирует ступенчатые эволюционные переходы от простых монозоичных метамерных солитеров к типичным полизоичным формам Eucestoda, имеющим внешнюю сегментацию (стробилиацию) (Waeschenbach et al., 2012) (рис 43).

Таким образом, как по данным молекулярно-генетического анализа, так и по комплексу морфологических признаков, Caryophyllidea входит в таксон Eucestoda, включающий всех ленточных червей с шестикрючными личинками онкосферами, независимо от монозоичной или полизоичной организации. А таксон Cestoda в целом включает Gyrocotylidea + Amphilinidea + Eucestoda (Olson et al., 2001).

6. СПИСОК ВИДОВ ГВОЗДИЧНИКОВ, УПОМЯНУТЫХ В УЧЕБНОМ ПОСОБИИ

Семейство Caryophyllaeidae Leuckart, 1878

- Archigetes sieboldi* Leuckart, 1878
Archigetes appendiculatus Mrazek, 1897
Archigetes limnodrili Yamaguti, 1934
Archigetes iowensis Calentine, 1962
Biacetabulum infrequens Hunter, 1927
Biacetabulum macrocephalum McCrae, 1962
Glaridacris laruei Lamont, 1921
Glaridacris confuses Hunter, 1930
Glaridacris catostomi Cooper, 1920
Glaridacris oligorchis Haderlie, 1953
Monobothrium wagneri Nybelin, 1922
Monobothrium ulmeri Calentine Mackiewicz, 1966
Hunterella nodulosa Mackiewicz and McCrae, 1962

Семейство Lytocestidae Hunter, 1927

- Atractolytocestus huronensis* Anthony, 1958
Atractolytocestus tenuicollis Li, 1964
Atractolytocestus sagittatus Kulakovskaya et Akhmerov, 1965
Bovienia indica Niyogi, Gupta and Agarwal, 1982
Bovienia raipurensis Satpute and Agarwal, 1980
Bothrioscolex rossittensis Szidat, 1937
Caryophyllaeus brachycollis Janiszewska, 1951
Caryophyllaeus fimbriceps Annenkova-Chlopina, 1919
Caryophyllaeus laticeps Pallas, 1781

Caryophyllaeides ergensi Scholz, 1990
Caryophyllaeides fennica Schneider, 1902
Djombangia penetrans Bovien, 1926
Khawia armeniaca Cholodkovsky, 1915
Khawia baltica Szidat, 1941
Khawia japonensis Yamaguti, 1934
Khawia parva Zmееv, 1936
Khawia rossittensis Szidat, 1937
Khawia saurogobii Xi, Oros et al., 2009
Khawia abbottinae Xi et al., 2013
Khawia sinensis Hsü, 1935
Lytocestus indicus Moghe, 1925
Lucknowia microcephala Bovien, 1926–
Markevitschia sagittata Kulakovskaya, Achmerov, 1965
Monobothrioides chalmersius Woodland, 1924
Paracaryophyllaeus gotoi (Motomura, 1927)
Paraglaridacris limnodrili (Yamaguti, 1934
Promonobothrium oklensis Mackiewicz, 1969
Wenyonia virilis Woodland, 1923

Семейство Capingentidae, Hunter, 1930

Breviscolex orientalis Kulakovskaya, 1962
Capingens singularis Hunter, 1927
Pseudocaryophyllaeus ritai Gupta and Singh, 1983
Pseudocaryophyllaeu tenuicollis Bovien, 1926.

ЛИТЕРАТУРА

Давыдов В.Г., Поддубная Л.Г. Функциональная морфология фронтальных и маточных желез у представителей цестод отряда Caryophyllidea // Паразитология.- 1988.-Т. 22.- № 6.- С. 449-456.

Давыдов В.Г., Поддубная Л.Г., Колесникова Г.А. Ультраструктура протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda:Caryophyllidea) // Паразитология.- 1994.- Т. 28, № 6.- С. 501—509.

Давыдов В.Г., Колесникова Г.А. Дифференцировка протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda:Caryophyllidea) // Биология внутренних вод: Информ. Бюлл. ИБВВ АН СССР.- 1992.- Т. 94.- С 55-61.

Демшин Н. И. О биологии *Khawia japonensis* (Caryophyllidea, Cestoda) - паразита амурского сазана // Паразитология.- 1978.- Т. 12.- № 6.- С. 433-496.

Демшин Н.И., Дворядкин В.А. Развитие *Markewitschia sagittata* (Cestoidea: Caryophyllidae) – паразита амурского сазана – во внешней среде и в промежуточном хозяине // Паразитология.- 1981.- Т 15.- Т 2.- С. 113-117.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Н.: Наука, 1975. - 372 с.

Кашин В. А. Микроморфология и адаптивное значение зародышевых оболочек яиц цестод подотряда Hymenolepidata (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология.- 1988.- Т. 22.- № 6.- С. 458-463.

Кашин В.А. Морфофункциональная дифференцировка внутренней оболочки яиц эуцестод // Паразитология.- 1991.- Т. 25.- №4.- С. 336-344.

Кулаковская О. П. Развитие гвоздичников (Caryophyllaeidae, Cestoda) в промежуточном хозяине // Зоологический журнал.- 1962.- Т. 41.- № 7.- С. 986-992.

Поддубная Л.Г., Давыдов В.Г., Куперман Б. И. Морфофункциональное изучение *Archigetes sieboldi* (Cestoda: Caryophyllidea) в связи с особенностями его жизненного цикла // ДАН СССР.- 1984.- Т. 276.- № 4.- С. 1010-1013.

Поддубная Л Г Ультратонкое строение некоторых кариофиллидных цестод: Автореферат дис. канд. биол. наук. - М.: МГУ, 1988. - 24с

Поддубная Л.Г. Особенности генезиса покровов процеркоидов кариофиллидных цестод// Паразитология.- 1995.- Т. 29.- № 1.- С. 13-18.

Поддубная Л.Г. Формирование микротрихий у кариофиллидных цестод // Паразитология.- 1996.- Т. 30.- № 2.- С. 126-131.

Поддубная Л Г Филогения и происхождение кариофиллидных цестод (Caryophyllidea) в связи с особенностями их ультраструктурной организации // Успехи современной биологии.- 2002.- Т. 122.- № 3. - С. 239-248.

Поддубная Л.Г. Полимеризация в связи с размерами монозоичных цестод (ультраструктурный анализ) // Зоологический журнал.- 2003.- Т. 82.- № 1.- С. 3-12.

Поддубная Л.Г. Ультраструктурная организация репродуктивных органов и протоков прогенетического вида *Archigetes sieboldi* (Cestoda:Caryophyllidea) // Зоологический журнал.- 2003.- Т. 82.- №. 9.- С. 1038-1050.

Протасова В.Н., Куперман Б.И., Ройтман В.А., Поддубная Л.Г. Кариофиллиды фауны СССР. – М.: Наука, 1990. - 238 с.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939.- 536 с.

Arafa S.Z. Light and electron microscopic study on vitellogenesis of the caryophyllidean cestode *Monobothrioides chalmersius* (Woodland, 1924) Hunter, 1930 (Lytocestidae) from the catfish *Clarias gariepinus* // Journal of Basic and Applied Zoology.- 2012.- V. 65.- P.125–132.

Ash A., Scholz T., Oros M., Kar P.K. Tapeworms (Cestoda: Caryophyllidea), Parasites of *Clarias batrachus* (Pisces: Siluriformes) in the Indomalayan region // Journal of Parasitology.- 2011.- V. 97.- № 3.- P. 435–459.

Barcak D., Oros M., Hanzelova V., Scholz T. Phenotypic plasticity in *Caryophyllaeus brachycollis* Janiszewska, 1953 (Cestoda: Caryophyllidea): does fish host play a role? // Systematic Parasitology.- 2014.- V. 88.- P.153–166.

Bazsalovicsová E., Králová-Hromadová I., Štefka J., Scholz T. Molecular characterization of *Atractolytocestus sagittatus* (Cestoda: Caryophyllidea), monozoic parasite of common carp, and its differentiation from the invasive species *Atractolytocestus huronensis* // Parasitology Research.- 2012.- V. 110.- P.1621–1629.

Beguín F. Etude au microscope électronique de la cuticule et de ses structures associées chez quelques cestodes. Essai d'histologie comparée // Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie.- 1966.- Bd 72.- S. 30-46.

Biserova N.M., Kutyrev I. A., Jensen K. GABA in the nervous system of the cestodes *Diphyllobothrium dendriticum* (Diphyllobothriidea) and *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea), with comparative analysis of muscle innervation // Journal of Parasitology.- 2014.- V. 100.- № 4.- P. 411–421.

Brabec J., Scholz T., Kralova-Hromadova I., Bazsalovicsova E., Olson P.D. Substitution saturation and nuclear paralogs of commonly employed phylogenetic markers in the Caryophyllidea, an unusual group of non-segmented tapeworms (Platyhelminthes) // International Journal for Parasitology.- 2012.- V. 42.- P. 259-267.

Brinkhurst R.O., Chubb J.C., Kennedy C.R. Occurrence of the genus *Archigetes* in Britain // Nature.- 1962.- V. 196.- P. 494-495.

Bruňanská M. Spermatological characters of the caryophyllidean cestode *Khawia sinensis* Hsü, 1935, a carp parasite // Parasitology Research.- 2009.- V. 105.- P. 1603–1610.

Bruňanská M., John S. Mackiewicz J. S., Młocicki D., Świdorski Z., Nebesářová J. Early intrauterine embryonic development in *Khawia sinensis* Hsü, 1935 (Cestoda, Caryophyllidea, Lytocestidae), an invasive tapeworm of carp (*Cyprinus carpio*): an ultrastructural study // Parasitology Research.- 2012.- V. 110.- P. 1009–1017.

Bruňanská M., Drobníková P., Mackiewicz J. S., Nebesářová J. Cytocomposition of the vitellarium in *Khawia sinensis* Hsü, 1935 (Cestoda, Caryophyllidea, Lytocestidae): another caryophyllidean species with lamellar bodies and lipids // Parasitology Research.- 2013.- V. 112.- P. 2703-2711

Calentine R. The life cycle of *Archigetes iowensis* (Cestoda: Caryophyllidea): Iowa State University of Science and Technology Ph.D. Zoology, 1963. – 103 p.

Calentine R. The life cycle of *Archigetes iowensis* (Cestoda: Caryophyllaeidae) // Journal of Parasitology.-1964.- V. 50.- P. 454-458.

Calentine R. The biology and taxonomy of *Biacetabulum* (Cestoda: Caryophyllaeidae) // Journal of Parasitology.-1965.- V. 51.- P. 243-248.

Calentine R. Larval development of four Caryophyllaeid cestodes // Proceedings of the Iowa Academy of Science (1965).- 1967.-72.- P. 418-424.

Calentine R., Mackiewicz J. S. *Monobothrium ulmeri* n. sp. (Cestoda: Caryophyllaeidae) from North American Catostomidae // Transactions of the American Microscopical Society.- 1966.- 85.- P. 516-520.

Chakravarty R., Tandon V. Caryophylliasis in the cat fish *Clarias batrachus* L.: Some histopathological observations // Proceedings of the Indian Academy of Science (Animal Sci.).- 1989.- V. 98.- N. 2.- P. 127-132.

Dutton H. R., Barger M. A. A new genus and species of Caryophyllaeid (Cestoda: Caryophyllidea) from spotted suckers, *Minytrema melanops* (Catostomidae) in the Big Thicket National Preserve, Texas, U.S.A // Comparative Parasitology. – 2014.- V. 81.- N. 1.- P. 23-26.

Ehler U. Phylogenetisches System der Plathelminthes // Verh Naturwiss Ver Hamburg (NF).- 1984.- 27.- P. 291-294.

Ehler U. Das Phylogenetisches System der Plathelminthes.- G. Fischer Verlag, Stuttgart - New-York,- 1985.- 314 p.

Gamil I. S. Ultrastructural studies of the spermatogenesis and spermiogenesis of the caryophyllidean cestode *Wenyonia virilis* (Woodland, 1923) // Parasitology Research.- 2008. - 103.- P. 777–785.

Gjurčević E., Beck A., Drašner K., Stanin D., Kužir S. Pathogenicity of *Atractolytocestus huronensis* (Cestoda) for cultured common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Veterinarski arhiv.- 2012.- 82.- P. 273-282.

Hafeezullah M. Caryophyllidean cestode fauna of India // Records of the Zoological Survey of India, Occasional Paper.- 1993.- No. 157.- 101 p.

Hanzelova V., Oros M., Barcak D., Miklisova D., Kirin D., Scholz T. Morphological polymorphism in tapeworms: redescription of *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) (Cestoda: Caryophyllidea) and characterisation of its morphotypes from different fish hosts // Systematic Parasitology.- 2015.- V. 90.- P. 177–190.

Hayunga E.G., Mackiewicz J.S. An electron microscope study of the tegument of *Hunterella nodulosa* (Cestoidea: Caryophyllidea) // International Journal for Parasitology.- 1975.- V. 5.- N. 3.- P. 309-319.

Hayunga E.G. The structure and function of the scolex glands of three caryophyllid tapeworms // Proceeding of the Helminthological Society of Washington.- 1979.- V. 46(2).- P. 171-179.

Hoberg E. P., Mariaux J., Justine J. L., Brooks D. R., Weekes P. J. Phylogeny of the orders of the Eucestoda (Cercomeromorphae) based on comparative morphology: historical perspectives and a new working hypothesis // Journal of Parasitology.- 1997.- V. 83.- P. 1128–1147.

Hoberg E. P., Gardner S. L., Campbell R. A. Systematics of the Eucestoda: Advances toward a new phylogenetic paradigm, and observations on the early diversification of tapeworms and vertebrates // *Systematic Parasitology*.- 1999.- V. 42.- P. 1–12.

Hunter G.W. Studies on the Caryophyllaeidae of North America.- Illinois Biological Monographs.- 1930.- V. 11. - 186 p.

Ibraheem M. H., Mackiewicz J. S. Scolex development, morphology and mode of attachment of *Wenyonia virilis* Woodland, 1923 (Cestoidea, Caryophyllidea) // *Acta Parasitologica*.- 2006.- V. 51.- N. 1.- P. 51–58.

Irshadullah M., Yesreel Mustafa. Histopathological changes in naturally-infected Chirruh snowtrout, *Schizothorax esocinus* (Heckel), with *Adenoscolex oreini* (Caryophyllidea: Capingentidae) // *Archives of Polish Fisheries*.- 2010.- V. 18.- P.179-182.

Kadam K. N., Dhole J. S. New Tapeworm *Lytocestus gariepinusae* n. sp. from a Freshwater Fish *Clarias gariepinus* at Makani Dam, Dist. Osmanabad, M.S. India // *Recent Research in Science and Technology*.- 2011.- 3(8).- P. 19-23.

Kazacos K., Mackiewicz J. S. Spermatogenesis in *Hunterella nodulosa* Mackiewicz and McCrae, 1962 (Cestoidea: Caryophyllidea) // *Zeitschrift für Parasitenkunde-parasitology Research*.- 1972.- V. 38.- P 21-31.

Kennedy C. R. The life-history of *Archigetes limnodrili* (Yamaguti) (Cestoda: Caryophyllaeidae) and its development in the invertebrate host // *Parasitology*.- 1965.- V. 55.- N. 3.- P. 427-437.

Kennedy C. R. The mode of hatching of the egg of the cestode *Archigetes hepatica* (Yamaguti) // *Parasitology*.- 1965.- V.- 55.- N. 4.- P. 18.

Kodedova I., Dolezel D., M. Brouckova M., Jirku M., Hypsa V., Lukes J., Scholz T. On the phylogenetic positions of the Caryophyllidea, Pseudophyllidea and Proteocephalidea (Eucestoda) inferred from 18S rRNA // *International Journal for Parasitology*.- 2000.- V. 30.- N. 10.- P. 1109-1113.

Kuperman B. I., Davydov V. G. The fine structure of frontal glands in adult cestodes // *International Journal for Parasitology*.- 1982.- V. 12.- N. 4.- P. 285-293.

Levron C., Miquel J., Oros M., Scholz T. Spermatozoa of tapeworms (Platyhelminthes, Eucestoda): advances in ultrastructural and phylogenetic studies // *Biological Reviews*.- 2010.- V. 85.- N. 3.- P. 523–543.

Linder C. M., Cole R. A., Hoffnagle T. L., Persons B., Choudhury A., Haro R., Sterner M. Parasites of fishes in the Colorado river and selected tributaries in Grand Canyon, Arizona // *Journal of Parasitology*.- 2012.- V. 98.- N. 1.- P. 117–127.

Löser E. Der Feinbau des Oogenotop bei Cestoden // *Zeitschrift für Parasitenkunde*.- 1965.- V. 25.- P. 413 – 458.

Lyngdoh R. D., Tandon V. Organization of nervous system in *Lytocestus indicus* (Cestoda: Caryophyllidea) // *Zoologischer Anzeiger*.- 1992.- V. 228.- N. 5-6.- P. 238-247.

Lyngdoh R. D., Tandon V. Nervous system in monozoic cestode, *Djombangia penetrans* (Caryophyllidea) as revealed by nonspecific esterases and cholinesterase activity // *Acta Parasitologica*.- 1994.- V. 39.- N. 2.- P. 82-87.

Lyngdoh R. D., Tandon V. Putative neurosecretory cells in the monozoic cestode, *Lytocestus indicus* (Caryophyllidea) // *Acta Parasitologica*.- 1998.- V. 43.- N. 2.- P. 216-220.

Mackiewicz J. S. Vitellogenesis and eggshell formation in *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas) and *Caryophyllaeides fennica* (Schneider) (Cestoidea :Caryophyllaeidea) // *Zeitschrift fur Parasitenkunde-parasitology Research*.- 1968.- V.30.- P. 18-32.

Mackiewicz J. S. Caryophyllidea (Cestoidea): a review // *Experimental Parasitology*.- 1972.- V. 31.- P. 417–512.

Mackiewicz J. S. Caryophyllidea (Cestoidea): Evolution and Classification // *Advances in Parasitology*.- 1981.- V. 19.- P. 139-206.

Mackiewicz J. S. Caryophyllidea (Cestoidea): perspectives // *Parasitology*.- 1982.- V. 84.-P. 397–417.

Młocicki D., Świdorski Z., Mackiewicz J. S, Ibraheem M. H. Ultrastructure of intrauterine eggs: evidence of early ovoviviparity in the caryophyllidean cestode *Wenyonia virilis* Woodland, 1923 // *Acta Parasitologica*.- 2010.- V. 55.- P. 349–358.

Molnar K., Majoros G., Csaba G., Szekely C. Pathology of *Atractolytocestus huronensis* Anthony, 1958 (Cestoda, Caryophyllaeidae) in Hungarian pond-farmed common carp // *Acta Parasitologica*.- 2003.- V. 48.- N. 3.- P. 222–228.

Morley N.J., Hoole D. Ultrastructural studies on the host-parasite interface between *Khawia sinensis* (Cestoda: Caryophyllidea) and carp *Cyprinus carpio* //. *Diseases of aquatic organisms*.- 1995.- V. 23.- P. 93-99.

Mrazek A. Über die Larvae von *Caryophyllaeus mutabilis* Rud. Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten // Erste Abteilung, Originale.- 1901.- V. 29.- P. 485—491.

Olson P. D., Littlewood D. T. J., Bray R. A., Mariaux J. Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*.- 2001.- V. 19.- P. 443–467.

Olson P. D., Poddubnaya L. G., Littlewood D. T. J., Scholz T. On the position of *Archigetes* and its bearing on the Early Evolution of the Tapeworms // *Journal of Parasitology*.- 2008.- V. 94.- N. 4.- P. 898–904.

Oros M., Hanzelová V., Scholz T. The cestode *Atractolytocestus huronensis* (Caryophyllidea) continues to spread in Europe: new data on the helminth parasite of the common carp // *Diseases of aquatic organisms*.- 2004.- V. 62.- P. 115–119.

Oros M., Hanzelova V. The morphology and systematic status of *Khawia rossittensis* (Szidat, 1937) and *K. parva* (Zmееv, 1936) (Cestoda: Caryophyllidea), parasites of cyprinid fishes // *Systematic Parasitology*.- 2007.- V. 68.- P. 129–136.

Oros M., Scholz T., Hanzelová V., Mackiewicz J. S. Scolex morphology of monozoiccestodes (Caryophyllidea) from the Palaearctic Region: a useful tool for species identification // *Folia Parasitologica*.- 2010.- V. 57.- N. 1.- P. 37–46.

Orosova M., Králová-Hromadová I., Bazsalovicsova E., Špakulová M. Karyotype, chromosomal characteristics of multiple rDNA clusters and intragenomic variability of ribosomal ITS2 in *Caryophyllaeide fennica* (Cestoda) // Parasitology International.- 2010.- V. 59.- P. 351–357.

Pallas P. S. Bemerkungen über die Bandwürmer in Menschen und Thieren // Neue nordische Beiträge zur physikalischen und geographischer Erd- und Volkerbaschreibung, Naturgeschichte und Oekonomie. St. Petersburg- Leipzig.- 1787.- Bd. 1.- S. 39-112.

Poddubnaya L.G., Mackiewicz J.S., Kuperman B.I. Ultrastructure of *Archigetes sieboldi* (Cestoda: Caryophyllidea): relationship between progenesis, development and evolution // Folia Parasitologica.- 2003.- V. 50.- P. 275–292.

Poddubnaya L.G., Xylander W. E. R., Gibson D. I. Ultrastructural characteristics of the protonephridial terminal organ and associated ducts of adult specimens of the Aspidogasrea, Digenea and Monogenea, with comments on the relationships between these groups // Systematic Parasitology.- 2012.- V. 82.- P. 89-104

Protasova E. N., Sokolov S. G., Kalmykov A. P., Zhokhov A. E. Taxonomic Status of Cestodes of the Genus *Paracaryophyllaeus* Kulakowskaja, 1961 (Caryophyllidea: Caryophyllaeidae) // Inland Water Biology.- 2014.- V. 7.- N. 3.- P. 230–239.

Richards K. S., Arme C. Observation on the microtriches and stages in their development and Emergens *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea: Cestoda) // International Journal for Parasitology.- 1981.- V. 11.- N. 11.- P. 369-378.

Richards K. S., Arme C. The ultrastructure of the scolex-neck syncytium, neck cells and frontal gland cells of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea: Cestoda) // Parasitology.- 1981.- V. 83.- N. 3.- P. 477—487.

Richards K. S., Arme C. Sensory receptors in the scolex-neck region of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea:Cestoda) // Journal of Parasitology.- 1982.- V. 68.- N. 3.- P. 416—423.

Rohde K. The evolution of protonephridia of the Platyhelminthes // Hydrobiologia.- 1991.- V. 227.- P. 315-321.

Scholz T. Early development of *Khawia sinensis* Hsü, 1935 (Cestoda: Caryophyllidea), a carp parasite // Folia Parasitologica.- 1991.- V. 38.- P. 133–142.

Scholz T., Shimazu T., Olson P. D., Nagasawa K. Caryophyllidean tapeworms (Platyhelminthes: Eucestoda) from freshwater fishes in Japan // Folia Parasitologica.- 2001.- V. 48.- P. 275-288.

Scholz T., Brabec J., Králová-Hromadová I., Oros M., Bazsalovicsova E., Ermolenko A., Hanzelová V. Revision of *Khawia* spp. (Cestoda: Caryophyllidea), parasites of cyprinid fish, including a key to their identification and molecular phylogeny // Folia Parasitologica.- 2011.- V. 58.- N. 3.- P. 197–223.

Scholz T., Oros M., Bazsalovicsova E., Brabec J., Waeschenbach A., Xi BW., Aydoğdu A., Besprozvannykh V., Shimazu T., Králová-Hromadová I., Littlewood DT. J. Molecular evidence of cryptic diversity in *Paracaryophyllaeus* (Cestoda: Caryophyllidea),

parasites of loaches (Cobitidae) in Eurasia, including description of *P. vladkae* n. sp. // Parasitology International.- 2014.- V. 63.- P. 841–850.

Scholz T., Oros M., Choudhury A., Brabec J., Waeschenbach A. New circumscription of freshwater fish parasites *Monobothrium diesing*, 1863 and *Promonobothrium mackiewicz*, 1968 (Cestoda: Caryophyllidea) using morphological and molecular evidence // Journal of Parasitology.- 2015.-V. 101.- N. 1.- P. 29–36.

Sekutowicz S. T. Untersuchungen zur Entwicklung und Biologie von *Caryophyllaeus laticeps* (Pall.) // Memoires de l'Academie Polonaise des Sciences et des Lettres, Serie B, Science Naturelles.- 1934.- N. 6.- P. 11-26.

Solunke R., Fadke S., Borde S., Jawale S. New species of the genus *Lytocestus* (Caryophyllidea Lytocestidae) from catfishin Latur dist. (M.S.) India // Trends in Parasitology Research (An International Peer-Reviewed Journal).- 2012.- V. 1.- N. 2.- P. 25-30.

Świdorski Z, Mackiewicz J. S. Electron microscope study of vitellogenesis in *Glaridacris catostomi* (Cestoidea: Caryophyllidea) // International Journal for Parasitology.- 1976.- V. 6.- P. 61–73.

Świdorski Z., Młocicki D., Mackiewicz J.S, Miquel J., Ibraheem M. H., Bruňanská M. Ultrastructure and cytochemistry of vitellogenesis in *Wenyonia virilis* Woodland, 1923 (Cestoda, Caryophyllidea) // Acta Parasitologica.- 2009.- V. 54.- P. 131–142.

Szidat L. Über einige neue Caryophyllaeiden aus ostpreussischen Fischen // Zeitschrift für Parasitenkunde.- 1937.- Bd. 9.- S. 771—786.

Upton S. J. Animal parasitology. Biology 625: Laboratory Manual. - Kansas State University, Manhattan. - Kansas. - 2005. - P. 23–29.

Will H. Anatomic von *Caryophyllaeus mutabilis* Rud. Ein Beitrag zur Kenntnis der Cestoden // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.- 1893.- V.- 56.- P. 1-39.

Waeschenbach A., Webster B. L., Bray R. A., Littlewood D. T. J. Added resolution among ordinal level relationships of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) with complete small and large subunit nuclear ribosomal RNA genes // Molecular Phylogenetics and Evolution.- 2007.- V. 45.- P. 311–325.

Waeschenbach A., Webster B. L., Littlewood D. T. J. Adding resolution to ordinal level relationships of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) with large fragments of mtDNA // Molecular Phylogenetics and Evolution.- 2012.- V.63.- P. 834–847

Wisniewski L. W. Das Genus *Archigetes* R. Leuck. Eine Studie zur Anatomie, Histogenese, Systematik und Biologie // Memoires de l'Academie Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des Sciences Mathematiques et Naturelles.- 1930.- Bd. 2.- S. 160.

Xi BW., Oros M., Wang GT., Scholz T., Xie J. *Khawia abbottinae* sp. n. (Cestoda: Caryophyllidea) from the Chinese false gudgeon *Abbottina rivularis* (Cyprinidae: Gobioninae) in China: morphological and molecular data // Folia Parasitologica.- 2013.- V. 60.- N. 2.- P. 141–148.

Xylander W. E. R. The Gyrocotylidea, Amphilinidea and the early evolution of the Cestoda //In: Littlewood, D. T. J., Bray, R. A. (Eds.), Interrelationships of the Platyhelminthes. Taylor & Francis, London.- 2001.- P. 103–111.

Yoneva A., Levron C., Oros M., Orosova M., Scholz T. Ultrastructure of spermiogenesis and mature spermatozoon of *Breviscolex orientalis* (Cestoda: Caryophyllidea) // *Parasitology Research* - 2011.- V. 108.- P. 997–1005.

Yoneva A., Levron C., Ash A., Scholz T. Spermatological characters of monozoic tapeworms (Cestoda: Caryophyllidea), including first data on a species from the Indomalayan catfish // *Journal of Parasitology*.- 2012.- V. 98.- N. 2.- P. 423–430.

Голубев Анатолий Иванович
Малютина Людмила Васильевна
Сабиров Рушан Мирзович

МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ГЕЛЬМИНТОВ

Часть 6

CARYOPHYLLIDEA

Учебное пособие

Подписано в печать 27.05.2016.
Бумага офсетная. Печать цифровая.
Формат 60x84 1/16. Гарнитура «Times New Roman». Усл. печ. л. 4,18.
Уч.-изд. л. 2,21. Тираж 100 экз. Заказ 266/5.

Отпечатано с готового оригинал-макета
в типографии Издательства Казанского университета

420008, г. Казань, ул. Профессора Нужина, 1/37
тел. (843) 233-73-59, 233-73-28