

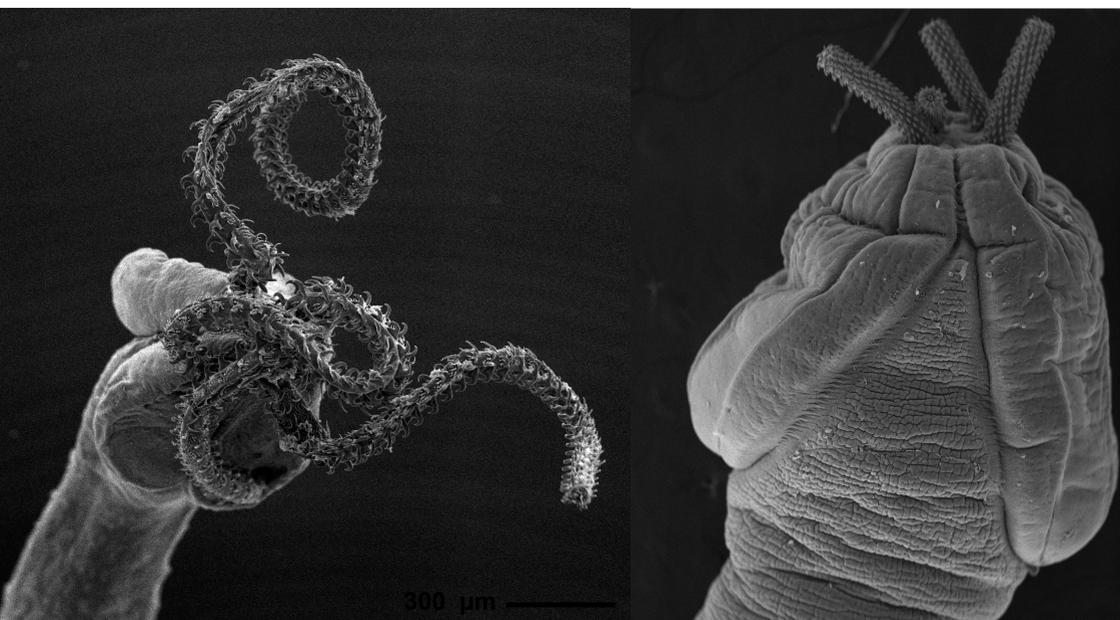


**Н.М. БИСЕРОВА**

**БИОЛОГИЯ, СТРОЕНИЕ, И СИСТЕМАТИКА**

**ТРИПАНОРИНХ  
(Cestoda: Trypanorhyncha)**

Учебное пособие



**КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

**Н.М. БИСЕРОВА**

**БИОЛОГИЯ, СТРОЕНИЕ И СИСТЕМАТИКА  
ТРИПАНОРИНХ  
(Cestoda: Trypanorhyncha)**

**Учебное пособие**



**КАЗАНЬ**

**2024**

УДК 592(075.8)

ББК 28.66я73

Б65

*Печатается по рекомендации учебно-методической комиссии  
Института фундаментальной медицины и биологии  
Казанского (Приволжского) федерального университета,  
кафедры зоологии и общей биологии  
Института фундаментальной медицины и биологии  
Казанского (Приволжского) федерального университета*

**Рецензенты:**

кандидат биологических наук **И.И. Гордеев**;  
кандидат биологических наук **А.О. Борисанова**

**Бисерова Н.М.**

**Б65 Биология, строение и систематика трипаноринх (Cestoda: Trypanorhyncha):** учебное пособие / Н.М. Бисерова. – Казань: Издательство Казанского университета, 2024. – 110 с.

**ISBN 978-5-00130-818-8**

Учебное пособие содержит современные сведения о ленточных червях, из отряда Trypanorhyncha, широко распространенных в мировом океане, но слабо изученных паразитов акул, скатов и костистых рыб. Пособие содержит обзор биологии и жизненных циклов трипаноринх, современные представления о личиночных стадиях, тонкой морфологии различных систем органов, а также историю изучения и систематическое положение трипаноринх в классе цестод. Важный раздел пособия посвящен подробному описанию тонкого строения нервной системы трипаноринх, морфофункциональным связям в строении мозга и хоботкового аппарата, отличающих данный отряд ленточных червей.

Предназначено для студентов, магистров, аспирантов и преподавателей биологических специальностей, исследователей в области зоологии, морфологии и систематики беспозвоночных.

**УДК 592(075.8)**

**ББК 28.66я73**

**ISBN 978-5-00130-818-8**

© Бисерова Н.М., 2024

© Издательство Казанского университета, 2024

## Введение

Ленточные черви (Platyhelminthes: Cestoda) являются облигатными эндопаразитами позвоночных животных, которые обладают широким диапазоном форм тела и спектром хозяев. Проведенные исследования свидетельствуют о том, что существующие группы цестод развивались как паразиты рыб и впоследствии перешли к паразитированию на других позвоночных (Hoberg et al., 1999). Наибольшего разнообразия достигли цестоды отряда Cyclophyllidea, окончательными хозяевами которых служат птицы и млекопитающие, или тетраподы (Khalil et al., 1994).

Цестоды, так же как и остальные представители Platyhelminthes, обладают исключительным филогенетическим значением как примитивные двустороннесимметричные животные. Билатеральная симметрия развивается в совокупности с повышенной мобильностью организма, идет пролиферация нервной и мышечной систем, впоследствии наступает цефализация и формирование мозга (Halton, Gustaffson, 1996). Цестоды, несмотря на паразитический образ жизни, сохраняют признаки билатеральной симметрии во внешнем и внутреннем строении: например, в наличии дорзальных и вентральных выделительных сосудов и в положении маточных отверстий. Высокая степень разнообразия в строении, наблюдаемая у ленточных червей, отражает значительную универсальность в природе и морфологии нервной системы и связанных с ней структур.

Трипаноринхи занимают особое положение в классе цестод, выделяясь мощно развитым высоко специализированным прикрепительным аппаратом особого типа. Для цестод тип прикрепительного аппарата является важнейшим фактором, развитие и специализация которого определило направление отдельных групп этого класса. Трипаноринхи представляют собой единственную в классе цестод группу, у которой развилось 4 длинных очень подвижных вворачивающихся хоботка.

Отряд *Typanorhyncha* (Diesing, 1863) включает в себя представителей распространенной и легко узнаваемой группы морских гельминтов. Являясь широко распространенной группой в морских водоемах различной глубины и солености, наибольшее разнообразие *Typanorhyncha* достигается в прибрежных тропических водах Индо-австралийского региона (Palm et al., 2009). Они обладают четырьмя вооруженными хоботками, способными к инвагинации внутрь сколекса; личиночные формы обитают в беспозвоночных, например, ракообразных. Большинство взрослых форм являются исключительно кишечными паразитами класса *Elasmobranchii*. Трипаноринхи не паразитируют на людях, за исключением отдельных случайных инвазий (Heinz, 1954; Kikuchi et al., 1981; Fripp, Mason, 1983). В инкапсулированном виде плероцеркоиды трипаноринх способны закупорить сосуды, вызвать некроз тканей и спровоцировать летальный исход хозяина (Palm, 2004). Стоит отметить, что трипаноринхи не приносят существенного вреда для промышленного рыболовства, но способны повредить товарный вид промысловых рыб и кальмаров.

Цестоды рода *Grillotia* Guiart, 1927, в свою очередь, являются достаточно распространенной группой Трипаноринха, в личиночной и во взрослой стадиях. Род является космополитным; описаны находки с морских акваторий по всему миру. Несмотря на относительно детальные работы, посвященные общей и тонкой морфологии трипаноринх, в частности рода *Grillotia* (Dollfus, 1942; Palm, 2004), и широкое распространение рода, его характеристика остается слабо определенной. Типовым видом рода выделили *Grillotia erinaceus* van Beneden 1858 (Campbell, Beveridge, 1994) для упорядочивания широкого набора характеристик, приписываемых представителям рода. На сегодняшний день *Grillotia erinaceus* является “видом-комплексом”, под описание которого подходят многие виды рода *Grillotia*, найденные у различных хозяев в различных акваториях.

Широкая распространенность и относительно хорошая изученность вида *Grillotia erinaceus* делает его удобным в качестве модельного объекта. Ранее были сделаны попытки изучения физиологии мышечного аппарата *G. erinaceus* (Ward et al., 1986), выявления нейроактивных субстанций в нервной системе плероцеркоида (Halton et al., 1994), описаны особенности ультраструктуры тегумента (Бисерова, 1987), нервных и глиальных клеток (Бисерова, 2008). В то же время, в литературе совершенно недостаточно данных о тонком строении хоботкового аппарата *G. erinaceus*, обладающего разными по структуре и происхождению составными элементами. Микроскопическая реконструкция сложного прикрепительного аппарата является важным этапом

изучения паразито-хозяйинных отношений в системе трипаноринхискаты.

## **Часть 1. Краткая история изучения отряда**

Трипаноринхи довольно рано появляются в истории паразитологических исследований поскольку широко распространены в морских и океанических рыбах. Самое первое описание трипаноринх было произведено ещё в конце XVII века (Redi, 1684): был впервые описан вид, который сейчас известен как *Echinorhynchus argentineae* Gmelin, 1790. Наличие 4-х вворачивающихся хоботков, вооруженных крючьями у личинок в промежуточных хозяевах помогает соотносить взрослых особей с их личиночными формами в разных хозяевах. Однако даже это не могло сильно ускорить темпы исследований, многие из видов были известны исключительно на личиночных стадиях, так как они чаще встречаются в промысловых рыбах. До сих пор наибольшие пробелы наблюдаются в сведениях о видах, паразитирующих в глубоководных пластиножаберных. Таким образом, трипаноринхи как отряд стали выделять лишь в 1809 году (Rudolphi, 1809) по наличию у них четырёх втягивающихся хоботков. Первое описание взрослого червя (*Bothriocephalus corollarius*) датируется 1810 годом. В дальнейшем классификация претерпевала многочисленные изменения и модификации, но до 1889 года важнейшими признаками классификации трипаноринх оставались наличие/отсутствие бластоцисты у личиночной стадии, количество

и расположение ботрий, наличие на них ботриальных ямок, а также одинарный или двойной набор половых комплексов.

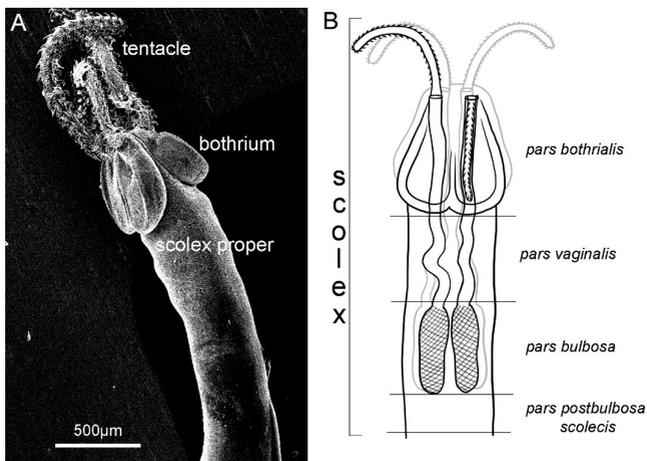
Следующим важным шагом стало введение новой терминологии в морфологию сколекса (Pintner, 1913). В строении сколекса стали выделять 4 главные части: *pars bothriialis* – область ботрий, *pars vaginalis* – область влагалищ хоботков, *pars bulbosa* – область мышечных бульбусов хоботков, *pars postbulbosa* – область сколекса за бульбусами. При описании видов стали учитывать форму бульбусов и гистологию хоботкового ретрактора, а также способ высвобождения яиц из зрелых члеников стробилы. (Pintner, 1913).

В 1942 году Dollfus ввёл в обиход новую терминологию паттернов вооружения хоботков (Dollfus, 1942). Он идентифицировал различные поверхности хоботков, разделил их на ботриальную, антиботриальную, внутреннюю и внешнюю, а также определил различные типы вооружения. Предложенная им классификация включала 2 подотряда (Athesa и Thesaphora) с гомоакантным или гетероакантным/пойкилоакантным типами вооружения соответственно. К 1986 году самое полное на тот момент описание трипаноринх, включавшее все известные на тот момент виды, было представлено в «Handbook of Tapeworm Identification» (Schmidt, 1986).

Принципиально новая систематика сложилась после 1987 года, когда Beveridge и Campbell, описав множество новых видов, пересмотрели и исправили классификацию Дольфуса. Новая классификация включала 46 родов, 19 семейств и 4 надсемейства (Campbell, Beveridge, 1994). По результатам анализа расположения

крючьев на хоботках были выведены двухмерные схемы – паттерны. Таким образом, у гомоакантных видов все крючья не отличаются по форме и располагаются ровными рядами по спирали, такие хоботки обладают радиальной симметрией. В случае наличия каких-либо различий в форме крючьев (гетероморфные крючья) симметрия хоботков становится зеркальной, а паттерны представляют собой изображение половин рядов крючьев. Подобным образом были выделены надсемейства *Homeoacanthoidea* и *Poecilacanthoidea* с гомоакантным вооружением и *Heteracanthoidea* и *Otobothrioidea* с гетероакантным вооружением. Для описания вида учитывалось не только расположение крючьев, но и прочие важные морфологические признаки, например, морфология матки и анатомия члеников.

Palm (1995) более детально рассмотрел прикрепительный аппарат и предположил, что его строение может быть конвергентным у не очень близких видов, обитающих в сходных условиях. Например, у трипаноринх, прикрепляющихся к толстой стенке желудка, хоботки будут короткие и толстые, а у обитающих в кишечнике – тонкие и длинные, адаптированные к тонкой стенке. Таким образом, в альтернативной классификации были выделены 3 надсемейства (*Otobothrioidea*, *Tentacularioidea*, *Eutetrarhynchoidea*) на основании наличия ямок на ботриях и наличия или отсутствия пребульбарных органов.



### **Строение сколекса трипаноринх**

На рисунке показаны вооруженные крючьями хоботки (*tentacle*), вывернутые наружу, парные ботрии (*bothrium*), расположенны дорзально и вентрально, основание, или ножка сколекса (*scolex proper*), а также название частей сколекса трипаноринх по современной классификации: *pars bothrialis* – апикальная часть с ботриями, *pars vaginalis* – часть сколекса, в которой расположены влагалища хоботков, *pars bulbosa* *pars* – область расположения мускульных бульбусов, *postbulbosa scolecis* – задняя часть сколекса перед началом шейки и стробилы.

В конце 20 века накопилось много новых данных, позволяющих привести трипаноринх к единой описательной базе. К 2004 году были выделены 5 надсемейств (Tentacularioidea, Gymnorhynchoidea, Lacistirhynchoidea, Obothrioidea, Eutetrarhynchoidea) (Palm, 2004). В 2009 году был проведён филогенетический анализ на основе данных молекулярной генетики и построено дерево, подтверждающее предложенную ранее классификацию (Palm et al., 2009). В дальнейшем, эти результаты подтвердило исследование 2010 года, посвящённое совместной эволюции трипаноринх и их окончательных хозяев, пластиножаберных рыб (Olson et al., 2010). Были выделены две ветви: Трупанобатоиды (Eutetrarhynchoidea + Tentacularioidea) – трипаноринхи, преимущественно приуроченные к скатам, и Трупаноселачоиды (Gymnorhynchoidea + Lacistirhynchoidea + Obothrioidea) – трипаноринхи, преимущественно приуроченные к акулам. Однако, эта приуроченность не означает строгого разделения по месту обитания: в случае пересечения экологических ниш хозяев, трипаноринхи могут переходить к хозяину из другой филогенетической ветви пластиножаберных. Так, например, представители рода *Nybelinia* могут паразитировать как в скатах, например *N. aequidentata* (скаты-хвостоколы *Dasyatis akajei* и *Himantura walga*), так и в акулах, как *N. surmenicola* (лососёвая акула *Lamna ditropis*) (Palm, 2004).

Молекулярно-генетический анализ таксонов внутри класса Cestoda показал, что отряд Трупаноринхи является сестринским к отряду Дифиллиды (Waeschenbach, Littlewood, 2017), а внутри

подразделяется на 4 надсемейства: Eutetrarhynchoidea, Tentacularioidea, Gymnorhynchoidea и Lacistorhynchoidea (Otobothriidae объединили с последними) (Beveridge et al., 2017).

Цестоды рода *Grillotia* Guiart, 1927, относятся к Lacistorhynchoidea и являются достаточно распространенной группой Трипаноринча, как в личиночной, так и во взрослой стадиях. Род является космополитным; описаны находки с морских акваторий по всему миру. Несмотря на относительно детальные работы, посвященные общей и тонкой морфологии трипаноринх, в частности рода *Grillotia* (Dollfus, 1942; Palm, 2004), и широкое распространение рода, его характеристика остается слабо определенной. Типовым видом рода выделили *Grillotia erinaceus* van Beneden 1858 (Campbell, Beveridge, 1994) для упорядочивания широкого набора характеристик, приписываемых представителям рода. На сегодняшний день *Grillotia erinaceus* является “видом-комплексом”, под описание которого подходят многие виды рода *Grillotia*, найденные у различных хозяев в различных акваториях.

Первые особи, определенные как *G.erinaceus*, были получены из скатов рода *Raja* (Linnaeus) у берегов Бельгии. В дальнейшем *G.erinaceus* был обнаружен и описан в различных видах скатов побережий северной Атлантики (Dollfus, 1942). В Черном море *G.erinaceus* впервые был обнаружен у ската *Raya clavata* (Borsea, 1934), однако тогда вид был отнесен к *Rhynchobothrius erinaceus*. Позднее вид был найден у того же вида ската в акватории Карадага и определен как *Tetrarhynchobothrium erinaceus*

(Погорельцева, 1960). Dollfus (1969) провел сбор цестод от скатов Средиземного моря *Raja oxyrinchus Linnaeus* и *R. clavata Linnaeus* и дал описание *Grillotia pseuderinaceus* и *G. recurvispinis*. В дальнейшем было предложено считать данные номенклатурных названий синонимами *G.erinaceus* (Palm, 2004). Широкое распространение вида создает сложности для определения систематического положения, что делает его комплексным видом (Beveridge, Campbell, 1999), с рядом синонимов, также в работах используется *Grillotia erinaceus complex* при идентификации цестод со сборов

*Nybelinia surmenicola* принадлежит надсемейству Tentacularioidea. Это надсемейство относится к кладе Трупанобатоида – эволюционной линии, первоначально приуроченной к скатам как к окончательным хозяевам. Однако, в случае этого вида единственным зафиксированным хозяином служит лососёвая акула *Lamna ditropis*.

Представители семейства Tentaculariidae имеют компактный краспедотный сколекс (имеющий на заднем конце сколекса складку - вельюм), область ботрий (*pars bothriialis*) сильно сближена с областью мышечных бульбусов хоботков (*pars bulbosa*), а область влагалищ хоботков (*pars vaginalis*) короткая (Palm, 2004).

Ботрии четыре, они лежат парами на дорсальной и вентральной сторонах сколекса. Края не утолщённые, чаще всего треугольной формы (исключения – рода *Tentacularia*, *Kotorella* и *Kotorelliella*, у них ботрии удлинённые). Края ботрий обычно срastaются с ножкой сколекса (исключения – рода *Kotorella* и *Kotorelliella*: у них задний и латеральный

край не сливаются с ножкой сколекса, а свободно приподнимаются). Ботриальные ямки отсутствуют. Бульбусы хоботков короткие, пребульбулярные органы и железистые клетки внутри бульбусов тоже отсутствуют.

Членики стробилы квадратные или широкие, могут иметь или не иметь вельюм. Механизм высвобождения яиц исключительно анаполизический – членики остаются прикрепленными к стробиле. Сведения о внутренней ультраструктуре такие же отрывочные, как и для всего отряда. Например, до сих пор неизвестно строение стробилы единственного представителя рода *Kotorelliella* (*Kotorelliella jonesi*), вид был описан исключительно по плероцеркоидам (Palm, Beveridge, 2002).

Половая система представителей семейства Tentaculariidae отличается отсутствием семенных пузырьков и вооружения цирруса. Многочисленные семенники могут быть расположены либо в один (у рода *Tentacularia*), либо в несколько рядов (у некоторых представителей рода *Nybelinia*). Ещё одна характерная особенность: X-образная формы яичника и U-образная форма матки на поперечном срезе членика стробилы. Генитальная пора может располагаться экваториально или преэкваториально. Сумка цирруса латеральная, но открывается нерегулярно. Половое отверстие у большинства родов располагается вентросубмаргинально. Маточная пора отмечена у рода *Tentacularia*, но может отсутствовать у некоторых видов *Nybelinia* и *Heteronybelinia* (Palm, 2004). Для родов *Tentacularia* и *Nybelinia* выявлено присутствие на дорсальной поверхности экскреторной поры, которая ведёт в пузырёк, вбирающий в себя отходящие от экскреторных сосудов канальцы (Куперман, 1988).

Жизненный цикл представителей семейства Tentaculariidae включает четырёх и более хозяев. Яйца не имеют крышечки. Стадии

корацидия тоже нет: первый промежуточный хозяин, в котором будет развиваться процеркоид, заглатывает само яйцо. Чаще всего в качестве первого промежуточного хозяина выступают копеподы. Второй промежуточный хозяин – мелкие стайные рыбы или ракообразные, часто представители отряда Euphausiacea. Так, род *Euphausia* описан как один из промежуточных хозяев для *Nybelinia surmenicola* (González-Solís et al., 2013; Shimazu, 1999). В жизненном цикле встречаются паратенические хозяева, в их качестве может выступать более крупная рыба или головоногие моллюски, как у родов *Tentacularia* и *Nybelinia*. Плероцеркоиды *Nybelinia surmenicola* регулярно обнаруживаются в мантийной полости тихоокеанского кальмара *Todarodea pacificus* (Hyeon-Cheol Kim et al., 2015).

Для надсемейства Tentacularioidea характерен плероцеркоид с наружным сколексом и без бластоцисты, что отличает его от плероцеркоидов других надсемейств, у которых он ввёрнутый. Возможно, отсутствие бластоцисты – это следствие того, что виды этого семейства созревают ещё в желудке хозяина, а не в кишечнике. Более того, некоторые особи, например, представители рода *Nybelinia*, способны обитать не только в спиральном клапане, но и в конечном отделе желудка акул.

## Часть 2. Биология и жизненные циклы трипаноринх

Отряд Трупаноринха (Platyhelminthes: Cestoda) включает в себя паразитических червей, взрослые стадии которых обитают в спиральном клапане и пилорических придатках хрящевых рыб Elasmobranchia. Каждый представитель отряда Трупаноринха сменяет, по крайней мере, трех разных хозяев в течение жизненного цикла (Dollfus, 1942; Mattis, 1986). Паразитирование в единственном виде хозяина в каждой из трех стадий жизненного цикла – это редкость для представителей отряда. Большинство трипаноринх паразитируют в нескольких хозяевах на каждом этапе своего цикла, что подразумевает наличие низкой специфичности паразита к хозяину (Palm, Caira, 2007). Жизненный цикл может включать не только промежуточных хозяев, но и так называемых паратенических (транспортных) хозяев, которыми обычно выступают крупные рыбы или головоногие моллюски.

Впервые жизненный цикл трипаноринх был исследован на примере вида *Grillotia erinaceus* (Ruszkowski, 1934). Взрослые черви обитают в спиральном клапане скатов *Raja*. Проглоттиды, заполненные яйцами, выходят из кишечника во внешнюю среду, яйца выбрасываются в воду. Яйца развиваются в морской воде от 1 до 3 недель. Из яиц выходят ресничные личинки корацидии, который могут свободно плавать 2-3 дня. Корацидии поедаются копеподами, в которых развиваются процеркоиды. Зараженных копепод поглощают костистые рыбы, в которых формируются

личинки с бластоцистой. Цикл завершается, когда зараженную рыбу поедает окончательный хозяин - скат.

Стадии жизненного цикла трипаноринх включают:

1. Яйцо, овальное с крышечкой или без крышечки
2. Корацидий с ресничной оболочкой для свободного плавания; содержит внутри онкосферу (гексакант, или шестикрючный зародыш)
3. Процеркоид, первая паразитическая личиночная стадия, паразитирует в копеподах или других артроподах.
4. Плероцеркоид, вторая паразитическая личиночная стадия, паразитирует в рыбах и моллюсках.
5. Взрослая половозрелая форма ленточного червя, паразитирующая в кишечнике акул и скатов.

У большинства плероцеркоидов трипаноринх имеется церкомер. Также, выделялись два различных типа стадий: с бластоцистой и без.

Обычно стробила созревает и производит яйца в просвете спирального клапана окончательного хозяина. Членики могут отделяться от стробилы и дозревать самостоятельно в кишечнике или оставаться прикреплёнными. В любом случае, изначально яйца находятся в матке, а затем вымётываются в воду либо через половое отверстие - маточную пору, либо через разрыв в стенке членика. Сразу после контакта с морской водой возобновляется развитие гексаканта в яйце, остановившееся после нескольких первых делений в матке, гексакант способен заразить первого

промежуточного хозяина уже через 5-8 дней. Выделяют два принципиально различных пути развития в зависимости от структуры яйцевых оболочек.

1). Если яйцо овальное с крышечкой, то из него выходит корацидий – гексакант, окружённый ресничной оболочкой. Он поедается копеподой – первым промежуточным хозяином, избавляется от ресничной оболочки, проникает через стенку кишечника в гемоцель, где и становится процеркоидом. Далее, копеподу поедает более крупное беспозвоночное или рыба, которые становятся вторым промежуточным хозяином. В них процеркоид становится плероцеркоидом, которому будет потом суждено заразить окончательного хозяина или сначала паратенического.

2). Если у яйца нет крышечки, то копепода съест не корацидий, а само яйцо с гексакантом внутри. Часто яйцевая оболочка имеет разнообразные выросты и филаменты, чтобы удерживаться на определённом уровне в толще воды. Процеркоид при этом пути развития будет обладать более развитым хоботковым аппаратом ещё в гемоцеле первого промежуточного хозяина. Вторым промежуточным хозяином – часто это высшие ракообразные или костистые рыбы. Окончательными хозяевами чаще всего выступают скаты, однако есть случаи паразитирования в акулах, поедающих ракообразных.

Таким образом, жизненные циклы могут содержать различное количество хозяев, что даёт возможность более гибко распределиться на трофических уровнях. Число необходимых промежуточных хозяев может варьировать между различными

видами в зависимости от их экологических нужд. Виды со схожими паттернами жизненного цикла часто обитают в тех же группах хозяев или в тех же условиях.

Предполагалось, что специфичность трипаноринх к хозяину зависит от их таксономической группы, однако результаты исследования специфичности к определённому хозяину у взрослых особей и личинок трипаноринх показали, что специфичность к хозяину на разных стадиях сильно варьирует у разных видов. В целом, специфичность взрослых особей в большинстве случаев аналогична или выше, чем у плероцеркоидов, последней личиночной стадии. Таким образом, выделяют виды с высокой специфичностью (ойоксенные) и с широким спектром хозяев (эвриксенные). Так, взрослые особи *Tentacularia coryphaenae* были выделены из 11 окончательных хозяев, среди которых преобладает большая белая акула, тогда как плероцеркоиды выделены из более чем 60 видов костистых рыб в качестве промежуточных хозяев.

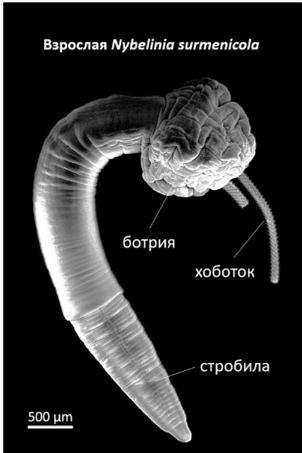


Схема жизненного цикла представителей сем-ва Tentaculariidae (по Palm, 2004).

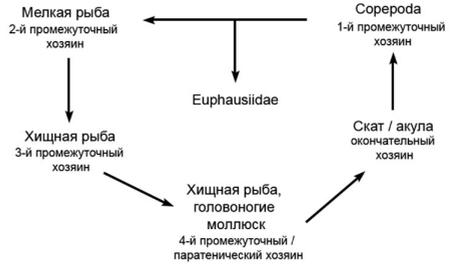


Схема жизненного цикла *Nybelinia surmenicola*

Жизненный цикл *Nybelinia surmenicola* (Tentaculariidae,  
Трупанобатоида)

*Nybelinia surmenicola* – наиболее изученная на данный момент цестода, заражающая эуфаузиид. У этого вида полностью задокументирован жизненный цикл (Shimazu, 1975b). Обычно личинки заражают гемоцель и геатопанкреас эуфаузиид (Shimazu, 1999), но иногда встречаются и в мускулатуре абдомене. Ранее предполагалось, что эуфаузииды выступают в качестве второго промежуточного хозяина и заражаются при поедании заражённых копепод, однако в таком случае существует риск, что при поедании повредится сам процеркоид. Альтернативное предположение заключается в том, что эуфаузииды могут поедать само яйцо. Из яйца вылупляется онкосфера, которая мигрирует в гепатопанкреас и там развивается в процеркоид, а затем и в плероцеркоид. Кальмары и костистые рыбы заражаются плероцеркоидами при употреблении эуфаузиид, инфицированных полностью развитыми плероцеркоидами (Shimazu, 1975b).

Плероцеркоиды *Nybelinia surmenicola* паразитируют более чем в 100 видах костистых рыб, включая некоторые промысловые виды, например, минтай *Theragra chalcogramma* (Бессонова, 2011), а так же в головоногих моллюсках, например, в тихоокеанском кальмаре *Todarodes pacificus* (Hyeon-Cheol Kim et al., 2015). Взрослая стадия паразитирует исключительно в лососёвой акуле *Lamna ditropis* (Palm, 2004).

### Часть 3. Анатомическое строение трипаноринх

Как у всех цестод, на переднем конце тела трипаноринх находится прикрепительный аппарат. Передний конец отчетливо выделен в сколекс, несущий 4 вворачивающихся хоботка и парные ботрии. За сколексом располагается зона пролиферации, или роста, обычно называемая шейкой, которая в процессе роста формирует стробилу, состоящую из нескольких проглоттид, или члеников.

Согласно классической терминологии (Pinther, 1913) сколекс трипаноринх подразделяется на 4 основные области: *pars bothriialis* – область ботрий, *pars vaginalis* – область хоботковых влагалищ, *pars bulbosa* – область мускульных бульбусов хоботков, *pars postbulbosa* – область сколекса после бульбусов. Соотношение областей может значительно различаться у различных трипаноринх, однако можно выделить две основных общих формы: трипаноринхи с длинной ножкой сколекса, длинными влагалищами хоботков, но маленькими ботриями, либо трипаноринхи с короткой ножкой и увеличенными ботриями.

Ботрии это разросшиеся складки стенки тела, расположены на сколексе дорзо-вентрально; часть прикрепительного аппарата трипаноринх. Они выполняют функцию кратковременного прикрепления к субстрату, служат для активного передвижения за счёт закоривания поверхностных структур – микротрихий, а также способны нарушать целостность кишечных микроворсинок, что облегчает проникновение хоботков в стенку кишечника хозяина (Давыдов, Бисерова, 1985). Их активное участие в локомоции

подтверждено для нескольких видов, например, для плероцеркоидов *Tentacularia coryphaenae* и *Nybelinia surmenicola*.

Ботрии трипаноринх представляют собой вырост, подвижную складку тела, мускулатура которого опирается на базальную пластинку, подстилающую тегумент. В отличие от присосок и ботридий, мускулатура ботрий не имеет собственной базальной пластинки, которая отделяет их от центральной паренхимы сколекса. Ботрии могут отличаться по форме и размеру у разных видов трипаноринх, они могут быть сидячими, либо могут отчётливо иметь стебелёк и возвышаться над ножкой сколекса.

Трипаноринхи могут иметь 2 или 4 ботрии (в зависимости от систематического положения), существуют также промежуточные варианты. Эти два типа формируются разными путями: либо при потере двух из четырёх ботрий, либо при разделении двух первичных ботрий на четыре (например, род *Trimacracanthus*). Исходной формой сколекса в филогении считается бифоссатный тип с 2 ботриями, а продвинутой – тетрафоссатный с 4 ботриями (Palm, 2004). Ботрии располагаются на вентральной и дорсальной сторонах тела.

Стробилы взрослых трипаноринх отличаются у разных видов по размерам и количеству проглоттид: есть представители с длинной стробилой, достигающей 1 м в длину, есть более мелкие черви, 1-2 мм в длину, стробила которых включает несколько члеников. И сколекс, и сами членики могут иметь своеобразную складку на своём заднем конце – велюм. В случае его наличия членики и сколекс называются краспедотными, а без него –

акраспедотными. Велюм сколекса покрывает начало стробилы, а велюм члеников частично покрывает следующий за ним членик. У некоторых видов на заднем конце стробилы также имеется пигидий (Palm, 2004).

Внутренняя организация проглоттид несёт большое количество морфологических особенностей, отличающих трипаноринх от прочих отрядов цестод. Паренхиму проглоттид можно разделить на кортекс и медуллярную зону. Таким образом, кортикальный слой простирается от базальной мембраны тегумента до внутренних слоёв продольной мускулатуры, а медуллярный слой занимает центральное место и ограничен этой продольной мускулатурой. В области медуллярной паренхимы располагается половая система, за исключением желточников, которые образуют рукава, окружающие по периметру медуллярную зону. Семенники расположены позади яичников, сумка цирруса и матка приурочены к дорсальной стороне членика, а влагалище – на вентральной стороне. Циррус часто вооружён игловидными шипиками. Матка необычной формы, она образует многолепестковую структуру, Х-образную в поперечном сечении. Некоторые виды имеют маточную пору. Генитальная пора открывается нерегулярно, часто только с одной стороны стробилы и может занимать маргинальное и субмаргинальное положение в зависимости от близости к краю членика (Palm, 2004). Для большинства трипаноринх характерен одинарный набор женских и мужских половых комплексов на один членик, однако имеются исключения, например, род *Hepatoxylon*, у которых набор дублирован. Формирование половых комплексов

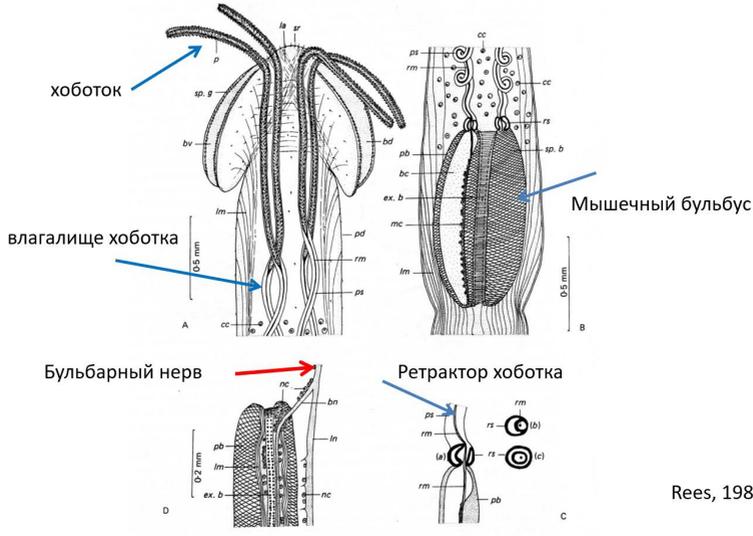
идёт последовательно, поэтому стробила содержит проглоти́ды разной степени зрелости и наиболее зрелые членики располагаются на заднем конце.

Высвобождение оплодотворённых яиц может осуществляться при помощи четырёх основных способов. При аполизическом механизме оплодотворённый членик отрывается от стробилы и, разрушаясь во внешней среде, высвобождает яйца. Эуполизический механизм подразумевает, что зрелый членик отрывается от стробилы ещё на этапе наполнения матки яйцами. При гиперлизическом механизме членики отделяются от стробилы до созревания, а достигают зрелости уже в кишечнике хозяина. Наконец, при анаполизическом механизме членики не отделяются от стробилы, а остаются прикреплёнными к ней (Pinther, 1913).

### **3.1. Строение хоботкового аппарата трипаноринх**

Одна из отличительных особенностей трипаноринх – наличие сложно устроенного хоботкового аппарата (отсутствует у единственного рода трипаноринх – *Aporhynchus* Nybelin, 1918 (Rees, 1941)). Хоботковый аппарат включает четыре подвижных хоботка, четыре мускульных бульбуса и 4 хоботковых влагалища. Хоботок, влагалище и бульбус объединяет общая полость, заполненная жидкостью. При сокращении мышечных бульбусов жидкость нагнетается в хоботки, что способствует их выворачиванию. Для обратного процесса инвагинации необходимо сокращение специальных мышц-ретракторов, которые соединяют апикальную часть хоботка и передний или задний конец бульбуса. При расслаблении мускулатуры бульбусов полостная жидкость течёт обратно, а хоботок вворачивается во влагалище (Palm, 2004).

# Хоботковый аппарат трипаноринх



## ***Анатомическое строение хоботкового аппарата***

На рисунке показаны детали строения отдельных частей хоботкового аппарата трипаноринх. Каждый хоботок вворачивается как “палец перчатки” в собственное влагалище с помощью ретрактора хоботка и эпителиально-мышечной стенки хоботка; каждое влагалище заканчивается мускульным бульбусом, выполняющим функцию гидропротракторов; выворачивание хоботка, каждого по отдельности или всех вместе, осуществляется по принципу гидропротракторных мышц путем сокращения мышечных бульбусов и нагнетания давления жидкости в ринхоцель – хоботковую полость.

У некоторых видов имеется ряд дополнительных структур, связанных с бульбусами, например, у некоторых представителей семейства Tentaculariidae имеются мышечные кольца, или пребульбулярные органы, которые предположительно препятствуют инвагинации хоботковых влагалищ на в бульбусы (Rees, 1988).

Стенка бульбусов образована несколькими слоями косо́й мускулатуры. Бульбусы могут иметь различную форму: от овальной до вытянутой и банановидной. Чаще всего они располагаются вдоль продольной оси сколекса, однако имеются исключения: бульбусы рода *Sphyriocephalus* Pintner, 1913 ориентированы перпендикулярно продольной оси. Хоботковые влагалища начинаются от апикального края сколекса и тянутся вдоль сколекса к передней части бульбусов. Влагалища могут быть прямыми или образовывать завитки. Изнутри хоботковые влагалища выстланы ложным эпителием и гистологически не являются продолжением стенки хоботков: часто они намного длиннее хоботков, которые даже в ввёрнутом состоянии не достигают основания влагалища. Хоботки могут быть разной толщины и длины, в поперечном сечении обычно имеют цилиндрическую форму, однако у некоторых видов имеется базальное утолщение.

**Вооружение хоботков.** Хоботки вооружены крючьями, которые располагаются упорядоченными рядами. Многообразие форм и размеров крючьев даёт представление о высокой специализации трипаноринх. В описании строения крючьев принята единая терминология: у них выделяют основание крючка – базальную часть, стебель – среднюю часть, а также острое окончание. Иногда базальная часть может нести внутренний и внешний выросты – роstrum и рукоятку. Крючья могут быть полые внутри, либо же заполненные

плотным материалом – сплошные. Обилие форм подразумевает разную специализацию крючьев. Крючковидные крючья разрезают и раскрывают ткани хозяина, серповидные – закоривают хоботок. Есть микрокрючья, которые располагаются на другой стороне внутренней поверхности хоботка и зажимают ткани хозяина, что облегчает работу крючковидным крючьям (Palm, 1995). Наибольшее разнообразие типов крючьев часто приурочено к базальной части хоботков. Правильное описание крючьев и вооружения хоботка имеют большое значение для точного определения трипаноринх.

Поверхность хоботков разделяется на несколько частей в зависимости от их положения относительно ботрий и апикальной части сколекса. Выделяют ботридиальную/антиботридиальную и внутреннюю/наружную поверхности (Palm, Beveridge, 2002).

У некоторых представителей семейства *Tentaculariidae* определить поверхность хоботков сложно. В случае, если ботрии ориентированы в дорсо-вентральной плоскости, то ботридиальная поверхность будет ориентирована в сторону слитых или сближенных задними краями ботрий, а внутренняя и внешняя поверхности будут направлены параллельно ботриям.

Выделяются три типа вооружения хоботков в зависимости от расположения крючьев (Dollfus, 1942). У видов с гомоакантным вооружением крючья покрывают хоботки полными спиралями или квадратами, именно этот тип вооружения характерен для представителей семейства *Tentaculariidae*. Для гетероакантного и пойкилоакантного вооружений крючья располагаются половинами спиралей, которые располагаются на внутренней или на окончании внешней поверхности хоботков. В этих типах вооружения выделяют основные и интеркалярные крючья. Последние располагаются между

рядами основных крючьев, имеют меньшие размеры и немного смещены относительно основных рядов. На внешней поверхности хоботка могут находиться характерные крючья, которые организованы в один или два гребня, ориентированные вдоль хоботка. Это гребни называются чинетты (от фр. «chainetts» - бусы).

### **Хоботковый аппарат *Nybelinia surmenicola* (Tentaculariidae, Trypanobatoida)**

#### **Строение хоботков**

Хоботки *N. surmenicola* длинные и полые, без расширения в базальной части. Вооружение гомоакантное и гомоморфное: все крючья одинаковой формы и размера. Крючья располагаются на хоботках правильными спиральными рядами. Поверхность хоботка между крючьями складчатая.

Стенка хоботка имеет симпластическое строение; на исследованных участках ядра не были обнаружены. Стенка хоботка включает несколько слоёв: апикальную трёхслойную ламину (или триламиллярную пластину), мощную многослойную опорную пластину с погружёнными в неё крючьями, и подстилающий слой базальной цитоплазмы.

Поверхность хоботка гладкая и складчатая, образована триламиллярным слоем базального матрикса. Он располагается на поверхности хоботка между крючьями, не покрывая их. Апикальная цитоплазма практически полностью разрушена: отдельные тонкие ламеллы апикальной цитоплазмы сохраняются только в основании глубоких складок стенки хоботка. Они содержат светлые вакуоли и редкие электронно-плотные гранулы.

Крючья сплошные, без внутренней полости. Они состоят из гомогенного электронно-плотного материала, который является полимеризованным фибриллярным материалом опорной пластины. При этом базальная часть крючьев более электронно-светлая по сравнению с апикальной частью лезвия. Своими основаниями крючья погружены в слой межклеточного матрикса - опорную пластину стенки хоботка, и закреплены в ней мощными пучками опорных фибрилл, перпендикулярно отходящих от основания крючьев. Плазматическая мембрана на внешней поверхности крючьев отсутствует.

Опорная пластинка представляет собой очень толстый (до 10-15  $\mu\text{m}$ ) и многослойный (более 20 слоёв) межклеточный матрикс. Каждый слой состоит из плотно упакованных извилистых фибрилл, располагающихся почти параллельно друг другу, ориентация пучков фибрилл в соседних слоях различается.

Под опорной пластинкой расположен слой упорядоченных миофибрилл, окружённых митохондриями (0,3  $\mu\text{m}$ ) с отчётливыми кристами. Между пакетами миофибрилл имеются тонкие прослойки плотной структурированной цитоплазмы, в которой иногда можно различить светлые вакуоли и плотные овальные гранулы. Тонкие тяжи этой цитоплазмы иногда пронизывают опорную пластинку стенки хоботка, соединя базальный слой и остатки апикальной цитоплазмы.

Пакеты миофибрилл отличаются по форме в апикальной и базальной части стенки хоботка. У вершины хоботка они четырёхугольные (2 x 6  $\mu\text{m}$ ), ориентированные вертикально относительно плоскости стенки хоботка, а в базальной части они более округлые и имеют меньшие размеры (около 1-1,5  $\mu\text{m}$ ). Миофибриллы в стенке хоботка характеризуются соотношением толстых и тонких

миофиламентов как 1 к 50. Ядра в базальном слое стенки хоботка отсутствуют.

Миофибриллы ограничены тонкой базальной пластиной, состоящей из тонкофибриллярного материала которая контактирует с полостью хоботка – ринхоцелем. В апикальной части хоботков базальная пластика, окружающая миофибриллы, достигает около 0,4  $\mu\text{m}$ . В основании, в нижней части, базальный слой стенки хоботка состоит из удлинённых клеток с многочисленными инвагинациями и электронно-прозрачной цитоплазмой. Базальная пластинка образует тонкие длинные выросты – ламеллы, направленные в ринхоцель.

Полость хоботка, ринхоцель, заполнена электронно-прозрачной жидкостью, содержащей большое количество вакуолей разных размеров и с различным содержимым. Первый тип – это округлые пузырьки диаметром 0,12  $\mu\text{m}$ , заполненные мелкозернистым непрозрачным материалом. Второй тип пузырьков имеет диаметр 0,15  $\mu\text{m}$ , неправильную форму и мелкое гранулярное содержимое. Помимо вакуолей в ринхоцельной жидкости находится большое количество фрагментов мембран.

### **Строение хоботковых влагалищ**

Стенка хоботкового влагалища образована многослойной опорной пластиной, состоящей из 7-8 упорядоченных слоёв межклеточного фибриллярного матрикса. Опорные фибриллы ориентированы в различном направлении в разных слоях. Самый наружный слой, наиболее близкий к паренхиме сколекса, более рыхлый и сливается с мышечными тяжами, поддерживающими влагалища с абаксиальной стороны.

Изнутри стенка влагалища имеет тонкую клеточную выстилку. Клетки выстилки вытянутые и уплощенные, с удлинёнными ядрами. Вдоль всей длины влагалищ от клеток внутрь ринхоцеля отходят тонкие отростки, которые образуют многочисленные ламеллы и мутовки. Между отростками и ламеллами находится слой мелкодисперсного межклеточного материала.

### **Строение мускульных бульбусов и ретракторов хоботков**

На заднем конце хоботковые влагалища оканчиваются мышечными бульбусами, состоящими из 5-6 слоёв поперечнополосатой мускулатуры. Слои концентрическими кольцами обхватывают полость ринхоцеля внутри бульбуса, продолжающуюся во влагалища, а затем и в хоботки. Просвет бульбуса округлый в сечении, полость ринхоцеля заполнена жидкостью. Мышечные волокна ориентированы ортогонально в разных слоях.

Миофибриллы упакованы очень компактно, между соседними волокнами почти нет свободного пространства. Сами они в поперечном сечении имеют неправильную многоугольную форму (примерно  $6 \times 4 \mu\text{m}$ ). Ближе к периферии миофибрилл лежат овальные митохондрии ( $0,3-1 \mu\text{m}$ ), а также были обнаружены неглубокие Т-трубочки и саркоплазматический ретикулум, ассоциированные с Z-линиями. Размер одного саркомера составляет около  $2,3 \mu\text{m}$ , ядер не было обнаружено.

Ретрактор расположен внутри каждого хоботка, и протянут от его апикальной части до конца бульбусов. Мышца-ретрактор, осуществляет вворачивание хоботка. Ретрактор представляет собой строго организованное скопление гладкомышечных тяжей. Миофибриллы образованы пучками миозиноподобных молекул ( $12-25 \text{ нм}$  в диаметре, скорее всего соответствуют парамиозину), окружённых

слабоупорядоченными актиновыми протофиламентами, которые не образуют правильных окружностей вокруг парамиозиновых волокон. Парамиозиновые филаменты вместе сгруппированы в сотообразную матрицу, соотношение миозиноподобных белков к актину – примерно 1 к 10. Миофибриллы имеют многоугольную форму, в поперечном сечении края миофибрилл формируют неглубокие инвагинации. К получившимся лопастям на периферии приурочены небольшие округлые митохондрии (0,3  $\mu\text{m}$ ). Миофибриллы погружены в тонкодисперсный матрикс, объединяющий весь ретрактор и окружающий его, образуя общую оболочку вокруг ретрактора. Эта оболочка формирует многочисленные тонкие ламеллы, обращённые в полость хоботка и собранные в такие же мутовки, как и выросты клеток, выстилающих ринхоцель. В просветах между ламеллами встречаются везикулы диаметром около 100 нм с электронно-плотным содержимым.

### **Иннервация хоботкового аппарата**

На сериях поперечных срезов сколекса было установлено, что хоботковый аппарат иннервируется при помощи продольных бульбарных нервов. От центральной доли мозга отходит крупный центральный нерв, включающий 4 пучка аксонов, объединённых общей оболочкой. Ближе к концу хоботковых влагалищ они начинают расходиться: прежде всего образуются дорсальная и вентральная пары, из-за чего нерв кажется двухчастной структурой, к моменту начала бульбусов каждый из четырёх пучков вплотную подходит к их стенкам и входит в состав бульбарных ганглиев.

Бульбарные нервы включают по 3 гигантских аксона (до 12  $\mu\text{m}$  в диаметре каждый), а также пучки более мелких отростков, окружённых общей тёмной оболочкой. Нервы на протяжении почти всей длины

содержат только нервные отростки, однако неподалёку от самих бульбусов лежат крупные одиночные нейроны: они округлые, диаметром около 25  $\mu\text{m}$ , с крупным округлым ядром и заметным ядрышком. Отростки этих нейронов входят в состав бульбарных нервов и подходят к бульбусам.

Бульбарные ганглии лежат на периферии бульбусов; они состоят из очень крупных овальных нейронов (до 40  $\mu\text{m}$  в длину), и пучка тонких нейритов, лежащего между телами нейронов и оболочковых клеток. Нейроны дают отростки непосредственно в концентрические мышечные слои стенки бульбусов. В апикальных частях бульбарных ганглиев обнаружено около 4-5 крупных нейронов, ниже вдоль бульбусов их количество увеличивается до 10-12 в каждом бульбусе.

Ультраструктурное исследование показало, что все нейроны бульбарных ганглиев принадлежат к одному типу: это крупные (до 30  $\mu\text{m}$ ) клетки с довольно глубокими инвагинациями наружной плазматической мембраны, которые почти доходят до ядра. Клетки компактные, получившиеся лопасти широкие и лежат близко друг к другу, не образуя промежутков. Ядра округлые (8-10  $\mu\text{m}$ ), с хорошо выраженным ядрышком и однородным эухроматином. Цитоплазма содержит большое количество рибосом, как свободных, так и в составе шероховатого эндоплазматического ретикулама, микротрубочки, небольшие митохондрии (0,3-0,5  $\mu\text{m}$ ), а также крупные овальные вакуоли со светлым однородным зернистым содержимым (диаметром от 1 до 2,2  $\mu\text{m}$ ) и мелкие везикулы с тёмным содержимым (диаметр 0,15-0,2  $\mu\text{m}$ ). Отростки этих нейронов, отходящие прямо в мускулатуру бульбуса, содержат большое количество микротрубочек, а также небольшие овальные митохондрии (0,3  $\mu\text{m}$ ).

Нейропилль бульбарных ганглиев представлен плотным пучком нейритов, прилегающих к бульбусу. В нейропиле были обнаружены синаптические контакты химического типа. Пресинаптические терминалы содержат два типа везикул: округлые светлые везикулы диаметром около 50-70 нм и везикулы неправильной формы диаметром 30-40 нм с более светлым гранулярным содержимым. К постсинаптической мембране прилегает электронно-плотный фибриллярный материал.

Каждый бульбарный ганглий окружён оболочкой, образованной отростками уплощенных клеток с удлинёнными ядрами, которые лежат не только на периферии ганглия, но и между нейронами. Их отростки заполнены тёмным фибриллярным материалом и не только окружают весь ганглий снаружи, но и каждый нейрон по отдельности. Оболочка ганглия контактирует с очень рыхлыми клетками паренхимы, окружающими бульбусы.

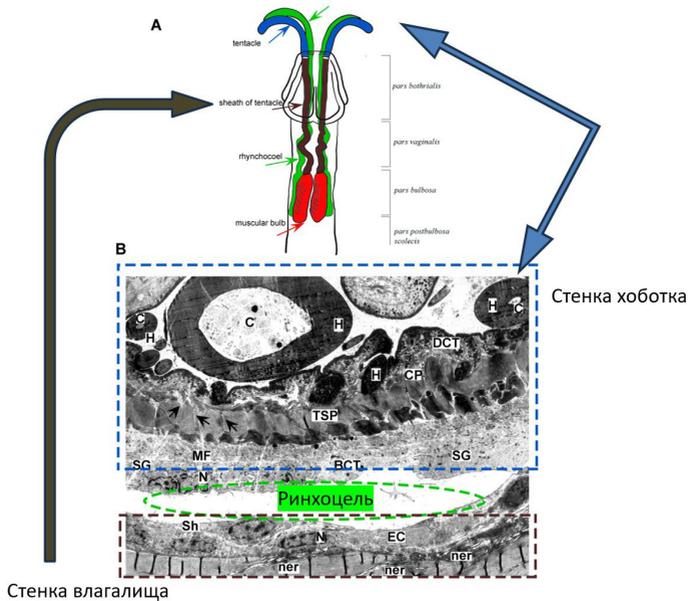
Иннервация мускулатуры стенки хоботка осуществляется тонкими пучками нейритов около 2-3  $\mu\text{m}$  в диаметре. Нейриты проходят в базальном слое цитоплазмы вдоль всего хоботка, между базальными миофибриллами стенки хоботка и слоем фибриллярного матрикса внутренней части хоботка, граничащего с ринхоцелем. Это тонкие аксоны, отличающиеся складчатой структурой – аксоплазма образует регулярные инвагинации, в результате чего отростки оказываются вложены друг в друга. Эти отростки содержат небольшие овальные митохондрии (0,3  $\mu\text{m}$ ), много микротрубочек, а также разные везикулы: округлые везикулы (70 нм) с электронно-плотным содержимым, приуроченные к внешнему слою нейритов, и более мелкие округлые светлые везикулы (20-30 нм), приуроченные к внутренним слоям. Были

обнаружены синаптические контакты. Весь пучок окружён электронно-плотным фибриллярным матриксом.

В области хоботковых влагалищ пучок нейритов намного объёмнее, локализуется посреди внутреннего фибриллярного слоя стенки влагалищ и включает большое количество тонких отростков. В них содержится много везикул: полностью электронно-плотные везикулы диаметром 60-80 нм и более многочисленные везикулы диаметром 20-30 нм с более светлым содержимым. Скорее всего, эти отростки иннервируют непосредственно мускулатуру хоботковой стенки. В этой зоне была обнаружена клетка, предположительно нейрон, лежащий посреди эпителиальной выстилки ринхоцеля. Это вытянутая клетка (5 x 15  $\mu\text{m}$ ), дающая отросток в скопление нейритов и образующая глубокие инвагинации. Цитоплазма средней электронной прозрачности, содержит микротрубочки и много рибосом. Ядро неправильной формы, заполнено однородным эухроматином и небольшими скоплениями гетерохроматина у ядерной оболочки. Мы предполагаем, что пучок нейритов, иннервирующий мускулатуру стенки хоботка, отходит от дорсальных и вентральных корешков передних долей, ведущих к хоботковым влагалищам.

Ретрактор хоботка крепится к базальной пластине мышечного бульбуса. От бульбарного ганглия, который продолжается до самого окончания бульбуса, отходит тонкий нерв, который подходит вплотную к тонкой части бульбуса и, судя по всему, даёт пучок отростков внутрь ретрактора. Пучок нейритов достигает около 5  $\mu\text{m}$  в диаметре, отростки складчатые, со светлой аксоплазмой. Аксоплазма содержит микротрубочки, овальные митохондрии (0,3-0,4  $\mu\text{m}$ ) и много светлых округлых везикул (30-40 нм).

Снаружи, со стороны паренхимы сколекса, хоботковые влагалища дополнительно укрепляются радиальной мускулатурой, которая лучами расходится от внешней стороны влагалищ и вплотную подходят к их стенкам. В промежутках между радиальными мышцами обнаружено плотное и массивное скопление нервных отростков. Эти нейриты содержат митохондрии (0,3-0,4  $\mu\text{m}$ ) и большие скопления везикул, электронно-плотных (70-90 нм) и более светлых (30-40 нм). Таким образом, эти отростки скорее всего иннервируют радиальную мускулатуру, стабилизирующую влагалища и помогающую управлять хоботковым аппаратом.



### ***Микроскопическая анатомия хоботка, вернутого внутрь влагалища***

*На рисунке показан поперечный разрез вернутого внутрь влагалища хоботка; верхняя часть фотографии показывает разрез полых крючьев, наружный слой эпителиально-мышечной стенки, опорную пластину межклеточного матрикса и базальный слой стенки с миофибриллами и ядрами миоэпителия. Ниже на фото обозначена полость, объединяющая все отделы хоботкового аппарата – ринхоцель. Самый нижний слой вытянутых эпителиальных клеток принадлежит к выстилке влагалища, стенка которого так же имеет экстраклеточную природу.*

## **Хоботковый аппарат *Grillotia erinaceus*** **(Lacistirhynchoidea, Trypanoselachoida)**

Хоботковый аппарат *G. erinaceus* представлен 4-мя вворачивающимися полыми хоботками с крючьями, хоботковыми влагалищами и мышечными бульбусами, приводящими хоботки в движение. На всем протяжении хоботки имеют сравнительно одинаковую ширину, не сужаются к концу. Ряды гетероакантных крючьев покрывают всю поверхность хоботков, вооружение внутренней поверхности отличается от таковой внешней. Основания некоторых крючьев располагаются довольно близко друг к другу, формируя комплекс в виде повторяющихся групп. Поверхность хоботка – тегумент, не несет микротрихий или микроворсинок.

**Стенка хоботка** образована несколькими слоями: внешний, или апикальный; средний бесструктурный, и базальный, с ядрами клеток. Внешним слоем хоботка является тегумент, глубже идет слой бесструктурного (неклеточного) светлого материала (интеркалярный слой), который образует основную толщину стенки хоботка. В него погружены светлые прозрачные крючья с темно-окрашенным внутренним каналом. Этот слой образует каркас крючьев хоботков. Под бесструктурным светлым слоем располагается клеточный слой из крупных удлинённых клеток. В составе неклеточного слоя видны многочисленные соединительные тегументальные мостики. Во внутреннем базальном слое заметны ядра. Полость хоботка занята мышечным ретрактором, который

протянут от апикального конца хоботка, через хоботковое влагалище до заднего края мышечного бульбуса. На поперечном срезе в области влагалища ретрактор хоботков выглядит в виде компактных пучков миофибрилл, среди которых видны темные ядра неправильной формы.

Хоботковые поры – места выхода хоботка из сколекса при эвагинации, расположены на верхушке ботрий. Места выхода хоботков укреплены слоями продольных мышц и кольцевой мышцей под тегументом. Мышечная оболочка хоботкового влагалища подходит к месту локализации поры. На поперечных срезах можно увидеть инвагинированные хоботки, ввернутые внутрь ринхоцеля. Крючья компактно уложены и направлены остриями вверх.

**Зона хоботковых влагалищ** начинается от основания хоботка в апикальной части ботрии и оканчиваются мышечными бульбусами в зоне *pars bulbosa*. В сечении эта часть сколекса (*pars vaginalis*) обладает диаметром, около 0,6 мм. Диаметр влагалищ, при наличии инвагинированного хоботка, составляет 90 микрон. Длина влагалищ превышает длину *pars vaginalis*, они принимают произвольную извилистую форму на всем протяжении.

Стенка влагалища состоит из трех слоев: два темных и средний светлый, образованных бесструктурным материалом. Снаружи к стенке влагалища прикрепляются пучки кольцевых мышечных волокон. Изнутри стенку выстилает тонкий слой светлой

цитоплазмы. Внутри влагалища находится жидкий бесструктурный материал и хоботковый ретрактор.

**Хоботковые бульбусы** полые внутри имеют удлиненную, эллипсоидную форму, и располагаются в пределах 100 микрон от поверхности тегумента. Каждый бульбус на всем протяжении имеет относительно равный диаметр, его максимальное значение в поперечном разрезе составляет около 250 микрон. Четыре бульбуса имеют симметричное расположение относительно сагиттальной и латеро-латеральной плоскости тела. Основу бульбуса составляют мышечные волокна, вместе образующие плотную многослойную стенку, отчетливо различимую от других периферических мышц и паренхимы сколекса. Мышечные волокна бульбуса обладают поперечной исчерченностью. По направлению исчерченности можно наблюдать порядок расположения волокон обкладки в мускульном мешке. Волокна обхватывают полость бульбуса таким образом, что каждый последующий слой изменяет направление относительно предыдущего на перпендикулярное. При продольном срезе бульбуса спиральные волокна, через которые прошло сечение, имеют в высшей степени упорядоченный вид. Ядра в мышечных слоях не наблюдали.

К медиальной поверхности каждого бульбуса на всем его протяжении от переднего до заднего конца плотно прилегают округлые клетки с крупными светлыми ядрами в виде плотного скопления. Каждая клетка одной стороной примыкает к

миофибриллам, и, по-видимому, представляет собой трофическую часть мышцы.

Вокруг заднего конца бульбуса имеется пространство, свободное от клеточных элементов, ограниченное слабоокрашенной стенкой. Оно чехлом обхватывает мышечную часть бульбуса, немного выдаваясь к заднему концу тела. На продольном сечении можно заметить, что стенка этого расширения не гладкая, а имеет форму ундулирующей мембраны. Природа данной структуры возможно связана с необходимым пространством, резервуаром, необходимым при расширении и сжатию мускульного бульбуса. Плотнo прилегая к толще миобластов с внешней медиальной стороны, вдоль хоботковых бульбусов проходят аксоны бульбарных нервов. иннервирующие мышечную стенку бульбусов. Как минимум три аксона входят в состав бульбарного нерва, примыкающего к бульбусу. Аксоны в составе нерва не идентичны, диаметр центрального немного превышает диаметр латеральных элементов и составляет 20-25 мкм. Снаружи каждый бульбарный нерв покрыт глиоподобной оболочкой. Аксоны из зоны *pars bulbosa* продолжаютс я в *pars vaginalis*, сохраняя медиальное положение.

**Мышца-ретрактор** втягивает хоботок во влагалище. Ретрактор имеет большую длину от апикального конца хоботка до бульбуса, где она имеет начало в *pars bulbosa*. Мышца прикреплена к бульбусу на его медиальной стороне, на уровне нижней трети его длины от верхнего края. Ретрактор не является частью мышц стенки бульбуса, и обладает иным строением.

## Гипотезы происхождения хоботкового аппарата

Гомология хоботкового аппарата трипаноринх до сих пор остаётся одной из нерешённых проблем в морфологии цестод. В конце 19 века была высказана гипотеза о его гомологии аксессуарной присоске ботридий тетрафиллидных предковых форм (Pinter, 1896). Эта же гипотеза потом поддерживалась прочими авторами (Wardle, Mcleod, 1952). Согласно ей хоботок происходит от покрытых шипами покровов присоски, а хоботковое влагалище – из стенок сросшейся складки, образованной инвагинацией покровов сколекса. Мышечные бульбусы гомологизируются с мышечным слоем присоски, который отслаивается от наружных покровов и вторично срастается с основанием кольцевого углубления покровов сколекса. Стенка влагалища является производной тегументальной складки, окружающей присоску, а ретрактор хоботка – часть её радиальной мускулатуры, которая сохраняет связь с наружными покровами. Однако эта гипотеза базируется только на субапикальном положении хоботков, что представляет собой недостаточную аргументацию, необходимо показать её соответствие непрерывности этой структуры в онто- и филогенезе.

Так, в 1997 году был проведён анализ строения постларв *Echineibothrium* sp. и бластоцист цестод семейства Pterobothriidae, а также сравнение их с морфологией и личиночным развитием представителей Cyclophyllidea (Гуляев, 1997).

В классической реконструкции (Pintner, 1986) главным является тезис о гомологии хоботкового аппарата и присоски. Так как гомологичными могут считаться только те структуры, которые сходны друг с другом по тонкому строению, то для проверки этого тезиса сравнивали хоботковый аппарат *Trypanorhyncha* с апикальным

хоботковым аппаратом подотряда Hymenolepidata (Cyclophyllidea). Однако сравнительное изучение их хоботковых аппаратов выявляет глубокие различия в морфологии и функционировании, и не подтверждается эмбриологическими данными. Таким образом, сходство хоботковых аппаратов Трипаноринха и Cyclophyllidea является структурной аналогией.

Однако, если сравнивать трипаноринх с одним из базальных отрядов цестод – Haplobothriidea, можно заметить принципиальные сходства в строении их хоботковых аппаратов, например, субапикальное положение на сколексе, гидропротракторная сумка хоботка и отсутствие присоскоподобных структур. Но есть и ряд признаков, характерных только для гапlobотриид: базальная часть хоботка вооружена крупными микротрихиями, а апикальная – лишена их; хоботковая сумка простого строения, без специализированного влагалища, образованная только слоем продольных и кольцевых мышц. Более ранние авторы (Poche, 1924; Fuhrmann, 1931) считали, что морфология хоботка *Haplobothrium globuleforme* соответствует ранним стадиям развития хоботка трипаноринх. На сколексе гапlobотриид нет иных фиксаторных органов, кроме хоботков. По мнению Гуляева (Гуляев, 1997), в процессе становления хоботковых аппаратов преобразовывались не конкретные фиксаторные органы, а неспециализированные субапикальные структуры сколекса, например, ботридии (рис. 3). У постларв *Echinebothrium sp.* были обнаружены инвагинированные внутрь сколекса ботридии, причём есть свидетельства о ранней инвагинации зачатков ботридий, а значит впоследствии они развиваются в инвагинированном состоянии. Эта особенность морфогенеза ботридий хорошо согласуется с закладкой и развитием субапикального хоботкового аппарата трипаноринх в инвагинированном положении.

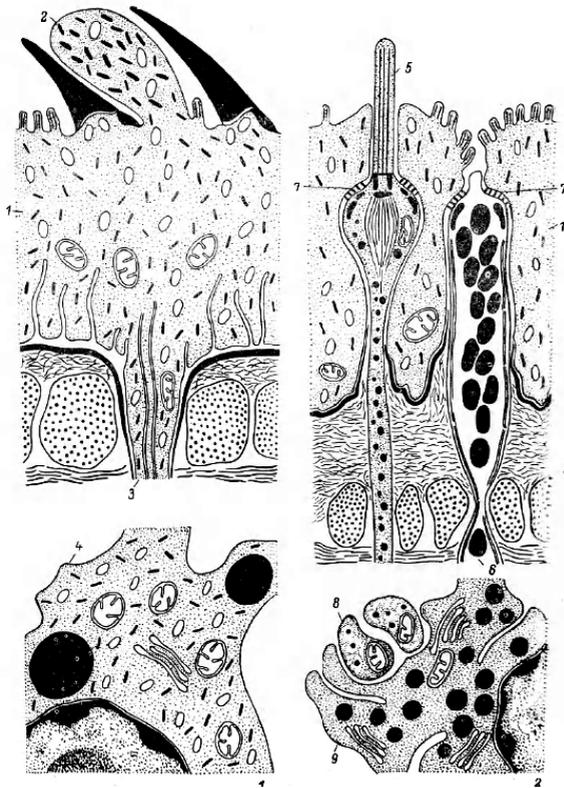
### 3.2. Строение покровов трипаноринх

Цестоды обладают специализированным типом покровов – тегументом (неодермис), который образует выросты – микротрихии. Микротрихии обеспечивают механическое сцепление с тканями хозяина, а также питание и защиту. Разнообразие функций требует высокой морфологической специализации и потому отражено в форме, размерах и паттернах расположения микротрихий. Каждый таксон характеризуется особенностями строения покровов, который отражают структурные адаптации к внутренней среде своего хозяина. Таким образом, неодермис осуществляет биохимическую и механическую защиту и закрепление в хозяине, иммунную защиту и молекулярную мимикрию от иммунитета хозяина, осуществляет пищеварительные и экскреторные функции в отсутствие кишечника у ленточных червей. Тегумент постоянно выделяет в хозяина различные секреторные продукты для функционального взаимодействия цестод с хозяевами.

Тегумент выполняет стандартные функции эпителиальной ткани: опорную и защитную (это становится особенно важным в условиях ферментативного воздействия и иммунного ответа хозяина), а также дополнительные: осуществляет адсорбцию питательных веществ, само пищеварение, а также секреторную, экскреторную и осморегуляторную функции (Куперман, 1988). Тегумент представляет собой синцитиальный эпителий, который включает два слоя: дистальную цитоплазму и ядерные участки – цитоны. Цитоны погружены под базальную пластинку и

мышечные слои стенки тела и соединяются с дистальной цитоплазмой при помощи цитоплазматических мостиков. Цитоплазма содержит множество включений, указывающих на протекание активных метаболических процессов. Тегумент несёт специализированные выросты – микротрихии, варьирующие по форме и размерам в разных таксонах. Микротрихии выполняют ряд функций: трофическую – увеличивают площадь поверхности всасывания питательных веществ, фиксаторную – помогают закрепиться в тканях хозяина и локомоторную.

Для трипаноринх описаны несколько типов микротрихий: от филиформных (листовидных) до широких и рассечённых на концах (пальчатых).



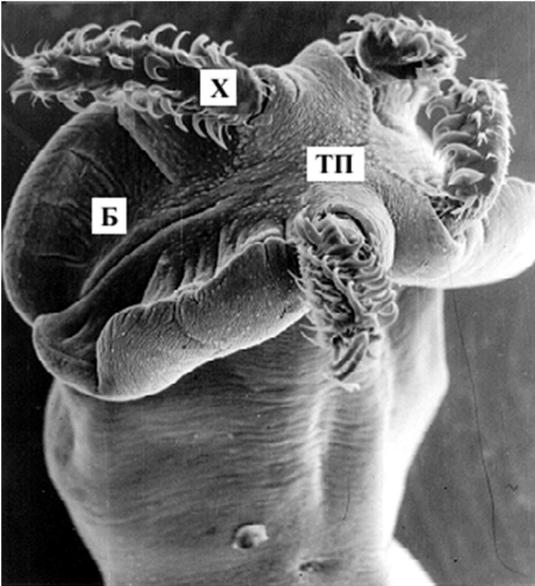
### **Ультраструктура неодермиса (тегумента) трипаноринх**

В левой части рисунка показано тонкое строение наружной цитоплазмы тегумента (1), на поверхности которого расположены микротрихии; под базальную пластинку и мускулатуру погружены цитоны с ядрами (3,4). В правой части показаны ресничное сенсорное окончание нейрона и терминальная часть секреторного протока фронтальных желез, прободающих тегументальный синцитий и образующих специализированные контакты с мембраной тегумента.

### *Grillotia erinaceus*

Взрослые *G. erinaceus* имеют вытянутый сколекс, на переднем конце которого расположена пара сдвоенных ботрий и 4 хоботка. Взрослые черви *G. erinaceus* обладают хорошо развитыми подвижными ботриями с несколькими радиальными складками по краям. Центральная складка делит каждую ботрию на две части.

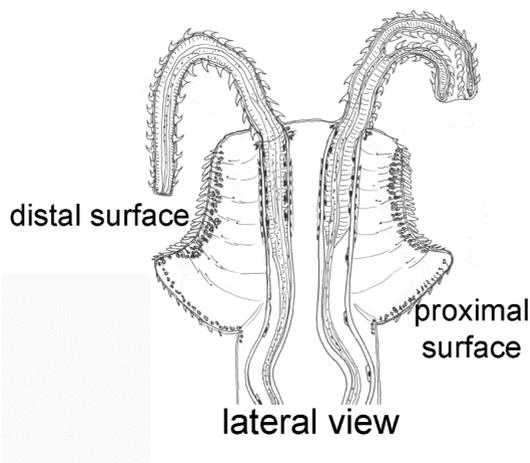
Трипаноринхи рода *Grillotia* отличаются особым строением микротрихий. У взрослого сколекса *G. erinaceus* отчетливо выражена дифференциация покровов на зоны, специализированные к выполнению фиксаторной, сенсорной или трофической функции. Область сколекса между хоботками и вокруг них относится к теменной зоне. На ботриях различают адгезивную (или дистальную) поверхность ботрии, прилегающую к ворсинке кишечника хозяина, и проксимальную, обращенную к сколексу. Морфологической границей указанных поверхностей служит ботриальный валик. Краевой участок ботрии, разделяющий дистальную (адгезивную) и проксимальную поверхности, называется ботриальным валиком. Поверхность ботриального валика лишена фиксаторных полимикротрихий и несет непрерывный ряд рецепторов, проходящий по краю ботрии.



*Сколекс взрослой половозрелой *Grillotia erinaceus* из спирального клапана ската морская лисица (Черное море)*

*На рисунке обозначены зоны сколекса: теменная область (ТП), дистальная поверхность парных ботрий (Б), хоботки (Х) вывернуты частично.*

В *теменной области* на поверхности тегумента присутствуют микроворсинки, рецепторные реснички и поры секреторных протоков фронтальных желез эккринного типа. Микроворсинки равномерно распределяются на тегументе теменной области, образуя невысокую щеточную кайму с хорошо развитым слоем гликокаликса. Для ультраструктуры микроворсинок характерно наличие внутреннего цилиндра, отсутствующего у микроворсинок кишечных эпителиев. Микроворсинки теменной области не содержат четко выраженных терминальных нитей. Микротрихии в теменной области отсутствуют.



***Сколекс в зоне pars bothrialis продольный разрез, латерально***

*На рисунке обозначены дистальная и проксимальная поверхности ботрий*

*Дистальная поверхность ботрии* несет крупные (до 3 мкм) микротрихии особого строения - полимикротрихии. Каждая из них имеет 9—12 свободных апикальных концов («пальцев»), у центральной складки и вдоль ботридиального валика встречаются микротрихии с 2—3 «пальцами». Такие специализированные микротрихии особого строения получили название полимикротрихий (или пальчатые полимикротрихии). Они состоят из цитоплазматической базальной и электронно-плотной апикальной части, которые разделены трехслойной пластинкой. Базальная часть (1.06 мкм в ширину и 0.6 мкм в высоту) содержит скопление электронноплотного вещества по периферии, тунику, слой которого достигает 0.3 мкм в толщину на стороне, противоположной наклону полимикротрихии. Подобное скопление электронноплотного вещества в базальной части служит для укрепления и придания большей прочности структуре, участвующей в фиксации гельминта. Основание полимикротрихии включает цитоплазму тегумента, светлые и электронноплотные везикулы. К пластинке, разделяющей базальную и апикальную части, прилегает волокнистый слой толщиной до 0.3 мкм. Инвагинация многослойной пластинки внутрь цитоплазмы базальной части полимикротрихии достигает глубины 0.2 мкм. Ультраструктура апикальной части отражает внешнее строение полимикротрихии. Электронноплотное вещество свободных «пальцев» постепенно соединяется и образует перед трехслойной пластинкой единое целое. Полимикротрихии покрыты мембраной,

являющейся продолжением наружной плазматической мембраны тегумента. На продольных срезах электронноплотное вещество пальцев обнаруживает чередование светлых и более плотных слоев, характерное для апикальной части микротрихий всех цестод. Анализ ультратонкой организации показал, что полимикротрихии близки к микротрихиям фиксаторного типа тетрафиллидных цестод. Но наличие нескольких апикальных частей на одном основании, а также глубокие инвагинации многослойной пластинки являются специфическими особенностями полимикротрихий у цестод отряда *Tyranophyncha* и, возможно, указывают на происхождение этих специализированных структур.

О фиксаторной роли полимикротрихий говорят большие размеры, особенности ультратонкого строения и характер распределения на поверхности тегумента сколекса. Большинство полимикротрихий дистальной стороны ботрии наклонены к заднему концу тела, а на латеральных участках развернуты к центру ботрии. Их наклон относительно тегумента может меняться при движении сколекса. В расположении полимикротрихий отмечается строгая зональность: начинаясь кнаружи от хоботков, они распространяются по всей адгезивной поверхности ботрии, оставляя свободной верхнюю треть центральной части, и доходят до ботриального валика с чувствительными ресничками. Полимикротрихии располагаются упорядоченными рядами и чередуются с микроворсинками. При движении гельминта полимикротрихии участвуют во временном прикреплении,

способствуя защемлению и плотному прилеганию ботрии к ворсинке кишечника хозяина.

Полимикротрихии формируются у плероцеркоидов на поздних стадиях развития. Морфогенез плероцеркоидов *G. erinaceus* в основном связан с образованием прикрепительного аппарата и проходит в инкапсулированном состоянии в полости тела или стенке желудка костистых рыб. Плероцеркоиды разного возраста, выделенные из желчного пузыря бычка-кругляка и морского ерша, обладали вполне сформированным сколексом с 4 хоботками, но отличались степенью дифференциации ботрий. В процессе развития личинки происходят кардинальные изменения в ультраструктуре покровов. Поверхность ювенильного сколекса слабо дифференцирована, покрыта однородными, остроконечными микротрихиями, форма которых не изменяется на протяжении всего тела. На адгезивной (или дистальной) поверхности ботрии располагаются более крупные микротрихии той же формы. Дифференциация покровов на зоны, специализированные к выполнению фиксаторной или трофической функции, у ювенильного сколекса отсутствует. На поздней стадии развития плероцеркоида на поверхности тегумента сколекса происходят дифференциация поверхностных структур и образование сложных специализированных микротрихий, что приводит к обособлению фиксаторных зон на поверхности ботрии. Эти процессы наряду с увеличением объема мускулатуры сколекса и развитием складчатой рельефной поверхности ботрий приводят к образованию

специализированного сколекса, характерного для половозрелых трипаноринх.

В отличие от полимикротрихий половозрелых червей, у ювенилей они имеют уплощенную форму и обладают большей подвижностью. Характер распределения полимикротрихий на сколексе личинки полностью сохраняется у взрослого червя в окончательном хозяине.

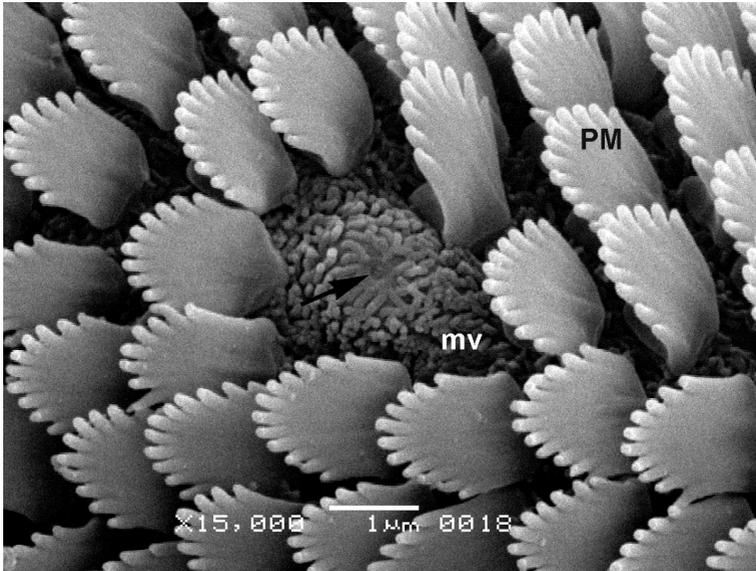
У подвижного края ботрии проксимальная поверхность, обращенная к сколексу, покрыта микроворсинками и полимикротрихиями с 3—4 «пальцами». Последние встречаются только вблизи края ботрии, который в процессе прикрепления червя также соприкасается со слизистой кишечника. Полимикротрихии проксимальной стороны ботрии отличаются от таковых дистальной стороны меньшим размером, не превышающим 1 мкм над уровнем тегумента; числом «пальцев», варьирующим от 1 до 5; степенью слитности «пальцев», свободных примерно на половину и сильно изогнутых в направлении от центра ботрии. За исключением подвижного края, проксимальная поверхность ботрии покрыта микротрихиями трофического типа, которые не имеют туники – скопления электронноплотного вещества в основании. Их базальная часть содержит внутренний цилиндр, заполненный гомогенной цитоплазмой и отделенный от конусовидной электронноплотной апикальной части трехслойной пластинкой.

*Трофическими микротрихиями* покрыта поверхность задней части сколекса, шейки и стробилы, где они достигают значительной длины. Особенностью трофических микротрихий *G. erinaceus*

является погружение внутреннего цилиндра в цитоплазму тегумента. Сходная структура трофических микротрихий описана на стробиле цестод сем. Bothrioccephalidae (Куперман, 1980).

Трофические микротрихии внутренней стороны ботрии, задней части сколекса, шейки и стробилы *G. erinaceus* по строению сходны между собой и с микротрихиями стробилы псевдофиллидных (Куперман, 1980), тетрафиллидных (Бисерова, Куперман, 1983) и циклофиллидных (Shmyth, 1972) цестод. На протяжении тела одного червя и у разных видов цестод различия между микротрихиями трофического типа касаются размеров и соотношений между их частями. Абсорбционно-пищеварительная функция покровов увеличивается за счет мембранной поверхности микротрихий. Поэтому наиболее важным из морфометрических показателей является плотность микротрихий на  $1 \text{ мкм}^2$  ( $n$ ) и увеличение поверхности тела червя за счет трофических микротрихий ( $m$ ) (Graeber, Storch, 1979). Особую ценность для сравнительного морфофункционального анализа покровов разных видов цестод имеет увеличение поверхности за счет базальной части трофических микротрихий ( $n_1$ ) (Бисерова, Сметанин, 1982).

Показано, что в разных участках тела *G. erinaceus* размеры микротрихий значительно варьируют. Длина базальной части микротрихий от сколекса к заднему отделу стробилы увеличивается в 6-7 раз, а ее диаметр и длина апикальной части меняются мало. Это говорит в пользу того, что в трофике гельминта важная роль принадлежит базальной части микротрихий, а электронноплотная верхушка выполняет механическую функцию.



***Фиксаторные полимикротрихии на дистальной  
поверхности ботрии *G. erinaceus****

*Полимикротрихии наклонены к заднему концу тела; каждая из них имеет 9—12 свободных апикальных концов или «пальцев»*

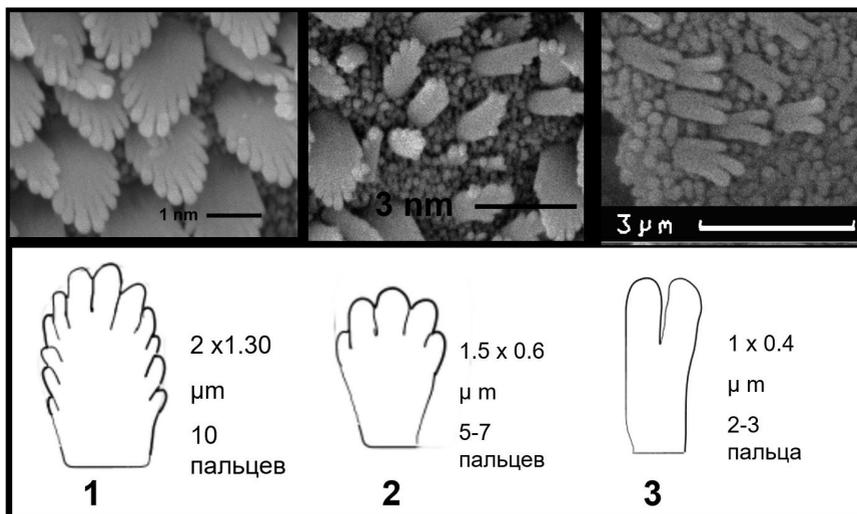
**Ультратонкое строение тегумента.** Наружный синцитиальный слой цитоплазмы и клетки тегумента *G. erinaceus* на отдельных участках сколекса и стробилы имеют различную ультраструктурную организацию. Значительные различия наблюдаются в строении покровов сколекса и стробилы.

**С к о л е к с.** Синцитиальная цитоплазма и клетки тегумента теменной области и наружной стороны ботрии заполнены электронноплотными палочковидными и светлыми овальными секреторными гранулами (Давыдов, Бисерова, 1984). Наружная цитоплазма тегумента сколекса содержит небольшие митохондрии, равномерно распределенные по всему слою. Базальная плазматическая мембрана образует глубокие инвагинации и разветвления в цитоплазме тегумента, иногда заканчивающиеся вакуолями. Наружная цитоплазма связана большим количеством отростков с тегументальными клетками.

Тегументальные клетки сколекса различаются по своей ультраструктуре: а) слабо дифференцированные клетки с крупным ядром, сильно развитой гранулярной эндоплазматической сетью (ЭПС), распределенной по всей цитоплазме, и небольшим количеством секреторных гранул; б) крупные клетки основного типа, с ядром неправильной формы, с гранулярной ЭПС, расположенной по периферии, с несколькими диктиосомами комплекса Гольджи; цитоплазма заполнена секреторными гранулами; в) клетки с признаками деструктивных изменений, цитоплазма которых почти не содержит секреторных гранул, митохондрий, ЭПС, но имеет большое количество липидов. Липиды

накапливаются под базальной пластинкой тегумента и выводятся из организма червей. Отмеченные различия в ультраструктуре тегументальных клеток отражают последовательные стадии их дифференцировки.

На проксимальной стороне ботрий и в задней части сколекса тегументальные клетки содержат мало секреторных гранул, сконцентрированных небольшими группами. В клетках слабо развита ЭПС, много крупных митохондрий, липидов. Появляются круглые пузырьки с гранулярным содержимым, характерные для тегумента стробилы. Тегумент задней части сколекса и шейки значительно отличается от такового ботрий, но очень сходен с покровами стробилы.



*Типы полимикротрихий G. erinaceus*

С т р о б и л а. Для наружной цитоплазмы тегумента проглоттид характерно распределение митохондрий группами по 3—4 над базальной мембраной. Цитоплазма тегумента содержит большое количество везикул, которые занимают в основном среднюю часть слоя. Липиды не встречались. Тегументальные клетки связаны отростками с наружной цитоплазмой и лежат под кольцевым слоем мышц, среди волокон хорошо развитой продольной мускулатуры. Клетки больших размеров, с крупными ядрами, содержат огромное количество липидов. Цитоплазма плотная, богата рибосомами; ЭПС хорошо развита; митохондрии значительно крупнее, чем в клетках сколекса. Мелкие круглые везикулы собраны в комплексы вблизи митохондрий и липидных гранул. Характерные для клеток сколекса секреторные гранулы в тегументальных клетках стробилы отсутствуют. Большинство клеток тегумента стробилы содержат в цитоплазме бактерии, не разрушающие клетку, но значительно изменяющие ее ультратонкую организацию. В цитоплазме такой клетки бактерии сохраняют утолщенную оболочку и цитоплазматическую мембрану, окружающую содержимое прокариоты. Вокруг бактерии имеется вакуоль, мембрана которой дает несколько глубоких впячиваний в цитоплазму тегументальной клетки, образуя своеобразную оболочку, состоящую из сложной системы мембран. Сформировавшийся «мешок» сильно разрастается, число бактерий в нем увеличивается вегетативным делением. В результате изменяется комплекс Гольджи, исчезают гликоген, рибосомы,

митохондрии; ядро оттесняется на периферию, перестраивается вся структура тегументальной клетки. Ее отростки теряют связь с наружной цитоплазмой тегумента, если в них проникают оболочки бактериального «мешка». Такие отростки образуют неспециализированные контакты на поверхности отростков клеток, соединяющих наружную цитоплазму с нормальными тегументальными клетками. Характерно, что вокруг бактериального «мешка» и измененных клеточных отростков с его оболочками всегда сохраняется тонкий слой нормальной цитоплазмы тегументальной клетки с митохондриями. Наличие этого слоя может служить показателем принадлежности клеток с большим количеством бактерий к тегументальным. Описанные изменения ультраструктуры тегументальных клеток, связанные с обитанием в них бактерий, приводят, по-видимому, к изменению метаболизма клетки и повышенному энергетическому обмену. Таким образом, для *G. erinaceus* отмечено разнообразие в функциональной специализации покровов на разных участках тела гельминта. Клетки покровов шейки и стробилы несут преимущественно функцию усвоения питательных веществ, поступающих из тегумента. Тегументальные клетки сколекса можно назвать железистыми, так как большинство из них выполняет секреторную функцию (Давыдов, Бисерова, 1984). Ультратонкая организация синцитиальной цитоплазмы и тегументальных клеток показывает четкие морфологические отличия, связанные с функциональной специализацией покровов на разных участках сколекса и стробилы

### **Сенсорные органы *G. erinaceus*.**

Свободные нервные окончания представлены простыми ресничками, расположенными вблизи выходов секреторных протоков. Чувствительные окончания и секреторные протоки отделены от наружной цитоплазмы тегумента системой специализированных контактов (Давыдов, Бисерова, 1985). Число рецепторов в теменной области велико (около 10 ресничек на 25 протоков). Чувствительные реснички образуют вокруг хоботков рецепторные поля, которые непрерывно переходят на ботриальные валики.

Свободные нервные окончания диффузно распределены в тегументе наружной стороны ботрии, в то время как по ее краю они образуют четко выраженную линию, на которой отсутствуют полимикротрихии. На этом участке (шириной 3 мкм) располагаются микроворсинки и сенсорные реснички высотой 1.2 мкм на расстоянии 1 мкм друг от друга. Эта линия является морфологической границей наружной и внутренней поверхностей ботрии.

### *Nybelinia surmenicola*

Внешнее строение микротрихий представителей сем. Tentaculariidae отличается от таковых у сем. Lacistirhynchoidea. У цестод рода *Nybelinia* микротрихии имеют остроконечную крючковидную форму, пальчатые полимикротрихии отсутствуют. В то же время, установлено, что у взрослых червей микротрихии неравномерно распределены на поверхности животного, имеются специализированные участки как на сколексе, так и на теле, с преимущественным и упорядоченным расположением микротрихий определенного типа и выделением специализированных участков покровов для выполнения фиксаторной, двигательной или пищеварительной функции.

Как у всех цестод на сколексе и стробиле имеются трофические микротрихии (трубчатые, филлитрихии). Трубчатые микротрихии представляют собой тонкие длинные выросты наружной мембраны тегумента цилиндрической формы с электронно-плотной апикальной и цитоплазматической базальной частями. Пластинка, разделяющая обе части микротрихий, выражена нечётко, электронноплотная апикальная часть (сар) немного загнута к заднему концу тела.

Трубчатые микротрихии различаются по размерам на 3 кластера, которые образуют на теле определенные локусы. Так, теменная область сколекса несет микротрихии диаметром около 90 nm при длине около 3  $\mu\text{m}$ . На поверхности ботрий и на ножке сколекса длина базальной части трубчатых микротрихий около 1  $\mu\text{m}$ , диаметр – 94 nm, размер электронно-плотной части – 0.25  $\mu\text{m}$ .

Наружный и внутренний тегумент складки сколекса (велюма) несет трубчатые микротрихии с более широкой базальной частью диаметром 110-120 нм при длине базальной части 1.1-1.2  $\mu\text{m}$ .

Соотношение базальной и апикальной частей филлитрихий меняется от апикальной части сколекса к заднему концу тела. Цитоплазматическая базальная часть увеличивается в длине и в диаметре, что ведет к увеличению площади поверхностной мембраны для мембранного пищеварения. Микротрихии этого типа располагаются плотными рядами, образуя ровный бордюр на всей поверхности сколекса и стробилы. Исключение составляет зона ботрий, где они перемежаются с фиксаторными микротрихиями.

На краевых поверхностях ботрий трубчатые микротрихии располагаются между крупными фиксаторными чешуевидными и приурочены к апикальным гребням дистальной цитоплазмы тегумента.

Фиксаторные микротрихии существенно крупнее, чешуевидной формы, встречаются только на ботриях и расположены на их краевых поверхностях. На линии ботриального валика, разделяющего дистальную и проксимальную поверхности ботрий, располагаются наиболее крупные микротрихии высотой до 16  $\mu\text{m}$  над тегументом. Ближе к центру ботрии и к медианной линии сколекса фиксаторные микротрихии уменьшаются в размерах до 4  $\mu\text{m}$  в длину. Центральная и апикальная области каждой ботрии свободны от фиксаторных микротрихий.

Фиксаторные микротрихии имеют вид слегка изогнутой вытянутой пластинки треугольной формы, заострённой на

апикальном конце. Они располагаются упорядоченными рядами на одинаковом расстоянии друг от друга и образуют наружный слой, напоминающий черепичную кровлю, в которой каждая микротрихия немного накрывает собой предыдущую.

Фиксаторные микротрихии взрослой *N. surmenicola* имеют **нетипичное** для большинства цестод строение. Фиксаторные микротрихии, как и трофические, покрыты наружной плазматической мембраной. Форма фиксаторных микротрихий на срезе похожа на нож мачете, лезвие которого расположено под углом к ручке-основанию. Цитоплазматическая базальная часть отсутствует, также отсутствует пластинка, разделяющая апикальную и базальную части у типичных микротрихий других цестод. На ультратонких срезах электронноплотный материал фиксаторных микротрихий имеет неупорядоченную исчерченную или глобулярную структуру, а так же иногда включает электронно-светлые спиралевидные структуры. Основание микротрихии опускается в тегумент до базальной плазматической мембраны и плотно закреплено тонко-фибрилярным матриксом. Базальная мембрана тегумента связана с основанием фиксаторной микротрихий полудесмосомами. Фиксаторные микротрихии *N. surmenicola* обладают способностью изменять форму, и по-видимому, обладают эластичностью и упругостью.

Другим удивительным отличием фиксаторных микротрихий *N. surmenicola* является то, что к основанию микротрихий подходят свободные нервные окончания (сенсорные окончания нейронов) и тонкие отростки мышечных клеток с миофибриллами.

Покровы *N. surmenicola*, как у всех цестод, представлены тегументом, подстилающей его развитой базальной пластинкой и мускулатурой кожно-мускульного мешка. Ядерные участки неодермиса (тегумента) погружены под базальную пластинку и слои покровной мускулатуры. Слой дистальной цитоплазмы достигает в толщину около 2  $\mu\text{m}$  и содержит множество мелких везикул с тёмным гранулярным содержимым.

*N. surmenicola* имеет отличия в строении тегумента в области ботрий, который существенно отличается от строения тегумента на других участках сколекса и стробылы. Дистальная цитоплазма тегумента ботрий образует апикальные гребни и базальные складки. Ширина апикальных гребней составляет около 1-1.6  $\mu\text{m}$ , а высота – 1.2  $\mu\text{m}$ . Они располагаются плотно друг к другу: расстояние между двумя соседними гребнями – не более 0.8-0.9  $\mu\text{m}$ . На апикальных гребнях расположены филаментозные микротрихии, а между гребнями, в их основании расположены крупные чешуевидные микротрихии.

Базальные складки цитоплазмы тегумента представляют собой цитоплазматические мостики, или отростки тегументальных клеток, соединяющие ядерные участки с дистальным слоем цитоплазмы. Они имеют одинаковый диаметр 2  $\mu\text{m}$ , расположены правильными рядами, окружены фибриллярным экстраклеточным матриксом и мышечными тяжами. Базальные складки образуют строго упорядоченную ячеистую структуру под тегументом ботрий. Опорный матрикс базальной пластинки развит очень мощно; в субтегументе найдены клетки, предположительно секретирующие

его фибриллярный материал. Толщина базальной пластинки достигает 1  $\mu\text{m}$ , глубина её складок – до 5  $\mu\text{m}$ . Каждая складка базальной мембраны соответствует нижележащим пучкам продольной мускулатуры. Дистальная цитоплазма между этими складками богата маленькими электронно-плотными везикулами и митохондриями.

На ботриях значительно усилена мускулатура покровов, здесь образуются дополнительные слои кольцевых и продольных мышц. Имеется строгая упорядоченность в расположении мышечных и тегументальных отростков в зоне под базальной мембраной дистальной цитоплазмы тегумента ботрий. Тяжи тегументальной цитоплазмы имеют диаметр около 2 микрон и всегда сопровождаются двумя тонкими мышечными тяжами. Каждый комплекс тяжей окружен толстым слоем межклеточных фибрилл, таким образом, что *lamina reticularis* представляет собой упорядоченный слой, простирающийся на сотню микрон до цитонов тегумента. За ботриями и в задней области сколекса, тегумент имеет типичное строение и не образует упорядоченных складок.

Особое строение тегумента ботрий и связь фиксаторных микротрихий с сенсорными окончаниями и мышцами подтверждает опорно-двигательную функцию для покровов и самих ботрий. Известно, что плероцеркоиды нибеллинии обладают высокой степенью подвижности, активно плавая в экспериментальных условиях. При поступательном движении они скользят на одной из

ботрий, задействуя мускулатуру и структуры неодермиса (чешуевидные микротрихии) для передвижения.

### **Сенсорные органы *Nybelinia surmenicola***

В тегументе сколекса были обнаружены чувствительные органы в виде свободных нервных окончаний ресничного и безресничного типа. Распределение сенсорных органов на сколексе и теле *N. surmenicola* неравномерно. На сколексе сенсорные органы расположены на ботриальных валиках по краям ботрий, в теменной области, и на границе распределения фиксаторных микротрихий дистальной поверхности ботрий. На сколексе имеются 5 типов сенсорных органов, отличающихся по ультраструктурной организации.

*Ресничные сенсорные органы* многочисленны в тегументе ботриальных валиков и на границе распределения фиксаторных микротрихий в верхней части сколекса. Ресничные рецепторы располагаются группами по несколько штук. Они часто встречаются вместе с безресничными окончаниями, расположенными под тегументальной пластинкой.

Тип 1. Ресничное сенсорное окончание расположено в дистальной цитоплазме, включает одно электронно-плотное кольцо под септированной десмосомой, кинетосому, круглые электронно-плотные везикулы, микротрубочки и митохондрии. Ресничка цилиндрическая короткая, обычно не возвышается над микротрихиями. Базальное тело хорошо развито.

Тип 2. Ресничное сенсорное окончание включает два массивных электронно-плотных кольца под септированной десмосомой, кинетосому, редкие мелкие светлые везикулы. Ресничка цилиндрическая, расположена в основании складки тегумента между фиксаторными микротрихиями

Тип 3 представляет безресничное окончание дендрита цилиндрической формы, которое часто встречается под базальной мембраной тегумента. Чувствительное окончание связано с базальной мембраной тегумента кольцевой септированной десмосомой. Окончание содержит три опорных кольца, подстилающих десмосому, и электронно-плотный апикальный диск. Центр нервного отростка занимает длинный мощный корешок, снаружи которого имеются крупные вытянутые митохондрии и многочисленные микротрубочки. Эти чувствительные дендриты имеют диаметр 1  $\mu\text{m}$ , диаметр корешка составляет 0.5  $\mu\text{m}$ , длина корешка превышает 5  $\mu\text{m}$ . Проксимальный конец корешка уплотнен в виде двух зубцов, к которым прилегают электронно-плотные сферические тельца или пузырьки. Глубже дендрит содержит многочисленные микротрубочки. В зоне субтегумента, дендрит по всей длине окружен тонкофибрилярным матриксом в виде наружного слоя толщиной 0.25  $\mu\text{m}$ . Сенсорные органы 3-го типа многочисленны в тегументе ботрий.

Тип 4. Чувствительное окончание расположено в дистальной цитоплазме тегумента, в ее средней части. Бульба заполнена электронноплотными везикулами, кольцевой септированный

контакт подстлан одним опорным кольцом, нет кинетосомы и корешка, мембрана окончания образует тонкие боковые выросты.

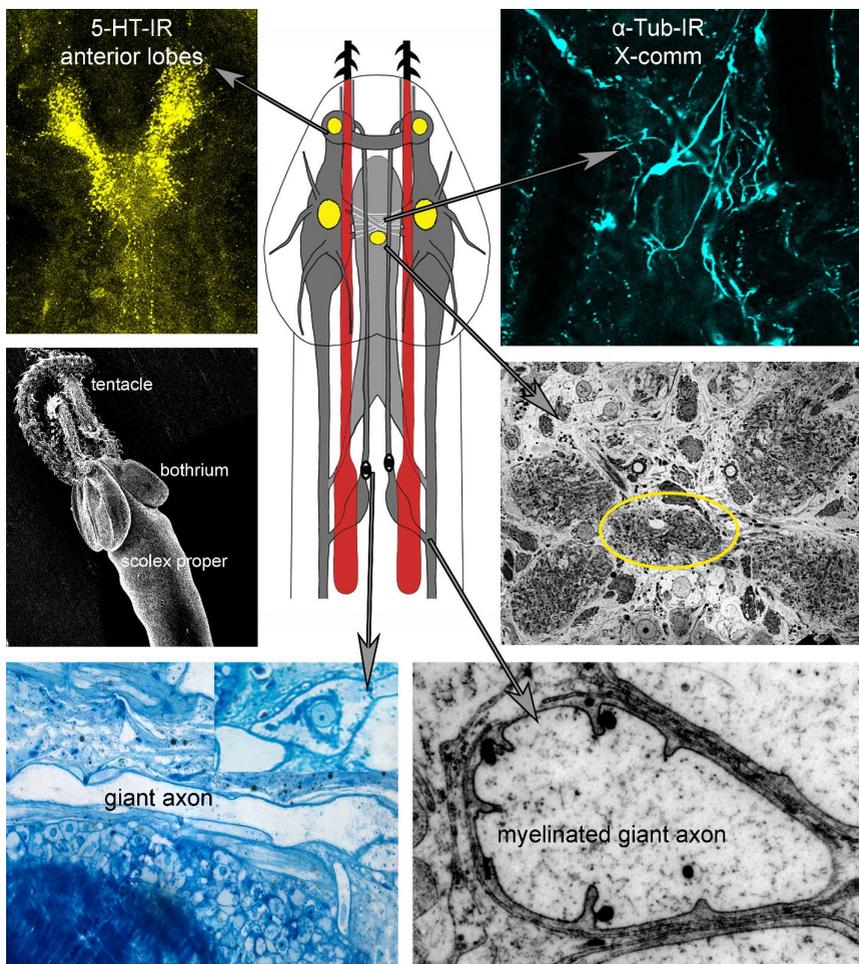
Тип 5. Свободные окончания чашевидной формы в виде очень тонких дендритов диаметром 450 нм в апикальной части, связаны с поверхностью тегумента узкой порой; кинетосома и корешок отсутствуют; септированный контакт и опорное кольцо слабо развиты. Чашевидные окончания представляют собой ответвления от одного общего дендрита и лежат в тегументе группами по 3-4 отростка.

### 3.3. Строение нервной системы трипаноринх

Долгое время нервная система цестод считалась вторично упрощённой вследствие перехода к полностью паразитическому образу жизни (Беклемишев, 1964; Куперман, 1988), её описывали как просто устроенный ортогон (Котикова, 1976, 1977, 1979, 1991).

Однако детальные исследования нервной системы ленточных червей выявили наличие сложного компактного скопления нейронов и нейропилей (Бисерова, 2004; Бисерова, Корнева, 2012; Гордеев, 2016; Biserova et al., 2020), соответствующее определению мозга билатерий (Richter et al., 2010).

Например, установлено, что мозг *Parachristianella* sp. включает более 200 нейронов, среди которых описано 5 ультраструктурных типов, а также глиальные клетки. Мозг состоит из 4 фронтальных и 4 латеральных долей и непарной центральной доли. Фронтальные доли объединены полукольцевыми комиссурами в пары. Двойные латеральные доли соединены медианной и крестовой комиссурами. В составе мозга обнаружены хоботковые и бульбарные нервы, состоящих из миелинизированных гигантских аксонов, тела которых лежат в крестовой комиссуре и в верхних и нижних отделах этих нервов. Мозг содержит морфологически оформленные нейропилы всех долей: пять нейропилей в центре ганглия и четыре нейропиля фронтальных долей; а так же командные нейроны крестовых комиссур, не описанные ранее в нервной системе цестод.



***Схема и характерные детали строения нервной системы трипаноринх***

*На рисунке показаны серотонинэргическая иммунореакция в передних долях мозга (5-HT-IR), реакция на нейротубулин в*

нейронах X-крестовой комиссуры (*a-TUB-IR*), 5 нейропилей в центральной части мозга с обозначенным нейропилем центральной доли (желтый овал), гигантские аксоны в бульбарных нервах и миелиноподобные оболочки гигантского аксона.

### **Анатомия мозга *Nybellinia surmenicola***

*N. surmenicola* обладает массивным мозгом, который расположен медиально в зоне *pars bothriialis* и *pars vaginalis* в окружении четырёх хоботковых влагалищ, под крестообразными мышечными тяжами, которые стабилизируют положение влагалищ в верхней части сколекса. Мозг взрослой *N. surmenicola* имеет сложную архитектуру, включает 9 долей и состоит из двух пар передних, одной непарной центральной и двух пар латеральных долей. Из мозга каудально выходят латеральные нервные стволы и центральный нерв, объединяющий бульбарные ганглии, а также дорзальные, вентральные и латеральные парные корешки, выходящие из долей мозга. Передние доли объединены дорзальной и вентральной полукольцевыми комиссурами; латеральные доли связаны между собой крестовой и медианной комиссурами.

Через мозг проходят каналы выделительной системы: парные дорзальные и парные вентральные экскреторные сосуды; в центре мозга имеется медианный анастомоз, соединяющий вентральные экскреторные сосуды. Центральная зона мозга расположена проксимальнее парных экскреторных сосудов, латеральные доли - дистальнее.

**Передние доли мозга.** Четыре передние (или фронтальные) доли *N. surmenicola* лежат под крестообразными мышцами, связывающие дозальную и вентральную, и латеральные правую и левую стороны верхней части сколекса. Передние доли сложно организованы и включают массивные компартменты из нейритов и компартменты, включающие сомы нейронов. Доли образуют дорсальную и вентральную пары, которые разделены двумя мышечными тяжами, протянутыми в латеро-латеральном направлении. Нейропили передних долей объединены массивными полукольцевыми комиссурами, дорсальной и вентральной. Нейропили и комиссуры составляют основной объём передних долей; тела нейронов расположены в каждой доле фронтально, выше полукольцевых комиссур, объединяющих правые и левые доли. Фронтальные скопления нейронов передних долей не образуют единого коркового слоя вокруг нейропиля; он занимает латеральное положение и отделен от перикарионов. 4 фронтальных группы нейронов включают до 30 перикарионов каждая, и приурочены к внутренней стороне стенки влагалища. Кроме того, обнаружены отдельные нейроны, которые лежат среди нервных отростков и в нейропилях; возможно, это интернейроны. По три гигантских нейрона лежат в центральной зоне между дорсальной и вентральной правой и левой передними долями, образуя две симметричных группы. В самом центре, в зоне пересечения крестовых мышц, лежит группа гигантских униполярных нейронов, отростки которых формируют X-крестовую комиссуру, соединяющую нейропили долей по диагоналям.

Глубже, под крестовыми мышцами, передние доли объединяются мощными дорзальной и вентральной комиссурами в пары; 4 нейропиля занимают основной объем, располагаясь по углам вытянутого четырехугольника. Из нейропилей передних долей выходят парные вентральные и дорсальные корешки, а также латеральные корешки, огибающие хоботковые влагалища латерально с внешней стороны. В центральной зоне расположены тела нейронов. Помимо этого, от передних долей отходят две пары передних нервов, уходящих в апикальную часть сколекса. Передние нервы проходят с внутренней стороны вдоль хоботковых влагалищ.

Следует отметить строгую симметричность в расположении компарментов фронтальных долей мозга и центральных гигантских нейронов. Парные экскреторные сосуды лежат в центральной зоне и соединены поперечным экскреторным анастомозом.

*Центральная доля.* Центральная непарная доля начинается под полукольцевыми комиссурами передних долей и простирается каудально дальше латеральных долей. Она включает крупные нейроны с хорошо заметными ядрами и множество нервных волокон. Их тела лежат в середине центральной доли. В состав центральной доли входит X-образная крестовая (X-shaped) комиссура, которая сформирована гигантскими аксонами до 10 – 15  $\mu\text{m}$  в диаметре, входящими в нейропили латеральных долей. Нейроны, формирующие эти аксоны, имеют небольшую вытянутую сому с округлыми ядрами и хорошо оформленными мелкими

ядрышками. Комиссура по диагоналям соединяет четыре нейропиля латеральных долей.

Глубже проходит ещё одна комиссура – медианная, соединяющая правую и левую пары нейропилей латеральных долей. Медианная комиссура состоит из аксонов разного диаметра и со всех сторон окружена крупными нейронами центральной доли. В зоне медианной комиссуры расположены гигантские биполярные и триполярные нейроны, достигающие размеров сомы  $40 \times 20 \text{ мкм}$  с овальными ядрами  $13 \times 6 \text{ мкм}$ .

Кроме тел нейронов, центральная доля включает 4 кластера гигантских аксонов, ориентированных строго каудально, которые дают начало центральному нерву. Кластеры располагаются снаружи тел нейронов крестовой комиссуры, образуя дорсальную и вентральную пары. Четыре плотных пучка нервных отростков диаметром около  $25\text{-}30 \text{ мкм}$  каждый, включают по 2-3 гигантских аксона диаметром  $10\text{-}12 \text{ мкм}$ . Каждый кластер окружен собственной оболочкой; глубже (каудальнее) они объединены общей оболочкой в центральный нерв, протянутый назад к бульбарным ганглиям.

***Центральный нерв.*** Центральный нерв представляет собой мощный тяж, состоящий из четырёх пучков нервных отростков, выходящих назад из центральной доли к мускульным бульбусам хоботков. На дорсальной и вентральной сторонах пучки сближены попарно и объединены в дорсальную и вентральную пары, которые ближе к бульбусам расходятся, формируя 4 бульбарных нерва, по одному нерву к каждому бульбусу. Тела нейронов в составе

центрального нерва отсутствуют. Около каждого бульбуса формируются мощные бульбарные ганглии, состоящие из крупных нейронов. Эти ганглии продолжаютя вдоль мышечной стенки до заднего конца бульбусов и осуществляют иннервацию хоботкового аппарата.

*Латеральные доли.* Латеральные доли образуются из краевых частей передних долей после полукольцевых комиссур. В центре мозга они представляют собой четыре плотных скопления нейритов и нейронов. В состав латеральных долей входят аксоны крестовой и медианной комиссуры. Нейроны латеральных долей приурочены к периферии с внешней стороны долей и еще образуют две симметричные компактные группы, расположенные медиально между дорзальным и вентральным нейропилями латеральных долей. Глубже отростки этих крупных нейронов, формируют самостоятельные нейропили диаметром около 25  $\mu\text{m}$ ; нейропили содержат по 3 гигантских аксона. Размеры нейронов латеральных долей меньше нейронов центральной доли. Ниже медианной комиссуры 4 латеральных нейропиля сливаются в сдвоенные правую и левую латеральные доли, простирающиеся каудальнее ботрий. Постепенно доли уменьшаются, вытягиваются в дорзо-вентральном направлении, сохраняя сдвоенную структуру нейропилей. На уровне середины ботрий от латеральных долей отходят дорсальные и вентральные корешки, огибающие хоботковые влагалища в виде полукольцевых нервов, иннервирующих мускулатуру сколекса. Второй кольцевой нерв обнаружен перед началом мускульных бульбусов; он так же

образован вентральными и дорзальными корешками латеральных долей. Постепенно латеральные доли мозга плавно переходят в главные латеральные стволы, утрачивают сдвоенную структуру, имеют округлую форму нейропиля в поперечном сечении и окружены по периферии мелкими нейронами.

**Главные латеральные стволы.** Главные латеральные стволы являются прямым продолжением нейропилей латеральных долей мозга и представляют собой плотные скопления нервных отростков, скомпонованных в мощные тяжи размером примерно 50 x 25  $\mu\text{m}$ . Как среди отростков, так и рядом были обнаружены тела нейронов. Латеральный ствол окружён клетками с вытянутыми крупными ядрами неправильной формы и с большими участками гетерохроматина. Их цитоплазма наполнена тёмным мелкогранулярным материалом и содержит крупные (0,5-0,9  $\mu\text{m}$ ) округлые митохондрии с отчётливыми кристами. Главные стволы располагаются ровно на медианной линии, без смещения в какую-либо из сторон.

**Периферическая нервная система** представлена многочисленными нервами в зоне кортикальной паренхимы. Ниже *pars bothriialis* сколекс пронизан множеством мелких периферических нервов, осуществляющих иннервацию продольной и тегументальной мускулатуры сколекса и тела. В субъегументе и кортикальной паренхиме сколекса обнаружены чувствительные нейроны, свободные дендриты которых оканчиваются в тегументе ботрий. Тонкие нервы пронизывают заднюю складку за сколексом -

велюм, проходя вдоль продольных выделительных каналов. Периферические нервы велюма окружены вытянутыми клетками неправильной формы, которые образуют длинные тонкие выросты, оборачивающие нерв, они содержат крупные митохондрии (1,5-2  $\mu\text{m}$ ).

Тонкое строение нервной системы *N. surmenicola* обнаруживает большое разнообразие ультраструктурных типов, которые различаются по положению в мозге, по форме и размерам сомы, ядра, электронной плотности цитоплазмы, а также по размерам и характеру везикул. По размерным характеристикам выделены мелкие, крупные и гигантские нейроны. Гигантские нейроны достигают 20-30  $\mu\text{m}$  в диаметре сомы и расположены в центральной доле, медианной и крестовой комиссурах и в бульбарных ганглиях. Крупные (10-15  $\mu\text{m}$ ) и мелкие (от 3-5  $\mu\text{m}$  и до 10  $\mu\text{m}$ ) нейроны встречаются в каждой доле мозга. Мелкие нейроны преобладают в главных латеральных стволах в зонах *pars bulbosa* и *pars postbulbosa*, а также к ним относятся периферические нейроны субтегументального плексуса.

По структуре цитоплазмы нейроны разделяются на *светлые* и *темные*. Цитоплазма светлых нейронов электронно-прозрачная, не содержит свободных рибосом и  $\beta$ -гликогена; гранулярный ЭПР слабо развит, плоские цистерны располагаются преимущественно вокруг ядер; встречаются небольшие овальные митохондрии; в нейритах имеются микротрубочки и редкие цистерны гладкой ЭПС. Везикулы немногочисленны в зоне комплекса Гольджи и в зоне синаптических контактов.

Цитоплазма темных нейронов плотная, заполнена скоплениями рибосом, шероховатой ЭПР, и гранулами  $\beta$ -гликогена. На периферии перикариона встречаются небольшие округлые митохондрии (0,3-0,4  $\mu\text{m}$ ) и микротрубочки.

Везикулы в разных нейронах и их отростках подразделяются на прозрачные и плотные пузырьки круглой или овальной формы разного диаметра. Отростки нейронов образуют многочисленные синаптические контакты, преимущественно собранные в нейропилях долей, а также в проводящей зоне главных стволов и выходящих корешков мозга.

Особенностью взрослой *N. surmenicola* является четкая компартментализация мозга, каждая часть объединена в плотный конгломерат, окруженный фибриллярной оболочкой. На периферии мозга лежат мелкие клетки с плотной цитоплазмой, выделяющие фибриллы экстраклеточного материала, который формирует оболочку долей и выходящих корешков мозга.

Остановимся на описании нескольких ультраструктурных типов нейронов, наиболее часто встречающихся в мозге и стволах.

Тип №1. *Светлые униполяры передних долей*: к ним относятся нейроны, образующие крупные клеточные скопления в передних долях. Это грушевидные клетки среднего размера, диаметр перикариона 5-9  $\mu\text{m}$ , с крупными округлыми ядрами, заполненными эухроматином с чёткими вкраплениями гетерохроматина у ядерной мембраны и 2-3 ядрышками. Наружная плазматическая мембрана нейрона образует редкие глубокие инвагинации, почти доходящие до ядра и разделяющие

перикарион на лопасти. Лопасты плотно прижаты друг к другу и расходятся только на вытянутом конце нейрона. Цитоплазма светлая, заполнена большим количеством неравномерно распределённых рибосом, свободных и в составе шероховатой ЭПР, и гранулами  $\beta$ -гликогена. В цитоплазме содержатся микротрубочки, небольшие овальные митохондрии и мелкие электронноплотные везикулы (dv) диаметром 70-80 нм. Перикарионы располагаются на периферии проводящей части передних долей. Снаружи нейроны окружены фибриллярным матриксом, внутренней частью они прилегают к скоплению нейритов с электронно-плотными гранулами неправильной формы и разного размера: от 0,15 до 0,3  $\mu\text{m}$ .

Тип № 2. *Тёмные лопастные* нейроны размером около 6-10  $\mu\text{m}$ , с тёмной цитоплазмой. Перикарион образует глубокие инвагинации, почти доходящие до ядра, и формирует широкие лопасти. Ядра овальные, заполнены однородным эухроматином. Цитоплазма тёмная, с большим содержанием рибосом и  $\beta$ -гликогена, многочисленными митохондиями разной формы и размера. Электронноплотные округлые или овальные везикулы (dv) диаметром 70 нм приурочены к периферии лопастей сомы. Нейроны лежат в окружении нейритов или на периферии проводящей части передних долей, окружены плотно упакованным опорным фибриллярным матриксом.

Тип №3. *Гигантские нейроны*: обнаружены в крестовой комиссуре и бульбарных ганглиях. Размеры перикарионов варьируют от 20 до 30  $\mu\text{m}$ . В крестовой комиссуре обнаружены би-

и триполярные гигантские нейроны. Гигантские нейроны отличает светлая цитоплазма перикариона, неглубокие радиальные инвагинации наружной мембраны не доходят до круглого ядра и не образуют регулярных лопастей. Овальные митохондрии (0,3  $\mu\text{m}$ ) многочисленны в зоне перикариона, в нейритах приурочены к периферии клетки. В аксонах многочисленные микротрубочки ориентированы продольно. Нейроны этого типа продуцируют округлые светлые везикулы (cv) диаметром 60-70 нм и более многочисленные тёмные округлые везикулы (dv) диаметром 30-40 нм. Отростки гигантских нейронов в поперечном сечении имеют регулярные неглубокие инвагинации наружной мембраны, к которым приурочены митохондрии и везикулы.

Тип №4. *Нейросекреторные нейроны*: в средней части сколекса на уровне передних долей мозга неподалёку от влагалищ хоботков обнаружены нейросекреторные нейроны размером 4-5  $\mu\text{m}$ . Они имеют активное ядро неправильной формы, с заметным ядрышком и малым количеством гетерохроматина. Сомы неправильной формы, образует широкие лопасти. Цитоплазма неоднородная, содержит рибосомы, микротрубочки и везикулы с электронно-плотным центром и светлым ободком (dense-core vesicles, dcv) диаметром 100 нм.

Тип №5. *Периферические сенсорные нейроны*: в апикальной части сколекса среди субтегументальных клеток были обнаружены сомы нейронов, чьи отростки протянуты к тегументу. Это маленькие клетки диаметром около 3-5  $\mu\text{m}$  с крупным активным ядром неправильной формы, занимающим более 2/3 клетки.

Поверхностная мембрана сомы образует неглубокие инвагинации. Цитоплазма тёмная, содержит большое количество рибосом и участки шероховатой ЭПР. Эти нейроны содержат округлые светлые везикулы (cv) диаметром 50-70 нм, а также округлые везикулы с электронно-плотным содержимым и светлым ободком (dcv) диаметром 80-100 нм.

*Нейроны главных латеральных стволов* отличаются по размерам и структуре от нейронов мозга. На сколексе в зонах *pars vaginalis* и *pars bulbosa* продольные латеральные стволы представлены плотным пучком нейритов с лежащими на поверхности биполярными нейронами, а так же отдельными интернейронами внутри нейропиля. Ствол окружен электронноплотной оболочкой, сформированной мелкими плотными клетками, расположенными в периферийной части ствола. Обнаружены *темные и светлые биполяры*, с диаметром сомы около 5  $\mu\text{m}$ . В перикарионе встречаются мелкие везикулы средней электронной плотности ( $dv=50$  нм). Кроме зрелых нейронов, на поверхности ствола обнаружены малодифференцированные нейроны с зернистой цитоплазмой и недоразвитым отростком. В центральной части ствола имеются многочисленные синаптические контакты, в том числе на поверхности сомы интернейрона. Синапсы содержат единичные электронноплотные везикулы, микротрубочки; постсинаптическая мембрана несет скопление плотного филаментозного материала.

***Оболочки мозга.*** На полутонких срезах на светооптическом уровне мозг, центральный нерв и главные нервные стволы

отчетливо отграничены от окружающих тканей темной плотной тонкой оболочкой. На ультраструктурном уровне в разных отделах мозга, главных стволов и нервов обнаружены глия-подобные клетки, формирующие тонкую оболочку вокруг скоплений нейронов, вокруг нейропилей и бульбарных нервов, вокруг гигантских аксонов. В разных отделах нервной системы оболочка может иметь разное строение. В одних случаях оболочка представлена слоем экстраклеточных фибрилл, в других представлена тонкими отростками, плотно прилегающими друг к другу и окружающими компартмент нейропиля или группу нейронов. Плотный фибриллярный матрикс имеет форму толстой стенки, ограничивающей передние части мозга или нейропили. Оболочка вокруг передних долей может состоять из нескольких слоев упорядоченных фибрилл и достигать 1  $\mu\text{m}$  в толщину. Экстраклеточные фибриллы оболочки мозга синтезируются специализированными клетками в составе тканей внутренней среды цестоды.

На периферии долей мозга и в латеральных стволах обнаружены мелкие темные глия-подобные клетки с маленькими ядрами и плотной гранулированной цитоплазмой. Они не содержат синаптических везикул, не образуют синапсов. Вокруг ядра цитоплазма этих клеток содержит многочисленные митохондрии. Эти клетки формируют длинные тонкие отростки вокруг отдельных нейронов и скоплений нейритов, изолируя отдельные компартменты нервной ткани друг от друга.

***Синаптические контакты.*** Синаптические контакты

сконцентрированы в нейропилях долей мозга. Кроме того, они встречаются на поверхности тел интернейронов, а так же в нервах ПНС и на мышцах. В нейропилях передних долей пресинаптические окончания содержат мелкие округлые везикулы с неоднородным содержимым (30 нм) и митохондрии. Имеется постсинаптическое уплотнение: к постсинаптической мембране прилегает небольшое количество электронно-плотного материала. Помимо этого, в терминалях содержатся митохондрии. В другом типе синапсов в пресинаптической зоне были обнаружены электронно-плотные везикулы диаметром 70-80 нм и мелкие и светлые везикулы диаметром 30-40 нм. Также аксоны содержат крупные овальные митохондрии (до 1  $\mu\text{m}$ ) с отчётливыми кристами. В латеральном стволе также было обнаружено много синаптических контактов. Контактующие мембраны химических синапсов формируют синаптические щели. Были обнаружены электронно-плотные везикулы диаметром 50-70 нм, светлые везикулы с плотным центром диаметром 15-20 нм и мелкие электронно-плотные везикулы (15 нм).

В апикальной части сколекса нервные отростки тоже содержат округлые везикулы: более электронно-прозрачные (50-60 нм) и более электронно-плотные (60 нм). Аксоны содержат крупные округлые митохондрии (1  $\mu\text{m}$ ). Синаптические контакты были обнаружены в области периферических нервов вельюма. Пресинаптические терминали содержат округлые везикулы (50-80  $\mu\text{m}$ ).

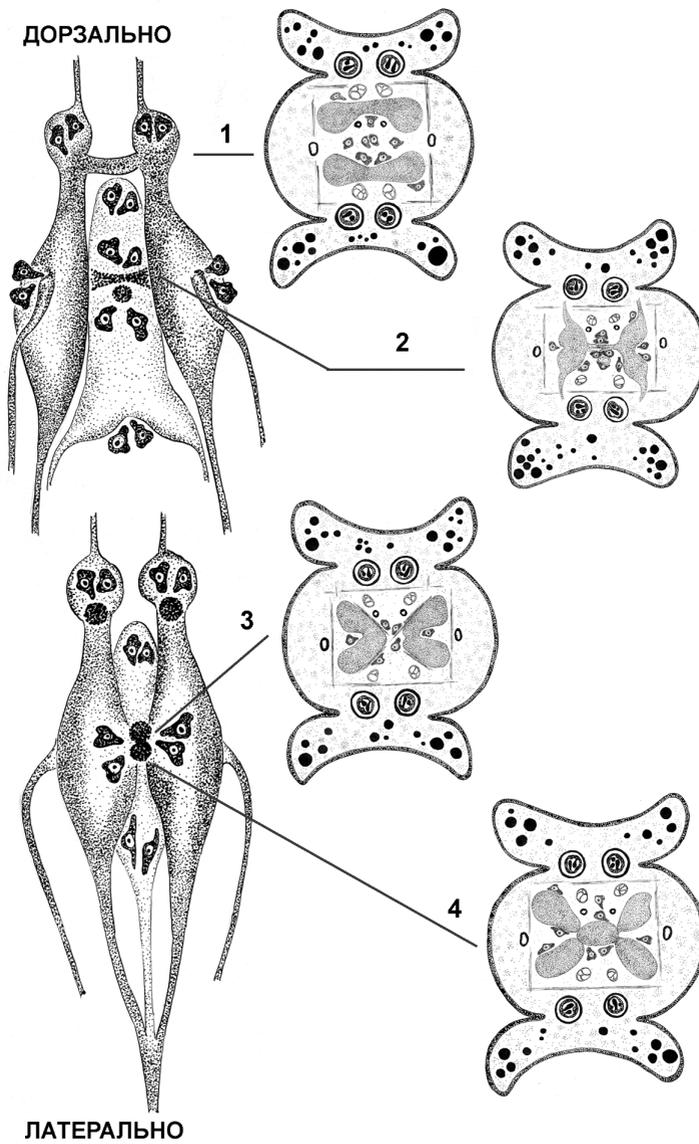


Схема строения мозга представителей сем. *Lacistirhynchoidea*

На рисунке дано схематическое изображение фронтального и латерального вида мозга, полученного по реконструкции серийных срезов, которое дополнено схемами поперечного сечения мозга на уровне передних долей (1), латеральных долей и медианной комиссуры (2), латеральных долей и крестовой комиссуры (3), на уровне 5-ти нейропилей, включая нейропилея центральной доли (4)

### **Анатомия мозга *Grillotia erinaceus***

Мозг *G. erinaceus* представлен четырьмя передними (фронтальными) долями, объединенными попарно полукольцевыми комиссурами, непарной центральной долей с крестовой комиссурой и 4-мя крупными латеральными долями, соединенными поперечной (медианной) комиссурой. В составе долей имеются нейропилеи – четко определяемые скопления нервных отростков. На периферии нейропилей и в составе комиссур располагаются крупные тела нейронов с отчетливо различимыми круглыми ядрами с ядрышками.

**Фронтальные, или передние доли** мозга расположены в апикальной области сколекса. 4 передних доли попарно объединяются в дорзальную и вентральную пары. В центре каждой доли расположен нейропилея, плотное скопление отростков, образующих синаптические контакты. Нейропилеи передних долей соединены полукольцевыми *дорсальной и вентральной* комиссурами. Из нейропилей передних долей выходят парные передние нервы, которые проходят к апикальному концу сколекса и к верхнему краю ботрий, иннервируя места выхода хоботков.

**Центральная доля** мозга расположена на уровне передней трети *pars bothriialis*, над медианной комиссурой. В состав центральной доли входит X-крестовая комиссура, состоящая из отростков и тел нейронов, перекрещивающихся по диагонали. Центральная доля мозга содержит многочисленные тела нейронов, впереди расположены группы секреторных клеток.

**Медианная комиссура** соединяет парные латеральные нейропилы латеральных долей мозга. Комиссура включает крупные нейроны и их отростки. Латеральные нейропилы имеют вытянутую овальную форму и размер около 25 микрон в латеро-латеральном направлении. Тела нейронов окружают латеральные нейропилы неравномерно, образуя группы клеток по периферии в центральной и латеральных областях. Все вместе они формируют массивные латеральные доли.

**Латеральные доли** наиболее крупные и протяженные в переднезаднем направлении; они включают массивные вытянутые нейропилы, по периферии которых лежат сомы нейронов. Впереди латеральные доли соединены с фронтальными, или передними долями, которые протянуты до апикальной области сколекса.

В центре верхней части мозга обнаружены группы клеток, лежащие между и снаружи нейропилей, которые по форме и интенсивности окраски соответствуют секреторным (железистым) клеткам. Эти железы не связаны с тегументом. Вероятно, их протоки идут к теменной области сколекса. Близость клеток желез к нейропилям мозга предполагает их тесное взаимодействие.

В задней части мозга под медиальной комиссурой имеются парные латеральные корешки, выходящие из парных латеральных нейропилей с их дорсальной и вентральной сторон. Место выхода главных латеральных стволов из нейропилей располагается на уровне половины длины ботрий. Глубже, на уровне заднего конца ботрий от главных латеральных нервных стволов отходят по два малых ствола, к дорсальной и вентральной сторонам тела. Диаметр главного нервного ствола составляет около 20 микрон, малых – до 10 микрон. Латеральные стволы постепенно изгибаются к латеральным сторонам тела и следуют назад вдоль латеральной части хоботковых влагалищ в единой парасагиттальной плоскости.

У основания ботрий (на уровне заднего конца) от латеральных стволов отходят пучки нервных отростков в сторону нижнего края ботрий. По мере продвижения в паренхиме адгезивной поверхности, нервный тяж ветвится на нервы второго и третьего порядка, образуя разветвленную сеть.

***Строение бульбарных нервов и гигантских аксонов.*** Из мозга выходят главные и малые нервные стволы, а так же бульбарные нервы, иннервирующие мускульные бульбусы. Аксоны бульбарных нервов прилегают снаружи к хоботковым влагалищам на всем их протяжении и повторяют их синусоидное расположение внутри сколекса. Далее бульбарные нервы проходят вдоль медиальной стороны мышечных бульбусов, прилегая к слою ядер мышечных клеток. На уровне половины длины мышечного бульбуса аксоны входят в трофическую зону клеток каждого бульбуса и, проходя глубже, иннервируют слои мышечных волокон. Аксоны в составе

бульбарных нервов организованы в группы, или кластеры. В кластере аксоны не одинаковы, диаметр центрального аксона немного превышает диаметр соседних аксонов и составляет 20-25 мкм. В то же время, нейриты в составе нервов и нейропилей не превышают в диаметре 0,5-1 мкм. Таким образом, в состав каждого бульбарного нерва входит 3 *гигантских аксона* и группа мелких нейритов. Снаружи кластеры гигантских аксонов, образующих бульбарные нервы, покрыты тёмно-окрашенной глиа-подобной оболочкой. На поверхности аксонов имеются мелкие клеточные тела с отростками, формирующими тонкую оболочку нерва. Для гигантских аксонов характерны особенные черты тонкого строения: их аксолема имеет радиальные складки и более плотные зоны контактов с мелкими аксонами.

Все части мозга *G. erinaceus* поддерживаются мышечными тяжами, расположенными в дорсо-вентральной и латеро-латеральной плоскостях. Мышцы образуют упругий каркас, отграничивающий зону мозга и выходящих нервов от хоботковых влагалищ.

## Строение глии в нервной системе *Tруpanorhyncha*

Впервые глиальные клетки были обнаружены в мозге позвоночных животных, и долгое время существовало мнение, что они отсутствуют в нервной системе низших животных. Клетки глии позвоночных занимают до 50% объема мозга; представлены широким структурным разнообразием и имеют различное происхождение: из нейроэктодермы, мезенхимы, нейромезодермы, стволовых клеток. Глия топографически разделяется на центральную (астроциты, олигодендроциты и их производные) и периферическую – Шванновские клетки и сателлиты, формирующие миелиновые оболочки нервов. Морфологические типы глиальных клеток отличаются строением и специфическими молекулярными маркерами, но также могут трансформироваться из одного типа в другой. Доказано, что глиальные клетки позвоночных и беспозвоночных вносят вклад в функционирование нейронов и способны воспринимать от них сигналы (Coles, Abbott, 1996); в глиальных клетках регистрируется электрофизиологический и метаболический ответ на действие многих трансмисмиттеров и модуляторов (Cooper, 1995). Установлены тесные функциональные взаимодействия между нейронами и глиальными клетками многих беспозвоночных.

До сих пор не понятно, на каком этапе эволюционного развития нервной системы произошла структурная и функциональная дифференцировка глиальных клеток. Ультраструктурные и иммуноцитохимические исследования подтверждают существование глии у немертин и аннелид. Глия

немертин представлена многочисленными мелкими клетками, обнаруженными в церебральном ганглии и в латеральных стволах. Их цитоплазма богата фибриллами, отростки образуют оболочку нейронов и нейропиля располагаясь между фибриллярной пластинкой и нервными элементами (Голубев, 1982; Сотников и др., 1994). Глиальные клетки аннелид являются обязательным компонентом нервной системы всех изученных в этом отношении видов. Они формируют оболочки ганглиев и нейропилей, отличаются наличием фибрилл и филаментов как основного компонента в составе цитоплазмы перикариона и отростков (Hulsebosch, Bittner, 1981). Глия кольчатых червей разделяется на кортикальную, формирующую внешнюю оболочку ганглиев, и медуллярную, участвующую в изоляции нейропилей и отростков (Голубев, 1982). Структурные отличия между кортикальными и медуллярными клетками глии наиболее ярко выражены у пиявок, медуллярная глия которых представлена гигантскими глиальными клетками нейропилей. Для них характерно постоянное число и местоположение, отчетливо выраженная зональность цитоплазмы, включающей пучки промежуточных филаментов, по своей толщине отвечающие глиальным филаментам позвоночных (Riehl, Schlue, 1998). Кортикальная оболочка представлена микроглиальными клетками, способными перемещаться (Голубев, 1970; 1982; Сотников и др., 1994). Олигохеты обладают развитой системой глио-нейронных отношений; у них обнаружен миелин, гигантские нервные волокна в составе стволов изолированы миелиноподобной оболочкой (Zoran *et al.*, 1988). Миелиновая оболочка дождевого

червя состоит из 20–200 слоев, спирально закручена на концах, в области перехвата, как и у позвоночных (Roots, Lane, 1983; Roots *et al.*, 1991). Отличием от позвоночных является не одинаково компактное строение миелина, иногда между мембранами остаются слои цитоплазмы в виде сэндвича (Gunther, 1976).

До сих пор не существует ответа на вопрос: имеются ли специализированные глиальные клетки в нервной системе свободноживущих и паразитических плоских червей. Обзор литературы показывает, что у турбеллярий, цестод, трематод, амфиллинид, темносефаллид и моногеней имеются клетки, формирующие оболочки ганглиев и стволов, участвующие в обертывании аксонов и участков нейропиля, природа которых неясна. Наиболее вероятной функцией этих клеток считается участие в трофической и механической поддержке, и, возможно, электрической изоляции нейронов (Rohde, 1970; Ferrero *et al.*, 1985; Rohde, Webb, 1986; Reuter, Palmberg, 1990; Sukhdeo, Sukhdeo, 1994; Bedini, Lanfranchi, 1998; Biserova 2000a, b; 2008a, b).

Среди ленточных червей, трипаноринхи были одними из первых, у кого в нервной системе описаны сразу несколько типов клеток, выполняющих функции, сходные с глиальными клетками мозга позвоночных.

У изученных видов трипаноринх, все отделы ЦНС имеют тонкие оболочки, которые отчетливо ограничивают их от окружающей паренхимы и представлены отростками клеток и межклеточными фибриллами.

В долях мозга трипаноринх имеется 2 типа отростков, формирующих оболочки: темные и светлые. *Светлые глиальные клетки* дают отростки вокруг долей мозга и нервов. Их перикарионы находятся в непосредственной близости от нервных скоплений, входят в состав долей ганглиев и хоботковых нервов. Тонкие вытянутые тяжи электронно-светлой цитоплазмы почти не содержат органоидов и формируют 1–2-слойные оболочки вокруг тел нейронов, компактных групп аксонов или нервов, а также проникают глубоко в нейропилы, разделяя разнонаправленные компартменты отростков. Внутри нейропиля светлые тонкие отростки иногда формируют многослойную оболочку из плотно прилегающих друг к другу тяжей.

Тела клеток, формирующих светлые отростки, расположены кортикально, плотно прилегая к поверхности нерва. Ядро небольшое, имеет овально-лопастную форму, хроматин распределен неравномерно; цитоплазма в области перикариона содержит рибосомы, небольшие вакуоли с прозрачным и гранулярным содержимым, редкие мелкие митохондрии, иногда микротрубочки. Отростки окружают нервный компартмент тонким слоем в виде «пленки».

*Темные глиальные клетки* дают электронноплотные отростки, которые расположены рыхло, имеют расширения, содержащие рибосомы, бета-гликоген, липидные капли и плотную структурированную цитоплазму. Они обычно не прилегают к нервным элементам, но часто формируют протяженные контакты между собой, ограничивая межклеточное пространство вокруг

нервного пучка, образуя внутреннее пространство мозга. Межклеточное пространство между отростками темных глиальных клеток заполнено тонкими фибриллами. Принадлежность электронноплотных отростков к тем или иным клеточным ядрам затруднена; часть принадлежит клеткам, выделяющим фибриллярный материал межклетников; но, имеется вероятность, что среди них могут быть как отростки мышечных клеток, не содержащих миофибриллы, так и отростки клеток, формирующих стенки выделительных каналов.

*Третий тип глиальных клеток, формирующих оболочки, обнаружен в бульбарных нервах.* Бульбарные нервы окружены электронно-плотной тонкой оболочкой и каждый гигантский аксон в составе нерва также обернут электронно-плотным слоистым материалом. Ядра клеток, формирующих оболочки, лежат на периферии нерва, имеют овально-треугольную форму, с участками концентрированного и диффузного хроматина. Цитоплазма тонким слоем окружает ядро, плотно структурирована, содержит редкие митохондрии, и образует плотно прилегающие друг к другу очень тонкие отростки, обертывающие аксоны. Наружные мембраны глиальных отростков часто настолько плотно прилегают друг к другу, что слой межклеточного пространства нельзя различить. Конечные отделы отростков образуют специализированные контакты. Межклеточное пространство, там, где его можно проследить, содержит тонкодисперсный матрикс средней электронной плотности.

Таким образом, у трипаноринх отчетливо идентифицированы глиа-подобные клетки, формирующие оболочки нейронов и их отростков: мультиламеллярные клетки в мозге; клетки, формирующие миелиноподобную оболочку гигантских аксонов в бульбарных нервах.

Кортикальная и медуллярная глиа, представленная несколькими типами клеток, описана в ЦНС *Grillotia erinaceus*, Trypanorhyncha (Бисерова, 2008). Кортикальную оболочку церебральных ганглиев образуют фибробластоподобные глиальные клетки, синтезирующие фибриллы и участвующие в активном транспорте. Гигантские аксоны и бульбарные нервы имеют миелиноподобную оболочку, образованную специализированными глиальными клетками, содержащими протяженные мембранные структуры. Многослойные кортикальные оболочки нейропилей главных стволов *G. erinaceus* образованы глиальными клетками, отростки которых выделяют коллагеноподобные фибриллы и соединены протяженными контактами. Оболочка нейропиля выглядит как “многослойный сэндвич”, тела нейронов и глиальных клеток остаются снаружи оболочки. Клетки медуллярной глии обнаружены в главных стволах: крупные, электронно-плотные, сложной разветвленной формы, лежат в центральной части ствола и участвуют в обертывании групп отростков и редких интернейронов (Biserova, 2008b).

## Заключение

Строение нервной системы трипаноринх описано с разной степенью детализации у ряда видов: *Aporhynchus norvegicus* (Rees, 1941a), *Dibothriorhynchus grossum* (Rees, 1941b), *Grillotia heptanchi* (Rees, 1950), *Grillotia erinaceus* (Johnstone, 1911; Бисерова, 1991, 2004; Biserova et al., 2020), *Callitetrarhynchus gracilis* (Rees, 1988), *Parachristianella sp.* (Бисерова, Корнева, 2012), *Dollfusiella aculeate* (Biserova et al., 2020), а также для плероцеркоидов *Nybelinia surmenicola* (Гордеев, 2016). Нервная система *G. erinaceus* была изучена как иммуноцитохимическими (Crangle et al., 1995; Halton, 1994), так и ультраструктурными методами, были обнаружены несколько типов нейронов, сенсорных органов, гигантские аксоны и несколько типов глиальных клеток (Бисерова, 2008; Biserova, 2008a,b).

Одно из самых ранних исследований нервной системы трипаноринх было проведено в начале 20 века, для вида *Tetrarhynchus erinaceus*, который в будущем будет переименован в *Grillotia erinaceus* (Johnstone, 1911). Мозг представлен парным церебральным ганглием: четыре передние доли сливаются в дорсальную и вентральную доли, отростки в составе нейропилей передних долей перекрещиваются, формируя X-образную комиссуру, каудальнее нейропили снова сливаются, образуя четыре мощных латеральных нейропиля, между которыми ниже проходит мощная медианная комиссура, соединяющая правую и левую стороны мозга. От передних долей в апикальную часть сколекса отходят передние нервы, а латеральные доли, сливаясь в правый и

левый нейропили, формируют два мощных главных латеральных ствола, которые продолжают из сколекса в стробилу. Также мозг формирует бульбарные нервы, идущие по направлению к заднему концу сколекса и иннервирующие бульбусы.

У ещё одного вида из этого рода, *Grillotia heptanchi* (Rees, 1950), мозг устроен очень похоже: описаны два дорсальных и два вентральных ганглия, которые попарно соединяются полукольцевыми комиссурами. Ниже также образуются задние доли, от которых затем отходят главные латеральные стволы. Эти доли соединяются медианной комиссурой, вокруг которой лежит множество тел нейронов, возможно, это главный нервный центр мозга. От мозга отходят передние нервы для иннервации ботрий и апикальной части сколекса и бульбарные нервы, идущие вдоль каждого влагалища к бульбусам.

В мозге *Dibothriorhynchus grossum* (Rees, 1941b) (бифосатный тип сколекса) есть хорошо выраженные четыре передние доли, которые объединяются полукольцевыми комиссурами, и две задние латеральные доли, дающие начало латеральным стволам и соединённые медианной комиссурой, вокруг которой сосредоточены тела нейронов. Хоботковые нервы отходят от передних долей и проходят вдоль хоботковых влагалищ до бульбусов.

У *Callitetrarhynchus gracilis* (Rees, 1988), имеющей сколекс бифосатного типа, центр нервной системы представлен двудольным церебральным ганглием с широкой медианной комиссурой, содержащей много крупных тел нейронов. Есть четыре передние доли, которые попарно соединяются комиссурами в

дорсальную и вентральную пару, и есть четыре латеральные доли, которые сливаются в правую и левую единые доли и дают начало главным латеральным стволам. Правая и левая половины мозга соединяются медианной комиссурой, окружённой телами нейронов, что формирует центральную долю мозга. Бульбарные нервы отходят от латеральных долей.

Церебральный ганглий *Parachristianella sp.* (Бисерова, Корнева, 2012) (бифосатный тип сколекса) имеет вытянутую форму и включает парные фронтальные, парные латеральные и одну непарную центральную долю. Фронтальные доли попарно объединены дорсальной и вентральной полукольцевыми комиссурами, а правая и левая стороны мозга соединены медианной комиссурой, на уровне латеральных долей. Дорсально и вентрально от медианной комиссуры лежат группы нейронов, формирующие хоботковые и бульбарные нервы. Также есть центральная доля, через которую проходит X-образная комиссура, в центре которой лежат тела нейронов.

Нервная система *Aporhynchus norvegicus* (Rees, 1941a) немного отличается по строению от других трипаноринх, поскольку у этого вида отсутствует хоботковый аппарат. Мозг включает две пары дорсальных и две пары вентральных ганглиев, расположенных на двух уровнях (передние и задние); передние дорсальные и вентральные ганглии соединены полукольцевыми комиссурами, задние – единой медианной комиссурой. От задних ганглиев отходят главные латеральные стволы, от передних ганглиев – передние стволы, иннервирующие переднюю часть сколекса.

Иннервация четырёх ботрий (тетрафоссатный тип) осуществляется шестью ботриальными нервами, отходящими от мозга и главных латеральных стволов. Мозг лишён крестовой комиссуры, бульбарных и хоботковых нервов и центральной доли.

Таким образом, медианная комиссура была отмечена у всех исследованных видов трипаноринх, однако крестообразная комиссура характерна только для некоторых видов: *Grillotia erinaceus* (Гордеев, 2016; Biserova et al., 2020), *Parachristianella sp.* (Бисерова, Корнева, 2012), *Dollfusiella aculeate* (Biserova et al., 2020) и, собственно, *Nybelinia surmenicola* (Гордеев, 2016; Маргарит, 2020; Biserova et al., 2020). Полукольцевые комиссуры характерны для всех трипаноринх, они объединяют вентральные и дорсальные пары в единые вентральную и дорсальную доли. Крестовая комиссура характерна только для трипаноринх, но присутствует не у всех исследованных видов, как и центральная доля мозга. В центральной доле не выявлен чёткий собственный нейропил, она представляет собой скопление крупных нейронов.

На основании этого можно сделать вывод, что центральная доля выступает в роли центра иннервации хоботкового аппарата. Это показывает важную функциональную роль прикрепительного аппарата в эволюции мозга и нервной системы цестод. Наличие Х-комиссуры показывает более продвинутое строение мозга, возможно, она позволяет осуществлять более сложный репертуар движений хоботкового аппарата. Предполагается, что нейроны в составе крестовой комиссуры осуществляют согласованное управление мышцами сколекса.

Сравнительный анализ показал высокую степень морфологического сходства в строении церебрального ганглия изученных представителей внутри отряда *Tyranophyncha* и существенные отличия от других отрядов. В отличие от более базальных отрядов ленточных червей, например, дифиллоботриид, мозг трипаноринх показывает высокую степень специализации: архитектура мозга более сложная, включающая до 9 долей и несколько комиссур. Медианная комиссура характерна для мозга большинства цестод, она осуществляет связь между правой и левой сторонами тела и является наиболее ранним эволюционным приобретением.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность коллегам, с помощью которых были собраны цестоды из акул и скатов на Черном и Японском морях, к.б.н. Татьяну Полякову, к.б.н. Илью Гордеева; а так же Анну Маргарит за помощь в исследованиях и обработке полученных данных. Исследования поддержаны грантом РФФ № 23-24-00118

## Рекомендованная литература

- 1) Бисерова Н.М. Строение покровов плероцеркоидов и половозрелых *Grillotia erinaceus* (Cestoda, Trupanorhyncha) // Паразитология. 1987. Т. 21. № 1. С. 26-34.
- 2) Бисерова Н.М. Распределение рецепторных образований и особенности ультратонкого строения нервной системы у представителей трёх отрядов низших цестод // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52. № 4. С. 551-563.
- 3) Бисерова Н.М. Нервная система цестод и амфилинид / автореф. дис. д-ра биол. наук. Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова. 2004. 46 с.
- 4) Бисерова Н.М. Тонкое строение глиальных клеток в нервной системе *Grillotia erinaceus* // Цитология. 2008. Т. 50. № 6. С. 500–510.
- 5) Бисерова Н.М., Корнева Ж.В. Реконструкция тонкого строения церебрального ганглия *Parachristianella sp.* (Cestoda, Trupanorhyncha) // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 3. С. 259–272.
- 6) Бисерова Н.М. Методы визуализации биологических ультраструктур. Подготовка биологических объектов для изучения с помощью электронных и конфокальных лазерных микроскопов. Практическое руководство для биологов // М.: Изд. КМК. 2013. С. 110
- 7) Бессонова В.П. Поражение товарной рыбы личинками *Nybelinia surmenicola* // (Под ред. И.Л. Воротникова) Специалисты

АПК нового поколения: материалы V Всероссийской научно-практической конференции. Саратов: ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ. 2011. С. 12-14.

8) Гордеев И.И. Микроскопическая анатомия плероцеркоидов в цестод отрядов Trypanorhyncha и Diphyllbothriidea / дис. канд. биол. наук. Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова. 2016. 176 с.

1) Гордеев И.И., Бисерова Н. М. Морфофункциональный анализ поступательного движения плероцеркоида *Nybelinia surmenicola* (Trypanorhyncha, Tentacularioidea) // Современные проблемы теоритической и морской паразитологии: сб. науч. ст. Севастополь. 2016а. С. 168–169.

2) Гордеев И.И., Бисерова Н.М. Строение тегумента и сенсорных органов *Nybelinia surmenicola* (Trypanorhyncha, Tentacularioidea) // Современные проблемы теоритической и морской паразитологии: сб. науч. ст. Севастополь. 2016б. С. 170-172.

3) Давыдов В.Г., Бисерова Н.М. Морфология двух типов фронтальных желёз *Grillotia erinaceus* (Cestoda, Trypanorhyncha) // Паразитология. 1985. Т. 19. № 1. С. 32-37.

4) Куперман Б.И. Функциональная морфология низших цестод // Л.: Наука. 1988. 167 с.

5) Allison F.R. Sensory receptors of the rosette organ of *Gyrocotyle rugosa* // Int. J. Parasitol. 1980. V. 10. I. 5-6. P. 341-353.

6) Al-Bassel D.A. Surface ultrastructure of the scolex of the postlarva of *Tentacularia bicolor* (Cestoda: Trypanorhyncha) // J. Egypt. Ger, Soc. Zool. 2004. 44D. P. 53-67

- 7) Beveridge I., Haseli M., Ivanov V.A., Menoret A., Schaeffner B.C. Trypanorhyncha Diesing, 1863 // In: J.N. Caira and K. Jensen (Eds.), Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth. The University of Kansas, Natural History Museum, Lawrence. P. 401–429.
- 8) Biserova N.M., Gordeev I.I., Korneva J.V. Where are the sensory organs of *Nybelinia surmenicola* (Trypanorhyncha)? A comparative analysis with *Parachristianella* sp. and other trypanorhynchean cestodes // Parasitology Research. 2016. V. 115. № 1. P. 131–141.
- 9) Biserova N.M., Korneva J.V., Polyakova T.A. The brain structure of selected trypanorhynch tapeworms // Journal of Morphology. 2020. V. 281. P. 893-913.
- 10) Caira J.N., Jensen K. A Digest of Elasmobranch Tapeworms // Journal of Parasitology. 2014. V. 100. № 4. P. 373-391.
- 11) Campbell R.A., Beveridge I. Order Trypanorhyncha Diesing, 1863 // In: Keys to the cestode parasites of vertebrates. 1994. Eds. Khalil L.F., Bray R.A., CAB International, Wallingford. 51-148 p.
- 12) Chervy L. Unified terminology for cestode microtriches: a proposal from the International Workshops on Cestode Systematics in 2002-2008 // Folia Parasitologica. 2009. V. 56. № 3. P. 199-230.
- 13) Crangle K.D., McKerr G., Allen J.M., Howard C.V., Johansson O. The central nervous system of *Grillotia erinaceus* (Cestoda: Trypanorhyncha) as revealed by immunocytochemistry and neural tracing // Parasitology Research. 1995. V. 81. № 2. P. 152–157.

- 14) Dollfus R.-P. Etudes critiques sur les Tétrarhynques du Muséum de Paris // Arch. Mus. Natl. Hist. Nat. 6ème sér. 1942. V. 19. 466 p. (цит. по Palm, 2004)
- 15) Gómez-Gutiérrez J., Kawaguchi S., Morales-Ávila J.R. Global Diversity and Ecological Function of Parasites of Euphausiids // Springer International Publishing Switzerland. 2017. 208 p.
- 16) González-Solís D., Castellanos-Osorio I., Beveridge I. Larval trypanorhynch (Cestoda) infecting *Euphausia americana* (Euphausiacea) collected in the Mexican Caribbean Sea // Revista Mexicana de Biodiversidad. 2013. V. 84. № 2. P. 664–667.
- 17) Halton D.W., Maule A.G., Brennan G.P., Shaw C., Stoitsova S.R., Jonston C. F. *Grillotia erinaceus* (Cestoda, Trypanorhyncha): Localisation of neuroactive substances in the plerocercoid, using confocal and electron microscopic immunocytochemistry // Experimental Parasitology. 1994. V. 79. P. 410–23.
- 18) Halton D.W., Maule A.G. Flatworm nerve–muscle: structural and functional analysis // Canadian Journal of Zoology. 2004. V. 82. № 2. P. 316–333.
- 19) Hayunga E.G., Mackiewicz J.S. (1975). An electron microscope study of the tegument of *Hunterella nodulosa* Mackiewicz and McCrae, 1962 (Cestoidea: Caryophyllidea) // International Journal for Parasitology. 1975. V. 5. № 3. P. 309–319.
- 20) Hayunga E.G. Morphological adaptations of intestinal helminthes // The Journal of Parasitology. 1991. V. 77. № 6. P. 865.
- 21) Hyeon-Cheol Kim, Jinho Park, Do-Hyeon Yu, Joon-Seok Chae, Jae-Gyu Yoo, Cheolho Sim, Kyoung-Seong Choi, Bae-Keun Park. A

survey and morphological study of plerocercoidal *Nybelinia surmenicola* (Cestoda: Tentaculariidae) in the common squid from the Korean coastal waters // Journal of Veterinary Clinics. 2015. V. 32. № 3. P. 239–242.

22) Jin Woo Jun, Sib Sankar Giri, Hyoun Joong Kim, Saekil Yun, Cheng Chi, Sang Guen Kim, Sang Wha Kim, Jeong Woo Kang, Se Jin Han, Jun Kwon, Woo Taek Oh, Dalsang Jeong, Se Chang Park. Identification and phylogenetic characterization of *Nybelinia surmenicola* (Cestoda: Trypanorhyncha) from squids (*Todarodes pacificus*) from East Sea, Republic of Korea // J. Prev. Vet. Med. 2018. V. 42. № 3. P. 112-116.

23) Jones M.K., Beveridge I. *Nybelinia queenslandensis* sp. n. (Cestoda: Trypanorhyncha) parasitic in *Carcharhinus melanopterus*, from Australia, with observations on the fine structure of the scolex including the rhyncheal system // Folia Parasitologica. 1998. V. 45. P. 295-311.

24) Jones M.K. Ultrastructure of the scolex, rhyncheal system and bothridial pits of *Otobothrium mugilis* (Cestoda: Trypanorhyncha) // Folia Parasitologica. 2000. V. 47. P. 29–38.

25) Jones M.K., Beveridge I., Campbell R.A., Palm H.W. Terminology of the sucker-like organs of the scolex of trypanorhynch cestodes // Syst. Parasitol. 2004. V. 59. № 2. P. 121-126.

26) McKerr G. Observations on the Functional morphology of the Pleorocercoid of *Grillotia erinaceus* (Cestoda: Trypanorhyncha) // Parasitology. 1978. V. 77. № 3. P. 13-14.

- 27) McVicar A.H. The ultrastructure of the parasite—host interface of three tetraphyllidean tapeworms of the elasmobranch *Raja naevus* // Parasitology. 1972. V. 65. № 1. P. 77.
- 28) Morseth D.J. The fine structure of the tegument of adult *Echinococcus granulosus*, *Taenia hydatigena* and *Taenia pisiformis* // The Journal of Parasitology. 1966. V. 52. № 6. P. 1074.
- 29) Olson, P.D., Cairn J.N., Jensen K., Overstreet R.M., Palm H.W., Beveridge I. Evolution of the trypanorhynch tapeworms: Parasite phylogeny supports independent lineages of sharks and rays // International Journal for Parasitology. 2010. V. 40, № 2. P. 223–242.
- 30) Palm H.W. Untersuchungen zur Systematik von Rüsselbandwürmern (Cestoda: Trypanorhyncha) aus atlantischen Fischen // Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel. 1995. V. 275. P. 238. (цит. по Palm, 2004)
- 31) Palm H.W., Mundt U., Overstreet R.M. Sensory receptors and surface ultrastructure of trypanorhynch cestodes // Parasitol. Res. 2000. V. 86. № 10. P. 821-833.
- 32) Palm H.W., Walter T. Tentaculariid cestodes (Trypanorhyncha) from the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris // Zoosystema. 2000. V. 22. № 4. P. 641-666.
- 33) Palm H.W., Beveridge I. Tentaculariid cestodes of the order Trypanorhyncha (Platyhelminthes) from the Australian region // Records of the South Australian Museum. 2002. V. 35. P. 49-78.
- 34) Palm H.W. The Trypanorhyncha Diesing, 1863 // PKSPL-IPB. 2004. 710 p.

- 35) Palm H.W., Waeschenbach A., Littlewood D.T.J. Genetic diversity in the trypanorhynch cestode *Tentacularia coryphaenae* Bosc, 1797: evidence for a cosmopolitan distribution and low host specificity in the teleost intermediate host // *Parasitology Research*. 2007. V. 101. № 1. P. 153–159.
- 36) Palm H.W., Caira J.N. Host specificity of adult versus larval cestodes of the elasmobranch tapeworm order Trypanorhyncha // *International Journal for Parasitology*. 2008. V. 38. P. 381-388.
- 37) Palm H.W., Waeschenbach A., Olson P.D., Littlewood D.T.J. Molecular phylogeny and evolution of the Trypanorhyncha Diesing, 1863 (Platyhelminthes: Cestoda) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2009. V. 52. P. 351-367.
- 38) Pintner T. Vorarbeiten zu einer Monographie der Tetrarhynchoideen // *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*. 1913. V. 122. P. 171-253. (цит. по Palm, 2004)
- 39) Redi F. Osservazioni di Francesco Redi academic de la Crusca inferno agli animali viventi che si trovano negli animali viventi // *Firenze*, 1684. 253 p. (цит. по Palm, 2004)
- 40) Rees F.G. The scolex of *Aporhynchus norvegicus* (Olss.) // *Parasitology*. 1941. V. 33. № 4. P. 433 – 438.
- 41) Rees F.G. The plerocercoid larva of *Grillotia heptanchi* (Vaullegeard) // *Parasitology*. 1950. V. 40. № 34. P. 265-272.
- 42) Rees F.G. The muscle, nervous and excretory systems of the plerocercoid of *Callitetrarhynchus gracilis* (Rud., 1819) (Pintner 1931)

(Cestoda: Trypanorhyncha) from Bermuda fishes // Parasitology. 1988. V. 96. P. 337-351.

43) Rothman A. H. Electron Microscopic Studies of Tapeworms: The Surface Structures of *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) Blanchard, 1891 // Transactions of the American Microscopical Society. 1963. V. 82. № 1. P. 22.

44) Rudolphi C.A. Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis // Amsterdam, V. 1, 1808, pp., Pl. I-VII. V. 2 (Part 1), 1809, 457 p., VII-XIII. V. 2 (Part 2), 1810, 386 p. (цит. по Palm, 2004)

45) Schmidt G.D. Handbook of tapeworm identification // CRC Press, Boca Raton. Florida. 1986. 675 p.

46) Shimazu T. A description of the adult of *Nybelinia surmenicola* with discussions on its life-history (Cestoda: Trypanorhyncha: Tentaculariidae) // Nippon Suisan Gakkaishi. 1975b. V. 41. I. 8. P. 823–830. (цит. по Palm, 2004; Gómez-Gutiérrez et al., 2017)

47) Shimazu T. Plerocercoids with blastocysts of the trypanorhynch cestode *Nybelinia surmenicola* found in the euphausiid crustacean *Euphausia pacifica* // Otsuchi marine science. 1999. V. 24. P. 1-4.

48) Toth L.M., Campbell R.A., Schmidt G.D. A revision of *Oncomegas* Dollfus, 1929 (Cestoda: Trypanorhyncha: Eutetrarhynchidae), the description of two new species and comments on its classification // Syst. Parasitol. 1991. V. 22. № 3. P. 167–187.

49) Waeschenbach A., Littlewood D.T.J. A molecular framework for the Cestoda // In: J.N. Caira and K. Jensen (Eds.), Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the

Earth. The University of Kansas, Natural History Museum, Lawrence. P. 431–451.

50) Ward S.M., Allen J.M., McKerr G. Neuromuscular physiology of *Grillotia erinaceus* metacestodes (Cestoda: Trypanorhyncha) in vitro // Parasitology. 1986. V. 93. № 1. P. 121–132.

51) Webb R.A., Davey K.G. Ultrastructural changes in an unciliated sensory receptor during activation of the metacestode of *Hymenolepis microstoma*. Tissue and Cell. 1975. V. 7. № 3. P. 519–524.

#### ФОТО НА ОБЛОЖКЕ

Сколекс и вооружение хоботка двух видов трипаноринх: *Grillotia erinaceus* (Lacistirhynchoidea, Трупаноселачоида) из спирального клапана ската морская лисица *Raja clavate* (фото слева) и *Nybelinia surmenicola* (Tentaculariidae, Трупанобатоида) из желудка лососёвой акулы *Lamna ditropis* (фото справа). Сканирующий электронный микроскоп.

## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                           |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Введение.....                                                                             | 3  |
| Часть 1. Краткая история изучения отряда.....                                             | 6  |
| Часть 2. Биология и жизненные циклы трипаноринх.....                                      | 15 |
| Часть 3. Анатомическое строение трипаноринх.....                                          | 21 |
| 3.1. Строение хоботкового аппарата.....                                                   | 24 |
| Хоботковый аппарат <i>N. surmenicola</i>                                                  |    |
| Строение хоботков.....                                                                    | 28 |
| Строение хоботковых влагалищ.....                                                         | 30 |
| Строение мускульных бульбусов и ретракторов хоботков...31                                 |    |
| Иннервация хоботкового аппарата.....                                                      | 32 |
| Хоботковый аппарат <i>Grillotia erinaceus</i> (Lacistirhynchoidea, Трупаноселачоида)..... | 38 |
| Гипотезы происхождения хоботкового аппарата.....                                          | 42 |
| 3.2. Строение покровов трипаноринх.....                                                   | 44 |
| <i>Grillotia erinaceus</i> .....                                                          | 47 |
| Сенсорные органы <i>G. erinaceus</i> .....                                                | 60 |
| <i>Nybelinia surmenicola</i> .....                                                        | 61 |
| Сенсорные органы <i>N. surmenicola</i> .....                                              | 64 |
| 3.3. Строение нервной системы трипаноринх.....                                            | 69 |
| Анатомия мозга <i>Nybellinia surmenicola</i> .....                                        | 71 |
| Анатомия мозга <i>Grillotia erinaceus</i> .....                                           | 85 |
| Строение глии в нервной системе Трупанотхунча.....                                        | 89 |
| Заключение.....                                                                           | 95 |
| Рекомендованная литература.....                                                           | 99 |

*Учебное издание*

**Бисерова** Наталья Михайловна

**БИОЛОГИЯ, СТРОЕНИЕ И СИСТЕМАТИКА ТРИПАНОРИНХ  
(Cestoda: Trypanorhyncha)**

**Учебное пособие**

Подписано в печать 10.06.2024.

Бумага офсетная. Печать цифровая.

Формат 60x84 1/16. Гарнитура «Times New Roman».

Усл. печ. л. 6,39. Уч.-изд. л. 3,42. Тираж 100 экз. Заказ 30/6.

Отпечатано с готового оригинал-макета  
в типографии Издательства Казанского университета

420008, г. Казань, ул. Профессора Нужи́на, 1/37  
тел. (843) 206-52-14 (1704), 206-52-14 (1705)