

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И.Д. ПАПАНИНА

Ж.В. Корнева

**ТКАНЕВАЯ
ПЛАСТИЧНОСТЬ
И
МОРФОГЕНЕЗЫ
У ЦЕСТОД**



МОСКВА НАУКА 2007

УДК 59
ББК 28.66
К67

Ответственный редактор
доктор биологических наук В.Т. КОМОВ

Рецензенты:
доктор биологических наук Н.М. БИСЕРОВА,
кандидат биологических наук А.А. ДОБРОВОЛЬСКИЙ

*При оформлении переплета использована
фотография Н.М. Бисеровой*

Корнева Ж.В.

Тканевая пластичность и морфогенезы у цестод / Ж.В. Корнева ;
Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. – М. : Наука, 2007. –
187 с. – ISBN 5-02-035625-5 (в пер.).

В монографии рассмотрен гистологический статус одной из центральных групп паразитических плоских червей – цестод. Приведено сравнительное описание общих закономерностей морфогенезов и камбиальной системы цестод, обосновывается мнение о протканевом уровне организации этих животных. На модельном виде *Trienophorus nodulosus* поэтапно прослежено становление в онтогенезе паренхимной организации и подробно описан катастрофический метаморфоз, происходящий при переходе свободно плавающей личинки к паразитическому образу жизни. Даны примеры гистологических адаптаций, в отдельных случаях поднимающих цестод до уровня организации высших первичноротых и даже вторичноротых. Обосновывается мнение, что гистологическая пластичность послужила основой для прогрессивной эволюции цестод.

Для зоологов, паразитологов, гистологов, специалистов по сравнительной анатомии животных.

Темплан 2007-I-157

ISBN 5-02-035625-5

© Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, 2007

© Корнева Ж.В., 2007

© Редакционно-издательское оформление. Издательство “Наука”, 2007

Я хочу, чтобы мой труд оказал на читателя действие, не подобное английской соли, которая, если она уж принята, может иметь только один эффект, а подобное хорошо приготовленному, обильному и разнообразному обеду, от которого всякий организм может взять то, что ему особенно по вкусу и по желудку.

Б.С. Кузин

ВВЕДЕНИЕ

Plathelminthes – эволюционно процветающая, широко распространенная группа, представители которой играют существенную роль в водных биоценозах. Среди этих организмов наблюдается широкий спектр взаимоотношений с внешней средой, простирающийся от свободноживущего состояния и комменсализма до экто- и эндопаразитизма что привело к образованию множества морфологических форм. Эти обстоятельства, а также паренхимная природа плоских червей делают их интересным и важным объектом для эволюционной зоологии, морфологии и гистологии.

Морфологические исследования представляют одно из магистральных направлений в изучении представителей всех классов Sercomeromorpha и плоских червей в целом. Достаточно детальные сведения по их ультраструктурной организации за последние десятилетия пополнились новой информацией, что стало возможным благодаря применению современных методов исследования. Появились фундаментальные работы, в которых содержатся подробные описания основных гистологических систем у турбеллярий [Rieger et al., 1991] и трематод [Galaktionov, Dobrovolskij, 2003], причем ультраструктурные особенности организации последних рассмотрены на разных этапах многообразных жизненных циклов. В другой монографии, обобщающей сведения по морфологии одного из наименее изученных типов червей – Acanthocephala, на основании исключительно эндопаразитического образа жизни этих животных автор при проведении сравнительного анализа полученных результатов обращается к мате-

риалам по другим паразитическим червям и на основании сходства между покровами платодного и акантоцефального типа предполагает наличие у них общей предковой формы [Никишин, 2004].

При упоминании фундаментальных обзорных работ, посвященных цестодам и обобщающих результаты микроморфологических и ультраструктурных исследований [Lumsden, Specian, 1980; Ubelaker, 1983; Lumsden, Hildreth, 1983], следует отметить тот факт, что они содержат сведения в основном о высших цестодах (отряда Cyclophyllidea), традиционно наиболее интенсивно изучаемых западными коллегами. Существует единственная монография, посвященная изучению функциональной морфологии у представителей шести отрядов так называемых низших цестод [Куперман, 1988].

Различные системы цестод исследованы в неодинаковой степени, например, пристальному изучению с использованием многообразных (в том числе физиологических) методик подверглись покровы, что вполне обоснованно. Покровы представляют собой один из важнейших элементов организации, так как у таких специализированных паразитов это единственный канал связи с внешней средой, что в значительной степени обусловлено отсутствием кишечника. Спектр функций, выполняемых покровами, расширен, поскольку наряду с традиционными (барьерной, защитной, опорной и т.д.) они выполняют еще трофическую (пищеварительную и транспортную), а также экскреторную и осморегуляторную функции [Куперман, 1988]. Однако в данной области в последние годы появилось принципиально новое направление исследований, объектом которого является микрофлора, колонизирующая покровы цестод. Обнаружено, что в кишечнике рыбы-хозяина гельминт и симбионтная микрофлора формируют микробиоценоз, где бактериальные ферменты участвуют в процессах пищеварения как хозяина, так и его паразита [Извекова, 2003]. Кроме того начато изучение биоразнообразия бактерий нормальной симбионтной микрофлоры, обитающей на поверхности тегумента.

Вместе с тем данные о тонком строении прикрепительных аппаратов, так же как накопившиеся сведения об ультраструктурной организации репродуктивной системы цестод, хотя и отражены в серии отдельных статей [Jones, 1989; 2000; Давыдов и др., 1994; Корнева, 2002а, б; Поддубная, 2002а, б; 2003; Корнева, Бисерова, 2005; и др.], однако до сих пор не были обобщены и рассмотрены с гистологической точки зрения. Изучение эпителиально-мышечных структур (на примере прикрепительных и

копулятивных аппаратов), которые могут образовывать достаточно сложные и стойкие морфофункциональные комплексы, оказалось очень показательным и информативным. При анализе данных становится очевидным, что для цестод характерна ярко выраженная тканевая пластичность, проявляющаяся, в частности, на примере гладкой мускулатуры. Так, обнаружено, что модификация типичных гладкомышечных клеток для интенсификации работоспособности в копулятивных и прикрепительных аппаратах идет различными путями: в первом случае наблюдаются количественные изменения структурных компонентов, а во втором случае происходят качественные преобразования сократимого аппарата. Примеры тканевой пластичности у цестод проявляются также при формировании контактов между маткой и развивающимися зародышами, которые образуются многообразными способами – от временного прилегания для улучшения трофики до формирования плацентоподобных взаимоотношений. Ярким примером проявления тканевой пластичности служит паренхимная организация цестод, основанная на явлении метоплазии, когда функций элементов внутренней среды выполняются клетками другой системной принадлежности. По нашему мнению, у цестод тканевая пластичность характерна для всех гистологических систем, имеющих кроме своих прямых еще и дополнительные обязанности, в некоторых случаях постоянно (когда отростки выделительной системы формируют глиаподобные оболочки нервной системы), в других однократно (когда мышечные элементы формируют копулятивный стилет). Настоящая монография представляет собой первую попытку продемонстрировать на основе собственных и имеющихся в мировой литературе данных многообразие примеров тканевой пластичности, систематизировать факты с этой точки зрения и показать, что обладание такой гистологической особенностью дает цестодам несомненные эволюционные преимущества.

Другое направление исследований, которое, по нашему мнению, заслуживает более пристального внимания и освещения, – выявление морфогенетических закономерностей, характерных для цестод. Существование у них камбиальной системы, функционирующей по типу так называемого вынесенного камбия, который диффузно рассеян между клеточными элементами и не имеет четкой приуроченности к системам, которым дает начало, предполагает не тканевый характер организации. В то же время накопление данных о кинетике различных популяций малодифференцированных клеток позволяет взглянуть на проблему под иным углом зрения и увидеть некоторые прогрессивные сдвиги

в организации камбиальной системы. Эти факты дают возможность говорить о цестодах, как об организмах, находящихся в процессе становления тканей, т.е. в гистологическом понимании еще не обладающих истинными тканями, а находящихся на протканевом уровне организации. Процессы формирования специализированных систем (которые в данном случае еще нельзя называть "органами", хотя большинство исследователей используют этот термин), имеющие своим источником диффузный камбий, достойны самого пристального внимания. К сожалению, особенности морфогенетических механизмов у плоских червей и эволюция этих механизмов до сих пор должным образом не изучены. Морфогенезы эволюционируют, и основные закономерности их протекания сложились именно на первых этапах становления истинной многоклеточности, одновременно с процессом становления тканевых систем. Промежуточным этапам морфогенезов на данной ступени развития свойственна значительная степень независимости, которая проявляется, в частности, в широком спектре "разрешенных" направлений дифференциации, приводящих к единому конечному результату [Миничев, 1982]. Чтобы понять способы усовершенствования механизмов морфогенеза и тенденции их эволюции, а также выявить типы морфогенезов, нами был использован метод морфологических спектров, когда "сходные формы, стадии и процессы трактуются как общность на основе одинаковых приемов формообразования, а ряды – как те или иные пути усовершенствования морфогенетических механизмов" [Мамкаев, 1991; 2004б]. В данной монографии мы постарались рассмотреть морфогенетические процессы в сравнительном аспекте, во-первых, на стадии метаморфоза, после перехода личинки к паразитическому образу жизни, и, во-вторых, на заключительном этапе жизненного цикла, чтобы продемонстрировать широкий спектр вариантов закладки и формирования гистологических структур. На основе анализа у высших и низших цестод всевозможных формообразовательных процессов нами была предпринята попытка выявить их различия и проследить эволюционные тенденции изменения морфогенезов. Поскольку особого внимания заслуживают степень обособленности гистологических систем, степень их упорядоченности, в частности степень их эпителизации, мы постарались в заключительной главе уделить внимание этим вопросам.

Накопление новых ультраструктурных данных и углубление наших представлений об организации тканевых структур позволяют производить более детальные сопоставления сходных в функциональном отношении тканей у разных животных. Тем бо-

лее интересной представляется возможность сравнить варианты организации истинных тканей с протканевыми системами, находящимися в процессе формирования. Такие сравнения необходимы для разработки общих проблем эволюционной морфологии, для понимания процессов репродукции и дифференциации клеток и их взаимоотношения в камбиальных, тканевых и протканевых клеточных системах. Картина, которая получается из мозаики различных работающих функциональных систем и конструирующих их морфогенетических процессов, имеет значение в первую очередь для выявления закономерностей формообразования, для понимания того, какими способами строятся органы и организмы в процессе эволюции, а также, наряду с другими методами, как подспорье для установления филогенетической преемственности и родства.

Пользуясь случаем, хочу выразить глубокую признательность моим учителям и коллегам, способствовавшим появлению этой книги. Искренняя признательность моим преподавателям, особенно с кафедры цитологии и гистологии, а также кафедры зоологии беспозвоночных Ленинградского университета (каковым он был во времена моего обучения). Отдельная благодарность профессору Б.И. Куперману, которому принадлежала идея всесторонне рассмотреть проблему паренхимной организации цестод на модельном объекте *Triaenophorus nodulosus*. Светлая память и искренняя признательность моему учителю В.Г. Давыдову, который помог мне войти в особый мир цестодологии. Хотелось бы поблагодарить моих коллег Л.Г. Поддубную и Г.И. Извекову, сотрудничество с которыми было не только приятным, но и продуктивным. Отдельная благодарность за помощь в сборе материала коллегам А.Е. Жохову и А.В. Тютину; и за постоянную техническую поддержку А.И. Цветкову. Проведение исследований было бы невозможно без качественной работы кабинета электронной микроскопии, за что огромная признательность всем его сотрудникам под руководством С.И. Метелева. Хочется искренне поблагодарить А.А. Добровольского и Н.М. Бисерову за доброжелательную критику и ценные советы, которые, несомненно, способствовали улучшению книги. Отдельная благодарность дирекции Института внутренних вод РАН за предоставленную возможность проведения и написания данной работы.

Формирование всех дефинитивных специализированных систем наиболее детально и одновременно можно проследить у цестод в процессе метаморфоза, после перехода шестикрючной личинки к паразитическому образу жизни. Большинство сведений о процессах дробления и развития личинок ленточных червей получено на светооптическом уровне в шестидесятые–семидесятые годы XX века, когда были проведены фундаментальные исследования эмбриогенеза [Rybicka, 1966] и организации личиночных стадий [Voge, 1967; и др.]. Различные аспекты метаморфоза были рассмотрены на представителях высших цестод из рода *Hymenolepis*. Оказалось, что у личинок происходит дегенерация провизорных структур, функционирующих на первой стадии жизненного цикла, затем начинаются процессы дифференциации, приводящие к формированию гистологических структур, характерных для следующей стадии жизненного цикла, в результате кардинально меняется метаболический градиент [Ogren, 1961; 1962; 1968; Stunkard, 1962; Freeman, 1973]. Однако на ультраструктурном уровне у процеркоида до сих пор подробно рассмотрены только формирование и смена поверхностных микроструктур тегумента [Куперман, 1988].

Для изучения метаморфоза наиболее подходящим оказался модельный вид, представитель низших цестод из отряда *Pseudophyllidea* – *Triaenophorus nodulosus*. Как известно, у *T. nodulosus* из яйца вылупляется свободноживущая расселительная личинка – корацидий. Корацидий состоит из шестикрючной личинки (онкосферы) и окружающих его эмбриональных оболочек, внешняя из которых несет на своей поверхности многочисленные реснички, и корацидий плавает в толще воды благодаря биению этих ресничек. Паразитическая фаза жизненного цикла *T. nodulosus* начинается с проглатывания корацидиев веслоногими рачками – первыми промежуточными хозяевами этих цестод. После проникновения в полость тела хозяина в шестикрючной личинке происходят сложные морфофизиологические преобразования,

завершающиеся формированием первой паразитической личинки – процеркоида. Полное преобразование свободноживущей личинки в паразитический организм (метаморфоз) позволяет проследить закономерности перестройки различных систем и особенности морфогенетических процессов на протяжении короткого промежутка времени. У *T. nodulosus* перестройка организма и образование практически всех специализированных систем паразита длятся около недели, а формирование инвазионного процеркоида, способного к проникновению во второго промежуточного хозяина, завершается в течение трех недель [Куперман, 1988].

КОРАЦИДИЙ *TRIAENOPHORUS NODULOSUS*

Для того чтобы оценить масштабы преобразований, происходящих в процессе метаморфоза, необходимо хорошо представлять, какие специализированные системы имеются у корацидия и каким образом они организованы. Корацидий *T. nodulosus* по структуре сходен с корацидиями других представителей отряда Pseudophyllidea и состоит из двух образований: ресничной оболочки и собственно личинки – онкосферы. Ресничная оболочка корацидия *T. nodulosus* представляет собой многоядерный синцитий с ресничками, содержащий митохондрии, мультиламеллярные тельца и липидные включения. В цитоплазме ресничной оболочки содержатся многочисленные вакуоли, увеличивающиеся в размерах по мере старения корацидия. Ресничную оболочку подстилает сильно утолщенная складчатая онкосферальная мембрана [Тимофеев, Куперман, 1968; Куперман, 1973; 1988].

При описании ультраструктурной организации онкосферы мы воспользовались терминологией Оугрена [Ogren, 1961], представляющей нам наиболее обоснованной. При этом часть онкосферы, содержащая крючья, определяется как задний конец онкосферы, а противоположный ему – как передний. Изучение серийных срезов позволило установить, что онкосфера покрыта тонким синцитиальным наружным цитоплазматическим слоем, поверхность которого образует складки и пластинчатые выросты и содержит редкие мелкие митохондрии. Толщина этого наружного цитоплазматического слоя онкосферы возрастает в области ядра и в задней части личинки, вокруг лезвий каждой пары крючьев (рис. 1). Его подстилают базальная пластинка и мышечные волокна. В этот цитоплазматический слой внедряются выросты тегументального синцития, располагающегося под мышечной системой онкосферы. В центральной части тела личинки сосредоточены несколько малодифференцированных клеток, две–четыре нервные клетки, два цитокита и связанные с ними выделительные каналы. В задней части онкосферы лежат две железы проникновения, крючья и связанная с ними мускулатура (рис. 1).

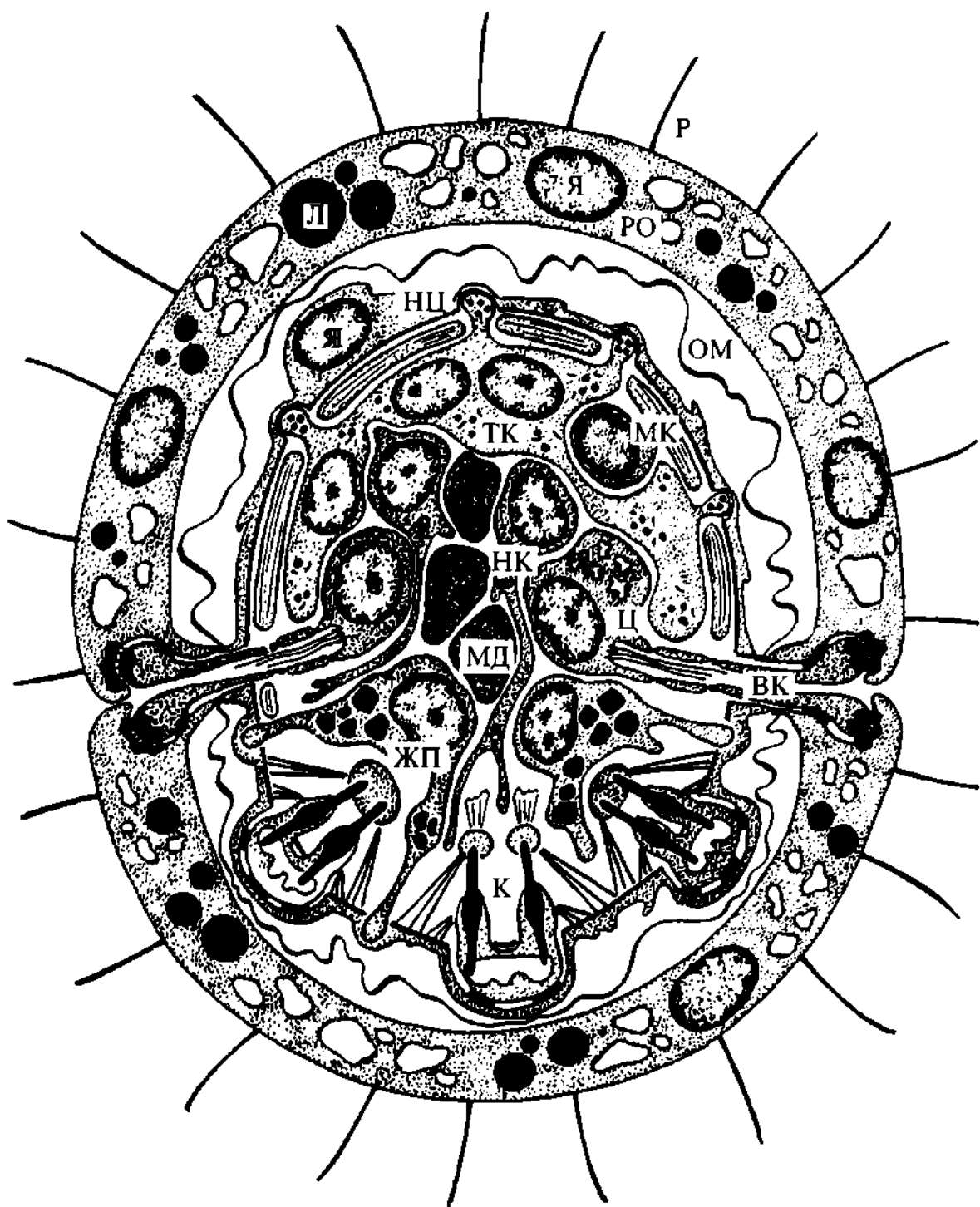


Рис. 1. Схема ультраструктурной организации корацидия *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, 1994])

ВК – выделительный канал; ЖП – железа проникновения; К – крючья; Л – липиды; МД – малодифференцированная клетка; МК – мышечная клетка; НК – нервная клетка; НЦ – наружная цитоплазматическая оболочка; ОМ – онкосферальная мембрана; П – ресничка; РО – ресничная оболочка; ТК – тегументальная клетка; Ц – циртоцит; Я – ядро

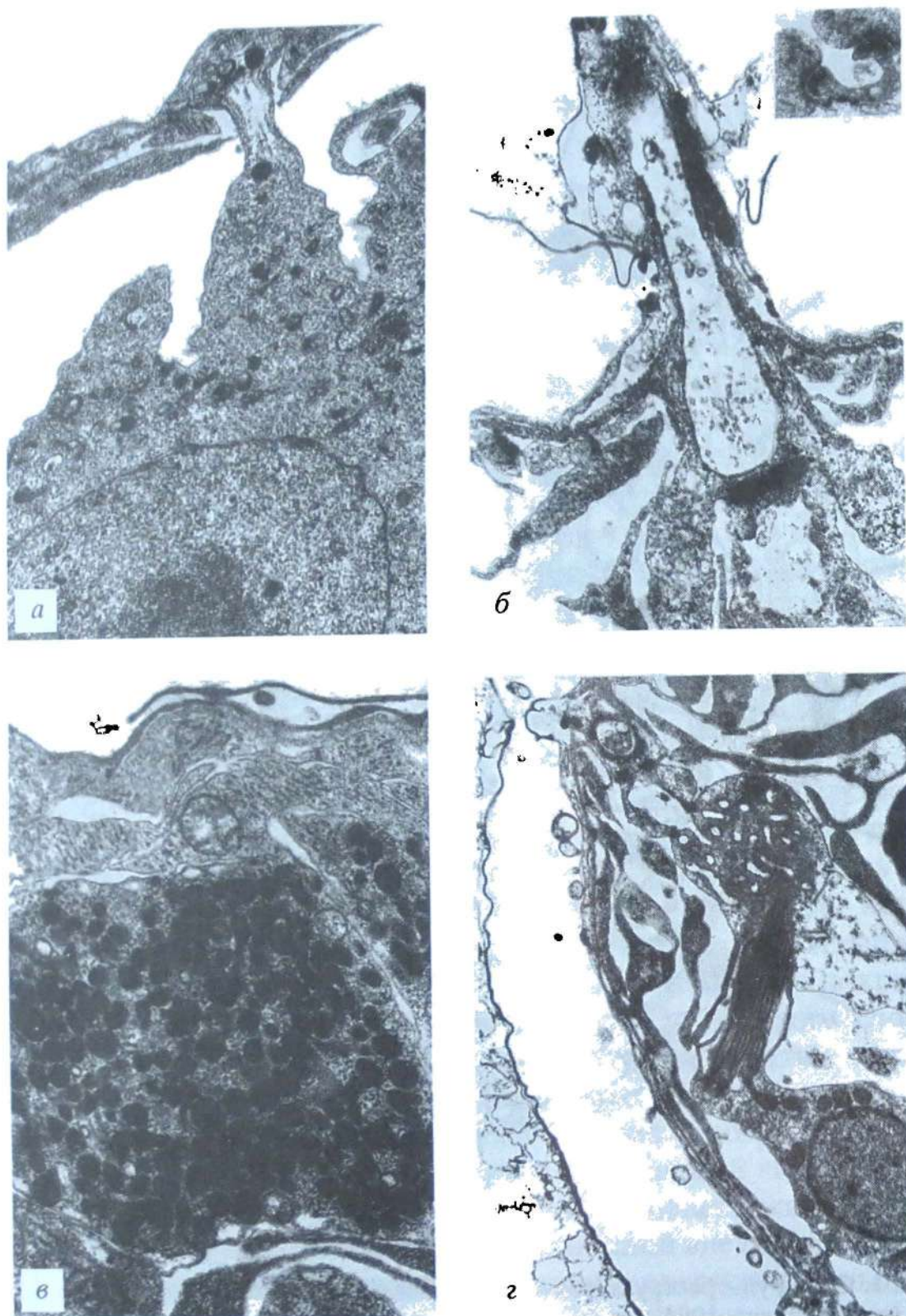


Рис. 2. Ультраструктура онкосферы *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, 1994])

а – отросток тегументальной клетки с палочковидным секретом и его соединение с наружным цитоплазматическим слоем онкосферы; *б* – средний участок выделительного канала, на врезке изображено выделительное отверстие в ресничной оболочке корацидия; *в* – тегументальная клетка с округлым электронно-плотным секретом; *г* – циртоцит и начальный участок выделительного канала; *д* – базальный матрикс онкосферы; *е* – клетка железы проникновения; *ж* – нейрон в центральной части онкосферы; *з* – нейромышечный контакт. БМ – базальный матрикс; Н – нейрон

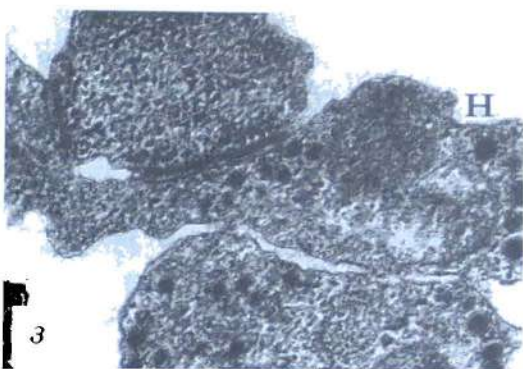
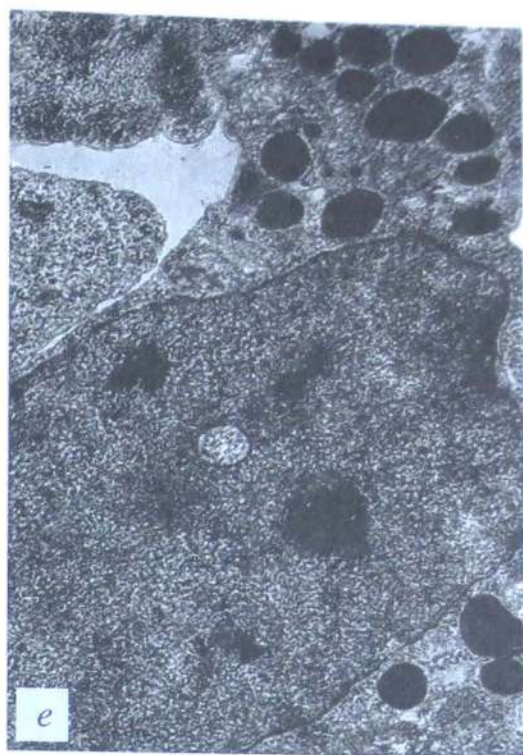


Рис. 2 (окончание)

1.1. Покровы

Под слоем соматической мускулатуры в онкосфере *T. nodulosus* располагаются цитоны тегументальных клеток, объединенные в синцитий, в которых активно протекают процессы синтеза. Их цитоплазма содержит митохондрии, диктиосомы аппарата Гольджи, свободные рибосомы, а также скопления электронно-плотных гранул секрета. Тегументальный синцитий образует многочисленные отростки, расположенные по всей поверхности онкосферы, которые пронизывают слой соматической мускулатуры, базальную пластинку и связываются с наружной цитоплазматической оболочкой десмосомами. Апикальные концы этих отростков армированы микротрубочками и образуют булавовидные расширения, содержащие гранулы секрета (рис. 2, а). Обна-

ружено два типа секреторных гранул: первые округлые, электронно-плотные диаметром 0,1–0,3 мкм, тогда как вторые, содержащиеся в меньшем количестве, имеют вид палочковидных телец длиной до 0,25 мкм (рис. 2, а, в) [Корнева, 1994; Davydov et al., 1995].

У ряда цестод из отряда Cyclophyllidea наружный цитоплазматический слой онкосферы представляет собой синцитий, связанный тонкими отростками цитоплазмы с ядрами, погруженными в глубину тела [Grammeltveldt, 1973; Rybicka, 1973; Кашин, Плужников, 1983; Swiderski, 1983; 1994]. На этом основании авторами предполагается, что покровы онкосферы предшествуют в онтогенезе тегументу взрослых гельминтов и закладываются на стадии “ранней преонкосферы”, когда становится возможным идентифицировать эмбриональную двуядерную клетку, связанную отростками с “эпителиальным слоем эмбриона” [Rybicka, 1973]. Однако все вышеперечисленные исследования были проведены на представителях высших цестод. Поскольку у онкосферы *T. nodulosus* наружная цитоплазматическая оболочка представляет собой синцитиальный слой, подостланный базальной пластинкой и соединенный с отростками тегументальных клеток септированными десмосомами, мы предполагаем, что наружный цитоплазматический слой онкосферы *T. nodulosus* – представителя низших цестод, является одной из эмбриональных оболочек, которая элиминируется сразу после проникновения личинки во второго промежуточного хозяина. Отростки тегументальных клеток, которые на стадии онкосферы представляют собой бульбовидные выросты, возвышающиеся над базальной пластинкой, разрастаются, сливаются между собой и образуют наружный цитоплазматический слой процеркоида, или первичный тегумент.

1.2. Мускулатура, экстраклеточные матриксы, контакты

Наружную цитоплазматическую оболочку онкосферы *T. nodulosus* подстилает хорошо развитая базальная пластинка, или базальный матрикс (рис. 2, д), а также элементы соматической мускулатуры, связанные с ней многочисленными полудесмосомами. По современным представлениям, фибриллы межклеточного вещества, принимающие активное участие в процессах дифференцировки, морфогенеза и регенерации, принято называть экстраклеточным матриксом (extracellular matrix) (см. об-

зор: [Pedersen, 1991]). Поскольку в литературе термины “базальная пластинка” и “базальная мембрана” используются весьма произвольно, во избежание терминологической путаницы был предложен термин “базальный матрикс” (basal matrix), включающий оба эти понятия и рассматривающийся как частная разновидность межклеточных матриксов [Fransen, 1982, цит по: Pedersen, 1991]. Базальный матрикс онкосферы представлен только двумя слоями: электронно-прозрачным (lamina lucida) (приблизительно 4 нм) и электронно-плотным (lamina densa) (30 нм). Фибриллы экстраклеточных матриксов и щелевые контакты (gap junction), которые обычно соединяют различные клеточные элементы цестод, у онкосферы отсутствуют, так же как и способность к накоплению запасных питательных веществ. Энергетические запасы в виде гликогена и липидных капель сосредоточены в ресничной оболочке корацидия. Однако гликогенсодержащие выросты были описаны для онкосфер некоторых циклофиллидных цестод, причем накопление запасных энергетических веществ происходит у *Hymenolepis nana* в цитоплазматических выростах мышечных клеток, не содержащих миофибрилл [Furukawa et al., 1977], а также сопряжено с железами проникновения и мышечными клетками *H. diminuta* [Rybicka, 1967], что, по-видимому, связано с наземным образом жизни и отсутствием ресничной оболочки.

Соматическая мускулатура онкосферы представлена слоем мышечных волокон, сократимые участки которых располагаются непосредственно под базальным матриксом, а ядерные участки лежат среди цитонов тегументального синцития.

Значительный объем тела онкосферы занимает мускулатура, связанная с эмбриональными крючьями. Пучки мышц крепятся к соединительнотканному материалу вокруг проксимальных концов крючьев, а также прикрепляются к базальной пластинке в средней и передней областях онкосферы. От воротничков крючьев берут начало мышечные пучки, расходящиеся широким веером и заканчивающиеся на базальной пластинке задней трети онкосферы (рис. 1). Анатомические особенности мускулатуры онкосферы *T. nodulosus* и онкосфер циклофиллид *Hymenolepis citelli* и *Echinococcus granulosus* [Collin, 1968; Swiderski, 1983] обнаруживают много общих черт в размещении мышечных пучков и их связи с эмбриональными крючьями.

Вокруг крючьев сохраняются остатки онкобластов в виде тонкого слоя цитоплазмы, содержащего митохондрии и вакуоли, а мембрана онкобласта посредством десмосом контактирует с наружной цитоплазматической оболочкой. Лезвия крючьев

пронизывают базальную пластинку, их апикальные части находятся в полости, образованной онкобластами, а базальные – ограничены от окружающей цитоплазмы опоясывающими десмосомами, т.е. крючья упакованы в оболочки, которые сдуваются при проникновении онкосферы через стенку кишечника хозяина. Освобожденные от оболочек крючья могут принять активное участие в процессе проникновения. Расположение проксимальных частей крючьев *T. nodulosus* в цитоплазме онкобластов и их апикальных концов в полостях, образованных этими онкобластами, сходно с таковым *Taenia crassiceps*, для которой показано, что базальные части сформированных крючьев у онкосферы лежат интрацеллюлярно, а лезвия проникают в специальное образование онкобласта – “ножны” [Chew, 1983] или “воротничок” [Fairweather, Threadgold, 1981]. В инвазионной онкосфере *Staphylocystoides stefanskii*, как и у большинства гименолепидид, паразитирующих у млекопитающих, онкобласты сохраняются в виде тонкого слоя безъядерной цитоплазмы вокруг рукояток крючьев [Swiderski, Tkach, 1999]. Однако в зрелой онкосфере *Hepatocestus hepaticus* [Swiderski et al., 2000b] клетки, формирующие крючья или онкобласты, полностью дегенерируют.

1.3. Малодифференцированные клетки

Центральную область тела личинки *T. nodulosus* занимают мелкие малодифференцированные клетки (рис. 1), характеризующиеся низкими значениями ядерно-плазменных отношений, ядрами, богатыми гетерохроматином, и цитоплазмой, заполненной рибосомами и митохондриями. В то же время у циклофиллидных цестод так называемые зародышевые клетки располагаются симметрично, вблизи желез проникновения. У *Staphylocystoides stefanskii* десять таких клеток обнаружено в заднем конце онкосферы [Swiderski, Tkach, 1999]. Среди малодифференцированных элементов онкосферы *T. nodulosus* нам не удалось выявить симметричные пары, как это было сделано для “зародышевых” клеток *Echinococcus granulosus* [Swiderski, 1983] и *Anoplocephaloides dentata*, у которого малодифференцированные клетки располагаются двумя группами по три клетки в каждой [Swiderski et al., 2001].

Вблизи латеральных крючьев *T. nodulosus* локализованы две небольшие клетки желез проникновения. Их цитоплазма содержит цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума (ШЭПР), митохондрии и крупные электронно-плотные гранулы (рис. 1 и 2, е). Ультраструктура данных клеток сходна с таковой желез проникновения, описанных у личиночных и взрослых стадий развития псевдофиллидных цестод [Давыдов, Куперман, 1979; Kuregman, Davydov, 1981; Куперман, 1988]. Протоки желез, укрепленные по периферии микротрубочками, обнаруживаются только в области крючьев онкосферы, а их концевые отделы соединяются с наружной цитоплазматической оболочкой посредством септированных десмосом. К внутренним выростам цитоплазматической оболочки прикрепляются волокна соматической мускулатуры, сокращения которых способствуют эффективному выделению секрета в момент проникновения через стенку кишечника копепод.

Светооптическая идентификация желез проникновения онкосфер представляет значительные трудности из-за их небольших размеров. Лишь после проведения ШИК-реакции удается обнаружить слабое специфическое окрашивание пары клеток, расположенных в районе латеральных крючьев, что указывает на присутствие небольшого количества нейтральных гликопротеинов. Эти клетки мы склонны идентифицировать с железами проникновения, выявленными электронно-микроскопическим методом [Давыдов, Корнева, 1997].

Локализация желез проникновения у онкосферы *T. nodulosus* сходна с таковой у личинок других изученных видов псевдофиллид [Kuregman, Davydov, 1981]. У циклофиллидных цестод железы проникновения представляют собой двудерное синцитиальное образование, расположенное в передней половине онкосферы, два протока от которого открываются в задней половине личинки, между латеральными и медиальными крючьями [Collin, 1969; Furukawa et al., 1977; Swiderski, Tkach, 1999; Swiderski et al., 2000a; 2001]. Обнаруженные особенности концевых отделов протоков позволяют предположить, что закладка желез у онкосферы псевдофиллид и циклофиллид идет разными путями. Слияние наружного цитоплазматического слоя циклофиллидных онкосфер с протоками [Кашин, Плужников, 1983] свидетельствует о том, что железы проникновения в данном случае, вероятнее всего, являются модификацией клеток тегумента, тогда как у *T. nodulosus* для них характерно самостоятельное происхождение, т.е. они дифференцируются из камбиальных элементов [Давыдов, Корнева, 1997].

Как показали специальные исследования, у *T. nodulosus* на стадии корацидия интегрированная нервная система отсутствует [Бисерова, 2004]. Ресничная оболочка корацидия не содержит собственных специализированных нервных клеток. В передней половине онкосферы располагаются от четырех до шести нейронов (рис. 1 и 2, ж). В их околядерной нейроплазме и в отростках, проходящих от переднего к заднему концу личинки, наблюдаются митохондрии, нейротрубочки и мелкие электронно-плотные гранулы со светлым окаймлением, имеющие диаметр 100 нм. Кроме них были обнаружены многочисленные отростки с мелкими электронно-плотными гранулами диаметром 50–70 нм. Они располагаются обычно вблизи мышечных отростков, формируя с последними контакты (рис. 2, з). Область контакта характеризуется параллельными уплотненными мембранами, щель между ними заполнена темным матриксом, постсинаптическая мембрана значительно утолщена. Перикарион нейросекреторной клетки, продуцирующей такие гранулы, выявлен в центральной части онкосферы. Многочисленные нервные отростки с такими же гранулами расположены в области крючьев, на заднем конце онкосферы. Они проходят параллельно мышечным пучкам, соединенным полудесмосомами с мембраной онкобластов, или окружают несколько мышечных волокон, прикрепленных к основанию крючка. У онкосферы *T. nodulosus* в нейронах и их отростках не обнаружены светлые везикулы и типичные синаптические контакты между нервными отростками. Таким образом, первыми появляются элементы нервной системы, связанные с мышцами и содержащие электронно-плотные гранулы [Бисерова, Корнева, 1999].

В центральной области онкосферы *Staphylocystoides stefanskii* расположены две нейросекреторные клетки, отростки которых локализуются вблизи мышечных клеток и содержат везикулы окаймленного нейросекрета [Swiderski, Tkach, 1999]. Такие нейросекреторные клетки с характерными везикулами, содержащими электронно-плотную сердцевину, были обнаружены в центральной части онкосфер у многих циклофиллидных цестод [Furukawa et al., 1977; Fairweather, Threadgold, 1981; Swiderski et al., 2001]. Наряду с этим отростки нервных клеток образуют характерные для онкосферы *Hymenolepis nana* [Fairweather, Threadgold, 1981] нервно-мышечные контакты, которые локализованы в задней половине онкосферы. Холинэстеразная активность, топографически связанная у плоских червей с нервной и половой

системами, в онкосфере *T. nodulosus* по местоположению также сопряжена с крючьями [Котикова, Куперман, 1977]. Это свидетельствует о наличии интенсивной иннервации мышечной системы, связанной с крючьями и обеспечивающей активное и согласованное их функционирование во время проникновения в полость тела копепод. Элементы нервной системы *T. nodulosus* по своему расположению и ультраструктуре соответствуют аминокергическим клеткам, выявленным также в онкосфере *Diphyllbothrium dendriticum* [Wikgren, 1986].

В противоположность корацидиям цестод, ликофоры амфилинид имеют многочисленные сенсорные структуры [Rohde, Garlick, 1985a, b, c], нервный тяж и перетяжку [Дубинина, 1982], а у близкородственной группы гирокотилид ликофора имеет многочисленные синапсы в хорошо развитом нейропиле [Xylander, 1987d]. Это связано с различной стратегией поведения свободноплавающих личинок цестод, с одной стороны, и амфилинид и гирокотилид, с другой. Корацидии пассивны и являются пищевым объектом для циклопов, в то время как ликофоры активно ищут своих хозяев и проникают в тело хозяина через кутикулу, а для этого необходимы координация поведения со стороны центральной нервной системы и, соответственно, более совершенный нервный аппарат [Бисерова, 2004].

1.6. Экскреторная система

В непосредственной близости от желез проникновения билатерально-симметрично располагаются элементы выделительной системы, представленные двумя циртоцитами и отходящими от них выделительными каналами (рис. 1 и 2, б, г). Установлено, что в образовании каждого канала участвуют несколько клеток, которые соединяются между собой десмосомами. Для цитоплазмы клеток каналов характерно присутствие многочисленных извитых полостей. В отдельных случаях можно наблюдать соединение этих полостей с просветом выделительного канала. Внутренняя поверхность последнего на стадии сформированной онкосферы несет микроворсинки. Канал условно можно подразделить на три отдела. В его проксимальный отдел заходит ресничное пламя циртоцита. Дистальный отдел выходит за пределы онкосферы, глубоко вдается в толщу ресничного эмбриофора и заканчивается экскреторной порой. Связующим звеном между проксимальным и дистальным отделами служит средний отдел (рис. 3).

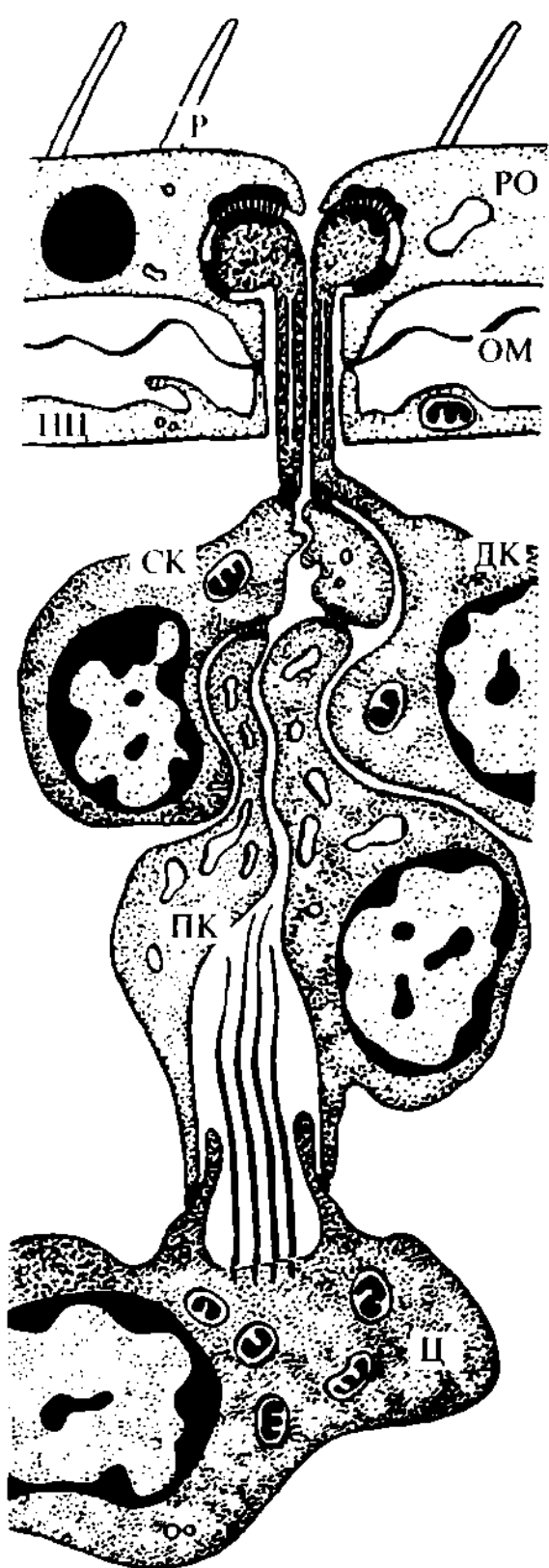


Рис. 3. Схема экскреторной системы корацидия *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, 2004])

ДК – дистальная клетка; НЦ – наружная цитоплазматическая оболочка; ОМ – онкосферальная мембрана; ПК – проксимальная клетка; Р – ресничка; РО – ресничная оболочка; СК – клетка среднего отдела; Ц – цитроцит

Клетка, формирующая дистальный отдел канала, укреплена продольно ориентированными микротрубочками, пронизывает слой соматической мускулатуры, базальную пластинку и заканчивается в толще ресничной оболочки онкосферы, открываясь в неглубокое экскреторное отверстие, связанное с внешней средой (рис. 2, б (врезка) и 3). Стенки канала соединены с ресничной оболочкой многочисленными опоясывающими десмосомами. Контакт концевой части выделительного канала с ресничной оболочкой осуществляется посредством кольцевой десмосомы. Сложно организованная выделительная система онкосфер ленточных червей [Корнева, 1994] обладает общими чертами строения с протонефридиями свободно плавающих личинок представителей других классов *Cercomeromorpha: Amphilinoidea, Gyrocotylida* [Xylander, 1987b, c; Rohde, Watson, 1987; 1988]. У *T. nodulosus* характерной особенностью стенки выделительного канала является кольцевая десмосома, расположенная непосредственно под базальной пластинкой. Здесь, по-видимому, происходит разделение канала при сбрасывании ресничного эмбриофора после попадания личинки в кишечник первого промежуточного хозяина.

1.7. Симметрия и количество клеток

Многими авторами отмечена билатеральная симметрия размещения крючьев, связанной с ними мускулатуры, а также клеточных элементов в онкосферах циклофиллид [Ogren, 1968; Collin, 1969; Swiderski, 1983; Swiderski et al., 2000b; 2001]. Их тегумент узкими цитоплазматическими отростками связан с так называемым двудерным медуллярным центром, который представляет собой погруженные цитоны тегумента, симметрично расположенные в центральной части личинки. Отмечена симметрия в расположении малодифференцированных клеток и желез проникновения. У онкосферы *T. nodulosus* билатерально-симметрично расположены только железы проникновения и циртоциты. В локализации малодифференцированных элементов, нервных и тегументальных клеток какой-либо симметрии в онкосфере *T. nodulosus* не обнаружено.

При подсчете клеток, составляющих инвазионную онкосферу, было установлено, что их количество различается в зависимости от принадлежности исследуемого паразита к определенному отряду цестод. Так, количество клеточных элементов, подсчитанное с использованием трансмиссионной электронной микроскопии, у *Bothriocephalus clavibothrium* (отряд Pseudophyllidea) превышает 120, у *Proteocephalus longicollis* (отряд Proteocephalidea) в теле личинки насчитывается около 80 клеток [Swiderski et al., 2001], тогда как у представителей высших цестод это количество сокращается до 50 у *Nematotaenia dispar* [Swiderski, Tkach, 1997a], до 44 у *Hymenolepis citelli* [Collin, 1969] и до 26–28 у *Anoplocephaloides dentata* [Swiderski et al., 2001]. Таким образом, количество клеток, составляющих онкосферу, не связано с адаптациями личинок к окружающей среде или к промежуточным хозяевам, а обусловлено принадлежностью к тому или иному таксону цестод [Swiderski, 1983; Swiderski, Tkach, 1999; Swiderski et al., 2001].

ПРОЦЕРКОИД *TRIAENOPHORUS NODULOSUS*

В процессе метаморфоза строение *T. nodulosus* изменяется коренным образом: практически все специализированные системы онкосферы, за исключением нервной, дегенерируют. Структуры, присущие процеркоиду, образуются *de novo*. В процессе метаморфоза можно выделить два этапа. На первом этапе доминируют аутофагические и деструктивные процессы, результатом чего становится полный автолиз провизорных структур, функционировавших на стадии свободноживущей личинки. На втором этапе автолиз сменяется активным морфогенезом: начинается митотическое деление малодифференцированных клеток и их последующая цитодифференцировка. Процесс смены личиночных структур на дефинитивные последовательно развивается от переднего полюса онкосферы к заднему.

2.1. Формирование покровов

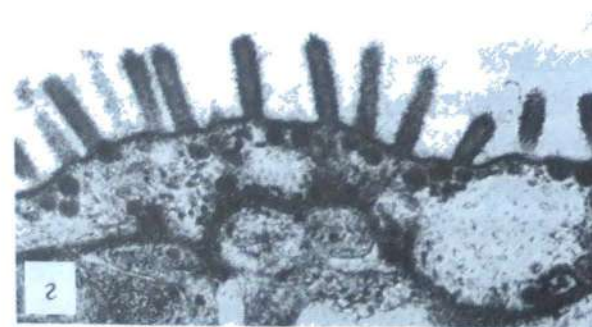
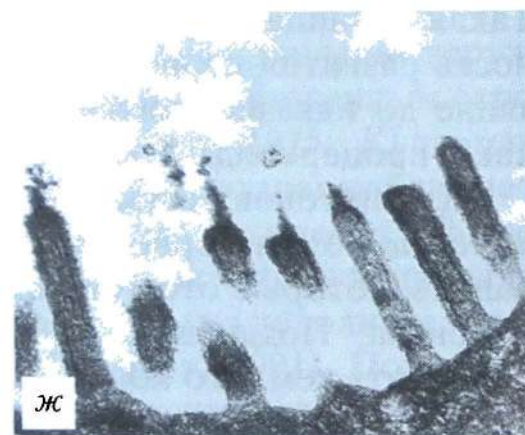
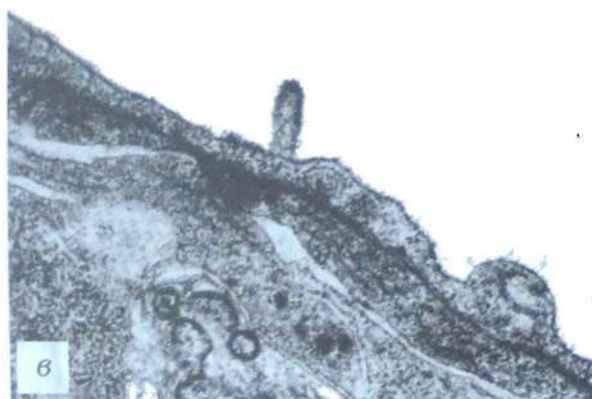
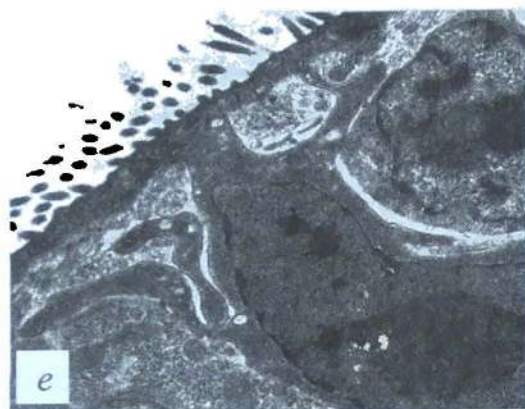
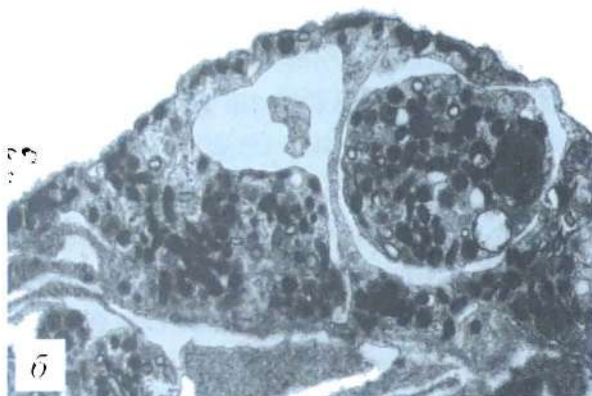
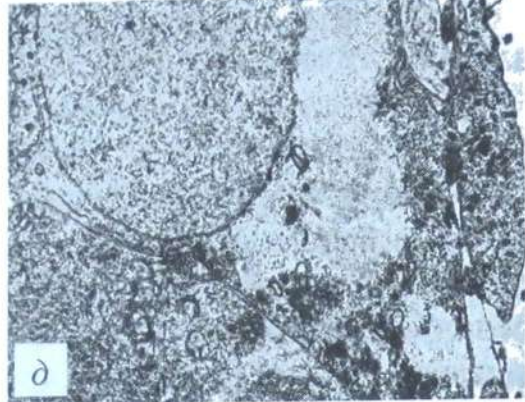
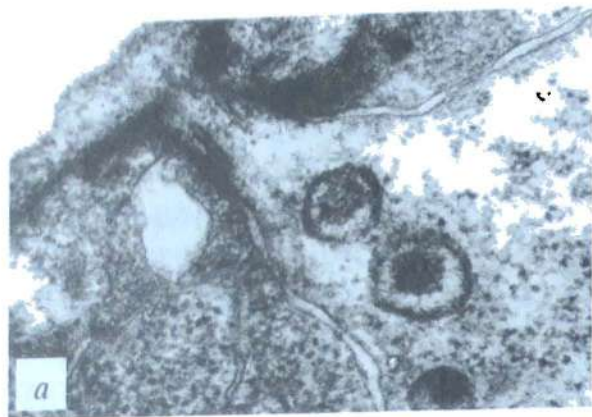
Покровы взрослых ленточных червей представлены наружным безъядерным цитоплазматическим слоем, соединенным отростками с погруженными цитонами [Lumsden, 1975; Куперман, 1988; и др.]. В онтогенезе цестод уже на ранних этапах наблюдается формирование типичного синцитиального тегумента [Threadgold, 1984], что позволяет обеспечивать быстрый функциональный ответ на изменение в окружающей среде без дополнительных морфофункциональных перестроек [Давыдов, 1991]. Полифункциональная природа тегумента цестод подразумевает выполнение, наряду с основной – барьерной, также абсорбционно-трофической и защитной функции. Последняя направлена на нейтрализацию защитных реакций хозяина и осуществляется как с участием поверхностных микроструктур, так и с помощью различных секреторных продуктов, образующихся в цитонах и выделяющихся на поверхность червей [Давыдов, Микряков, 1988]. Характер дифференцировки покровного синцития у цестод определяется особенностями отношений паразит–хозяин [Давыдов, 1991].

Формирование дефинитивного тегумента у *T. nodulosus* протекает на начальных этапах паразитической фазы жизненного цикла, одновременно с формированием всех специализированных систем паразита (железистой, выделительной, мышечной

и др.). Этот многоступенчатый процесс начинается с момента заражения хозяина онкосферой, после сбрасывания всех эмбриональных оболочек, и протекает в несколько этапов.

В полости кишечника хозяина *T. nodulosus* утрачивает как ресничную оболочку, окружающую шестикрючный зародыш, так и наружный цитоплазматический слой, лежащий на базальной пластинке. В течение нескольких часов после инвазии булавовидные выросты тегументальных клеток распластываются по базальной мембране процеркоида и образуют первичные покровы (рис. 4, а и 5, а, б). Характерной особенностью первичного (личиночного) тегумента является наличие множества округлых гранул электронно-плотного секрета, присутствующих как в околядерных участках (цитонах), так и в наружной цитоплазме (рис. 4, б). Первичный тегументальный синцитий специализируется как секреторное образование. Выведение секрета на начальных этапах развития личинки, несомненно, имеет адаптивное значение и начинается в ответ на развивающуюся защитную реакцию хозяина. У *T. nodulosus* выведение секрета приурочено к первым-вторым суткам после инвазии, тогда как у процеркоидов кариофиллидей этот процесс занимает более продолжительный отрезок времени, до двух недель [Корнева, Поддубная, 1999]. Такая разница объясняется, вероятно, тем, что продолжительность развития кариофиллидных личинок в беспозвоночном хозяине до инвазионного состояния составляет 50–70 дней, тогда как у процеркоида *T. nodulosus* – около 14 дней.

Для цитонов тегумента процеркоида кариофиллиды *Khawia armeniaca* характерно присутствие многочисленных липидных капель, которые отсутствуют в первичных покровах *T. nodulosus* [Корнева, Поддубная, 1999]. По-видимому, этот факт можно объяснить тем, что корацидий *T. nodulosus* в процессе заражения рачков утрачивает ресничную оболочку, в которой сосредоточены все липидные скопления, тогда как *Khawia armeniaca* не имеет в жизненном цикле стадии свободноплавающего корацидия, поскольку хозяевами заглатываются непосредственно яйца кариофиллидей. Липидные капли из личинки *Khawia armeniaca* выводятся во внешнюю среду покровами посредством экзоцитоза. Принимает в этом участие и выделительная система. Выведение липидов наряду с электронно-плотными секреторными гранулами позволяет предположить, что они участвуют в активации секрета, продуцируемого железами процеркоидов [Корнева, Поддубная, 1999]. Одновременно с выведением секрета желез в течение первых двух суток на поверхности личиночных покровов начинается формирование первой генерации коротких и широких



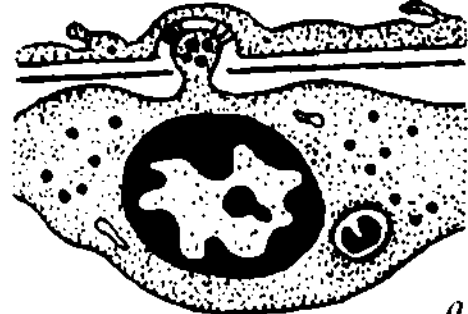
микроворсинок, которые в длину достигают $0,39 \pm 0,006$ мкм, а в ширину – $0,08 \pm 0,001$ мкм (рис. 4, в, г и 5, в).

К концу первых, в начале вторых суток развития процеркоидов *T. nodulosus* начинается процесс дегенерации цитонов первичного тегумента (поскольку этот слой потом подвергается резорбции и замещается покровами, имеющими иную морфологию, мы используем термин “первичный тегумент”). В цитоплазме наблюдаются активно функционирующие аппараты Гольджи, первичные и вторичные лизосомы, а впоследствии мультиламеллярные и мультивезикулярные тельца, тогда как секреторные гранулы, как в цитонах, так и в наружном слое цитоплазмы, встречаются редко. Благодаря незначительному количеству свободных рибосом в цитонах личиночных покровов, они кажутся более светлыми, чем другие специализированные и малодифференцированные клетки личинки. Наружный слой первичного тегумента, связанный с цитонами цитоплазматическими отростками, также становится электронно-светлым и из клеточных органоидов содержит только крупные округлые митохондрии. Дегенерация первичного тегумента процеркоидов, вероятно, вызвана завершением его узкоспециализированной деятельности, связанной с защитой онкосфер, вступивших на паразитический путь развития. Дальнейшие морфогенетические преобразования покровов вызваны, по нашему мнению, необходимостью смены их доминирующей функции с защитной на абсорбционно-трофическую или, возможно, обусловлены различиями в морфофункциональном обеспечении этих функций в разных условиях среды [Поспехова, 2001]. Связь между характером взаимоотношений паразит–хозяин и дифференцировкой синцития тегумента на специализированные участки проявляется у церкарий Trematoda. У них обнаружены многочисленные железы (чехлообразующие, цистогенные и др.), являющиеся специализированными цитонами, активно функционирующими в процессе перехода к тканевому паразитизму и превращения в стадию метацеркарии [Галлактионов, Добровольский, 1987].

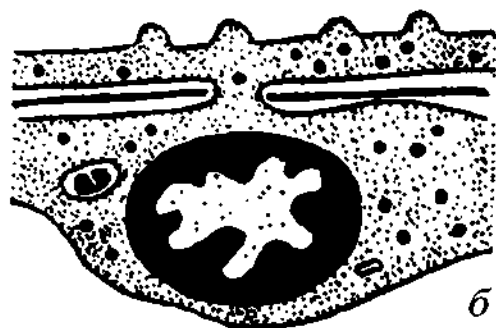


Рис. 4. Формирование дефинитивных покровов процеркоида *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, Поддубная, 1999])

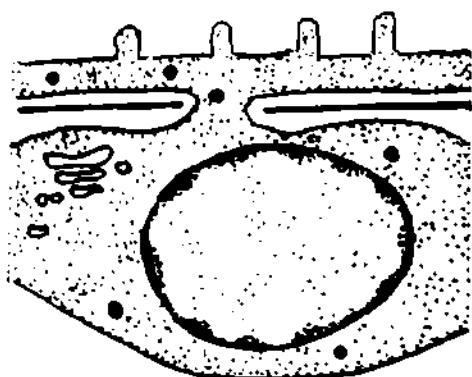
а, б – распластывание отростков тегументальных клеток в первые сутки после проникновения личинки в циклопа; в – формирование первых коротких микроворсинок; г – покровы процеркоида с короткими микроворсинками; д – сдувание наружного цитоплазматического слоя и аутофагические процессы в тегументальных клетках; е – присоединение малодифференцированной клетки к тегументальному синцитию; ж – формирование микротрихий на основе длинных микроворсинок; з – отшнуровка и элиминация ядра



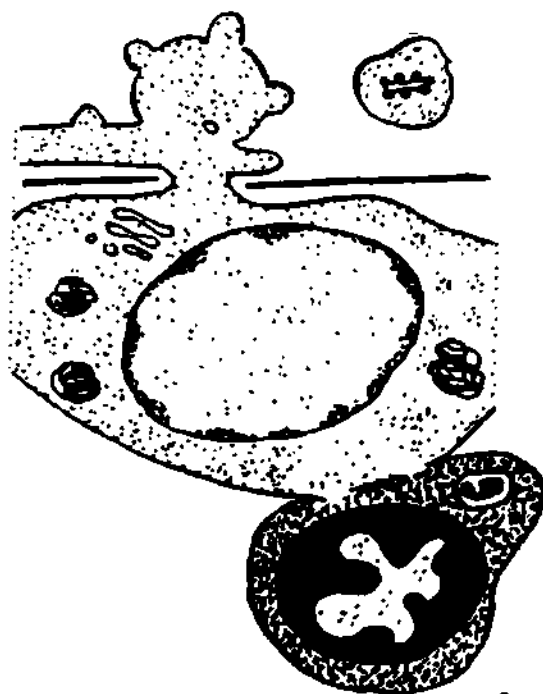
a



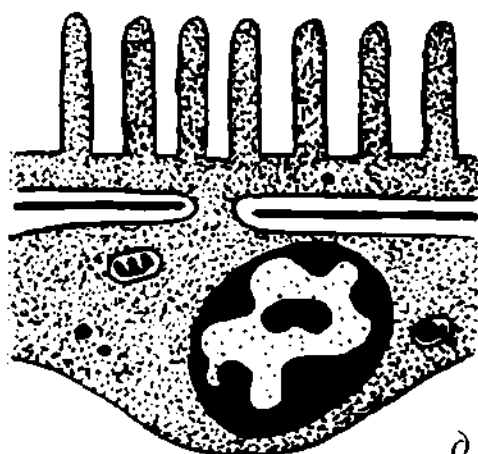
b



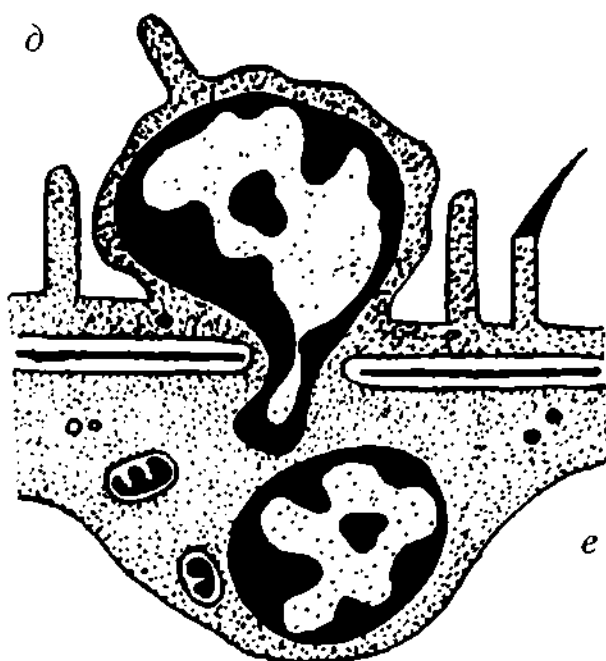
c



d



e



f

Дегенерация первичного тегумента сопровождается, с одной стороны, процессом элиминации наружного цитоплазматического слоя (рис. 4, *д* и 5, *з*), а с другой – слиянием с ним малодифференцированных клеток, мигрирующих из нижележащей паренхимы и встраивающихся в покровный синцитий (рис. 4, *е*). Первоначально поверхность первичных покровов образует единичные выпячивания, которые впоследствии увеличиваются в размерах и отшнуровываются. В определенный период развития процеркоида, на третьи-четвертые сутки после инвазии, процесс дегенерации первичных покровов настолько интенсифицируется, что личинка *T. nodulosus* оказывается отграниченной от организма хозяина либо полуразрушенным наружным слоем тегумента, либо непосредственно базальной пластинкой (рис. 4, *д*). Области, где в результате отслаивания и отшнуровки первичных покровов базальная пластинка контактирует с внешней средой, невелики по размерам. Процесс отслаивания наружной цитоплазмы первичных покровов происходит не одновременно, распространяясь от передней части процеркоида к заднему концу тела. Исследование смены покровов у спороцисты *Fasciola hepatica* после проникновения мирацидия в брюхоногого моллюска выявило сходные этапы с вышеописанным процессом у цестод [Southgate, 1970; Xylander, 1987; 1996].

Малодифференцированные клетки, встраивающиеся в синцитий первичного тегумента *T. nodulosus*, постепенно замещают цитоны, участвовавшие в образовании первой генерации микроворсинок. Начавшиеся ранее аутофагические процессы в первичном тегументе завершаются полным разрушением его цитонов. Малодифференцированные клетки дают начало вторичным (дефинитивным) покровам. Дифференциация покровов на этом этапе направлена на обеспечение эффективного поглощения питательных веществ. Интенсификации данного процесса способствуют сформированные в процессе преобразования покровов микроворсинки второй генерации, которые достигают в длину $0,74 \pm 0,008$ мкм, а в диаметре – $0,076 \pm 0,002$ мкм, т.е. их



Рис. 5. Схема последовательного формирования покровов процеркоида (по: [Корнева, Поддубная, 1999])

а – соединение тегументальной клетки с эмбриональной оболочкой онкосферы; *б* – распластывание отростков тегументальных клеток у процеркоида в первые сутки после инвазии; *в* – короткие микроворсинки на поверхности тегумента; *з* – слущивание наружного цитоплазматического слоя и присоединение малодифференцированной клетки к тегументальному синцитию; *д* – длинные микроворсинки на поверхности тегумента; *е* – отшнуровка и элиминация ядра

длина в 2–3 раза превышает таковую микроворсинок, покрывающих первичный тегумент (рис. 4, ж и 5, д). При этом за счет микроворсинок происходит увеличение площади поверхности тела, например, у процеркоидов *Khawia armeniaca* в средних отделах в 8,71 раз, а в задних отделах тела – в 14,45 раза [Поддубная, 1988].

Как было показано методами автордиографии на световом уровне, рост и развитие тегумента у ленточных червей осуществляются за счет миграции в него малодифференцированных клеток из подлежащей паренхимы (по принципу внешнего камбия) [Wikgren, Knuts, 1970]. У *T. nodulosus* малодифференцированные клетки, формирующие вторичный синцитий тегумента, обуславливают смену структуры покровов. На этой стадии онтогенеза в цитонах *T. nodulosus* содержится значительное количество свободных рибосом, а в ядрах наблюдаются крупные округлые ядрышки, что свидетельствует об активных процессах синтеза, протекающих в цитоплазме. Некоторое количество активных ядер, сформировавших синцитий вторичных покровов, мигрирует к базальной пластинке процеркоида и по отросткам, соединяющим цитоны с наружным слоем, проникает в область тегумента, расположенную над базальной пластинкой. Впоследствии такие ядра с окружающим их тонким слоем цитоплазмы отшнуровываются и элиминируются (рис. 4, з и 5, е).

Личиночные покровы циклофиллидей в ответ на макрофагальную реакцию хозяев помимо секреции веществ, обладающих защитными свойствами, формируют на поверхности мощный мукополисахаридный слой, изолирующий и, следовательно, предохраняющий начальные стадии развития личинок [Кашин, 1986]. Вторичные покровы процеркоидов кариофиллид за счет удлинения апикальных концов микроворсинок в так называемые бичевидные отростки формируют тонкий фибриллярный слой [Поддубная, 1995]. У процеркоида *T. nodulosus*, представляющего псевдофиллид, подобные образования на поверхности тегумента не обнаружены, что, по-видимому, объясняется сравнительно непродолжительным временем, необходимым для достижения паразитом инвазионности.

В дальнейшем микроворсинки второй генерации замещаются микротрихиями, которые формируются у представителей Pseudophyllidea и Cyclophyllidea как на основе микроворсинок, так и субмембранно, в наружном цитоплазматическом слое [Braten, 1968; Тимофеев, Куперман, 1973; Lumsden et al., 1974; Richards, Arme, 1984; Куперман, 1988]. В дальнейшем микротрихии, являющиеся уникальными поверхностными структурами, сохраняются на всех последующих стадиях онтогенеза цестод.

Таким образом, тегумент *T. nodulosus* в процессе метаморфоза несет большую и разнообразную функциональную нагрузку, приоритеты которой неоднократно меняются. Это находит отражение в конкретных особенностях тонкого строения, различающихся на каждом из этапов морфогенетической перестройки покровов. Функциональная нагрузка тегумента, в свою очередь, во многом определяется особенностями биологии процеркоидов, а также спецификой отношений паразит–хозяин. Сложные морфофункциональные преобразования покровов, имеющие место в процессе метаморфоза, свидетельствуют о глубоких метаболических и иммунологических взаимодействиях в системе процеркоид *T. nodulosus*–первые промежуточные хозяева.

Очень сходные результаты были получены при исследовании тонкого строения покровов зрелых церкарий и развивающихся метацеркарий *Diplostomum chromatophorum* от момента проникновения в промежуточного хозяина до достижения ими инвазионного состояния. Были выявлены три четко выраженные стадии формирования покровов, характеризующиеся сменой поверхностных микроструктур, где первая стадия сопровождается интенсивной резорбцией большинства ценогенетических структур церкарий и перестройкой пищеварительной системы. На этом этапе формируется чрезвычайно плотный гликокаликс, в чем проявляется защитная реакция паразита на иммунное воздействие хозяина. Второй этап знаменуется усилением роли абсорбционной функции покровного эпителия, на поверхности которого появляется развитая система микроворсинок. Этот период сопровождается бурным ростом и морфогенезом метацеркарий. На третьем этапе покровы приобретают черты дефинитивной организации. Рост паразитов приостанавливается, а трофическая функция покровов вновь сменяется на защитную. Об этом свидетельствует исчезновение микроворсинок и наличие хорошо выраженного гликокаликса [Подвязная, 1999].

2.2. Мускулатура

В мышечной системе процеркоида на пятые-шестые сутки наблюдаются процессы кардинальной перестройки, когда дезорганизуются и практически исчезают мощные мышечные тяжи, связанные с крючьями. Под базальным матриксом отмечают тонкие слои продольной и кольцевой мускулатуры, причем мускулатура онкосферы становится продольной мускулатурой про-

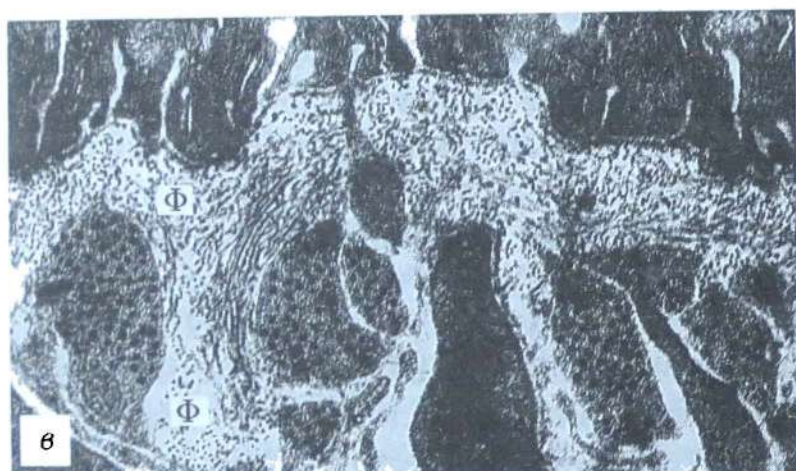
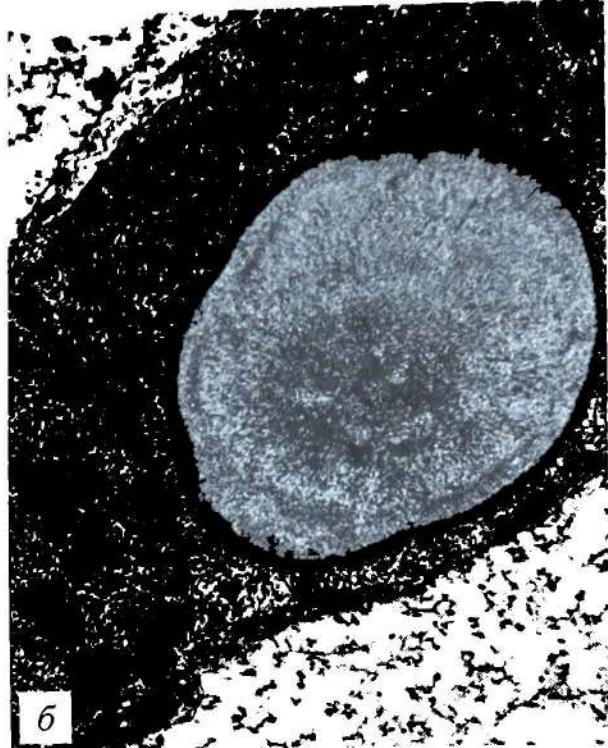


Рис. 6. Формирование базального матрикса и известкового тельца у *Triaenophorus nodulosus*

а – два мышечных слоя под базальным матриксом на стадии сформированного процеркоида; *б* – формирование известкового тельца на стадии сформированного процеркоида; *в* – базальный матрикс взрослого паразита (по: [Корнева, 2001]). *Ф* – фибриллы ретикулярного слоя базального матрикса

церкоида, а слой кольцевых мышц формируется *de novo* (рис. 6, *а*). Отростки нейросекреторных клеток, содержащие электронно-плотный секрет, в большом количестве подходят к базальному матриксу процеркоида в первые сутки развития и формируют синапсы с дифференцирующимися мышечными волокнами. Эти факты свидетельствуют о том, что процесс формирования мышечной системы находится под контролем нейросекреторных клеток процеркоида [Бисерова, Корнева, 1999].

У сформированного процеркоида сарколемма продольных и кольцевых мышц образует небольшие выпячивания, в цитоплазме которых начинает накапливаться гликоген. На последующих этапах онтогенеза паразита мышечная система не претерпевает каких-либо существенных изменений, за исключением увеличения числа и размеров гликогенсодержащих выростов, активно накапливающих запасные питательные вещества.

2.3. Ультраструктурная организация и клеточный состав

С двенадцати часов и до конца вторых суток внутренняя ультраструктурная организация процеркоида по сравнению с предыдущей стадией онтогенеза остается практически неизменной. Третьи-четвертые сутки развития характеризуются активными процессами морфогенеза и дегенерации. Особенностью организации процеркоида является плотное расположение всех клеточных элементов. Межклеточные пространства невелики, в них появляются тонкие фибриллы экстраклеточного вещества и многочисленные небольшие по протяженности щелевые контакты, не наблюдаемые на предыдущем сроке развития. Цитоны тегумента по-прежнему составляют основную массу, хотя растет доля малодифференцированных клеток, компактное скопление которых наблюдается в центральной части процеркоида, ближе к переднему концу тела (рис. 7, а, б).

На пятые-шестые сутки развития процеркоида активные процессы морфогенеза охватывают все популяции клеточных элементов процеркоида, хотя в этот период еще удается наблюдать и затухающие процессы дегенерации и деструкции. Основная масса паренхимы представлена малодифференцированными элементами и клетками на начальных этапах дифференцировки. В их ядрах наблюдаются глыбки гетерохроматина, в цитоплазме содержатся свободные рибосомы, большое количество крупных митохондрий, видны цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума. Точечные межклеточные контакты замещаются значительными по протяженности щелевыми соединениями. Увеличивается количество межклеточного материала, представленного нерегулярно расположенными тонкими фибриллами.

У полностью сформированного процеркоида процессы дифференцировки всех специализированных систем завершаются, и все клеточные элементы (за исключением нервных) начинают накапливать гликоген (рис. 7, в). Специализированные клеточные элементы представлены железистыми, мышечными клетками

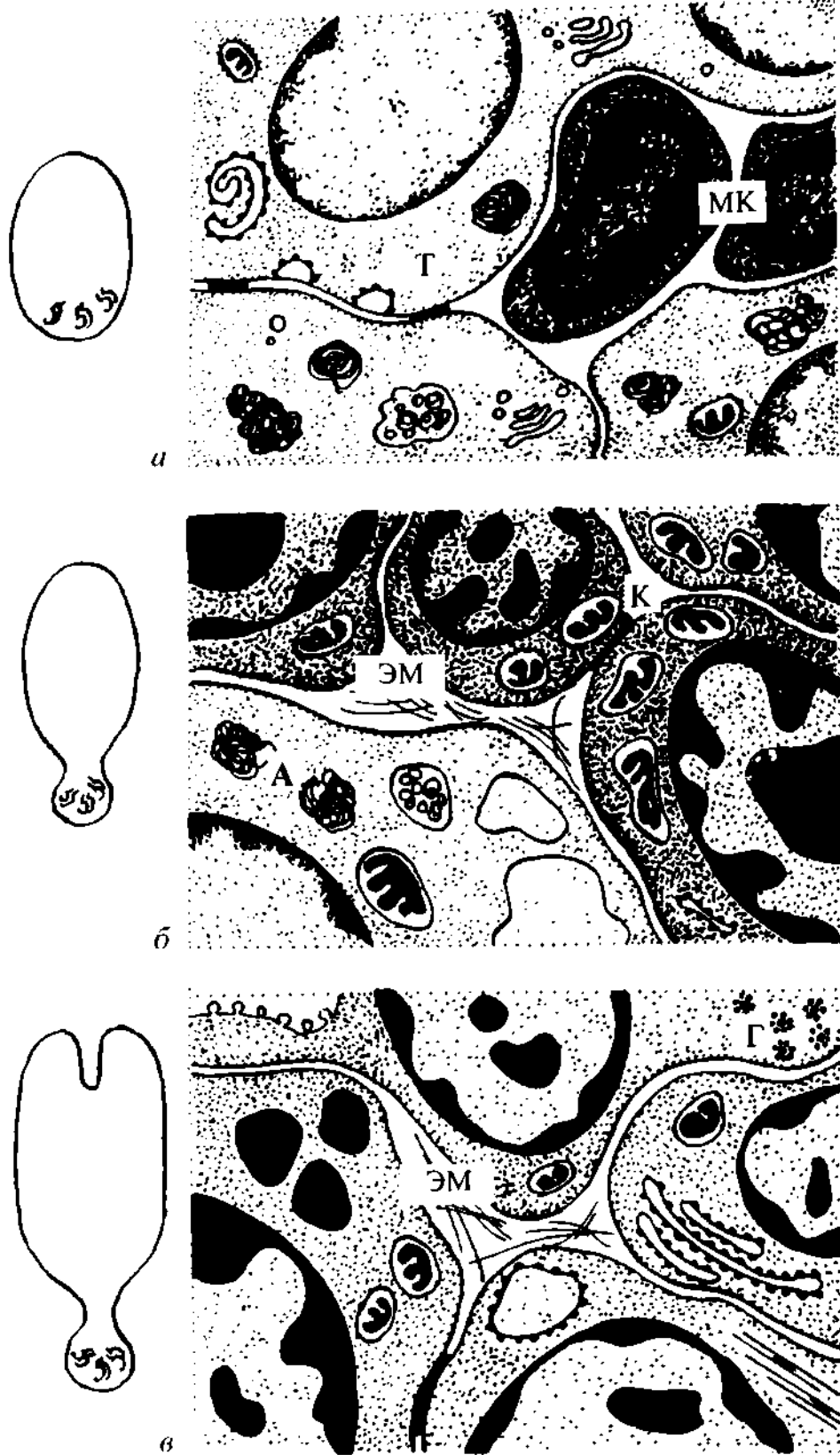


Рис. 7. Последовательная смена клеточных элементов в процессе развития процеркоида *Tricentophorus nodulosus* (по: [Korneva, 2004])

а – аутофагические процессы в большинстве клеточных элементов; *б* – цитодифференцировка малодифференцированных клеток; *в* – сформированный процеркоид. Г – гликоген; К – контакт; МК – малодифференцированные клетки; ЭМ – экстраклеточный матрикс; Г – цитоны тегумента

(продольной, кольцевой и дорсовентральной мускулатурой), цитонами тегумента, циртоцитами протонефридиев, эпителием выделительных каналов, клетками, формирующими известковые тельца, а также нервными элементами. В центральной части тела наблюдаются немногочисленные малодифференцированные клетки. Специализированные на накоплении гликогена паренхимные клетки отсутствуют (рис. 8).

Образование известковых телец у процеркоида *T. nodulosus* происходит на основе одного центра минерализации, в округлой внутриклеточной вакуоли. В цитоплазме клеток присутствуют цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы, митохондрии и многочисленные вакуоли, сливающиеся с центральной полостью, где протекает процесс минерализации (рис. 6, б). Ядро известковой клетки содержит деспирализованный хроматин и многочисленные ядрышки. На заключительных этапах формирования известковая конкреция приобретает концентрическую слоистость и увеличивается в размерах, что приводит к уплощению ядра. Цитоплазма, окружающая центральную вакуоль, в отдельных местах истончается практически до состояния спавшихся мембран, а в околоядерной цитоплазме наблюдаются мультиламеллярные тельца, что свидетельствует о начавшихся в клетке деструктивных изменениях.

Ультраструктура основных типов клеточных элементов *T. nodulosus* весьма сходна с описанной в литературе для других представителей класса цестод [Lumsden, Specian, 1980; Lumsden, Hildreth, 1983].

2.4. Становление паренхимной организации

Одна из основных морфофункциональных особенностей плоских червей – это отсутствие полости тела и наличие паренхимы, заполняющей пространство между специализированными системами (нервной, выделительной, половой и др.). До изобретения электронной микроскопии в биологии существовали две противоположные точки зрения. Одни авторы считали, что паренхима состоит из плотно расположенных клеток с крупными цитоплазматическими выростами, другие – что паренхима синцитиальна и обладает значительными межклеточными лакунами. Благодаря применению современных методов исследования наши представления о структуре и функциональном значении паренхимы сильно изменились, однако авторы так и не пришли к единому

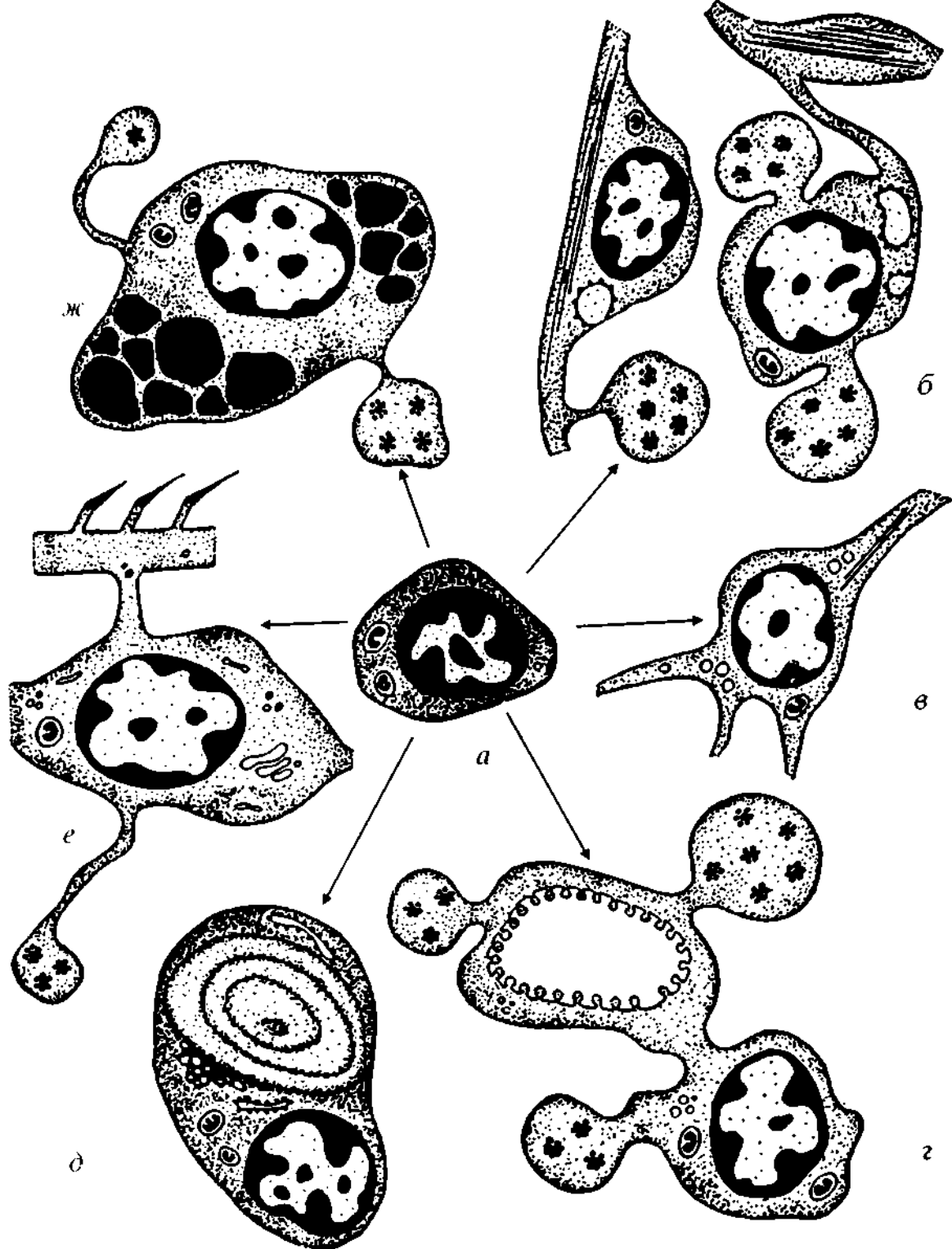


Рис. 8. Возможные варианты дифференцировки камбиальных элементов (а) (по: [Корнева, 2001])

б – мышечные клетки; в – нервные элементы; г – элементы выделительной системы; д – клетки, формирующие известковые тельца; е – тегументальные клетки; ж – железы проникновения

мнению и придерживаются зачастую противоположных точек зрения. До сих пор в термин "паренхима" вкладывается разный смысл, и она рассматривается либо как разновидность соединительной ткани [K. Pedersen, L. Pedersen, 1988; Корнакова, 1989; Горышина, Чага, 1990; Pedersen, 1991], либо как область тела [Rieger, 1981]. В обзоре по ультраструктурной организации паренхимных клеток и межклеточного матрикса платод [Conn, 1993a] автор дает определение паренхимы, как единой мезенхимной ткани, расположенной между различными эпителиями и нервными клетками. Однако наиболее многочисленными элементами паренхимы цестод многие исследователи считают мышечные клетки [Lumsden, Hildreth, 1983; Conn, Rocco, 1989; Conn, 1993a]. У отдельных видов цестод авторами отмечены паренхимные, или паренхиматозные, клетки – специализированные элементы, функционирующие как депо питательных веществ [Bonsdorff et al., 1971; Никишин, 1983; Корнакова, 1994; Поддубная, 2002б; и др.]. Таким образом, различные авторы относят к составным частям паренхимы весьма разнообразные клеточные элементы, причем в некоторых работах ставится под сомнение принадлежность базальных матриксов и межклеточных фибрилл собственно паренхиме [Pedersen, 1983]. Однако на *Diphyllbothrium dendriticum* [Lindroos, 1984] и *Hymenolepis diminuta* [Holy, Oaks, 1987] было убедительно показано соединение базальных матриксов и межклеточных фибрилл, которые, в свою очередь, крепятся к мышечным волокнам и составляют структурно и функционально единое целое. Характерной особенностью паренхимы цестод являются отсутствие подвижных элементов и незначительное содержание межклеточного вещества.

Существует ли паренхима как отдельная гистологическая единица? Где, когда и как она возникает и какие изменения претерпевает во время метаморфоза? Получить правильные ответы на эти вопросы возможно лишь после того, как сравним клеточный состав и строение межклеточного матрикса на всех стадиях жизненного цикла *T. nodulosus*.

У онкосферы нет ни фибрилл экстраклеточного матрикса, ни специализированных паренхимных клеток, ни контактов между клеточными элементами (за исключением нейромышечных), поэтому мы считаем, что соединительнотканые элементы на этом этапе жизненного цикла отсутствуют. Основной план строения и особенности распределения запасных питательных веществ формируются после перехода червя к паразитическому образу жизни на стадии процеркоида. Синтез фибрилл межклеточного вещества у *T. nodulosus* начинается в цитонах тегумента, где в концентри-

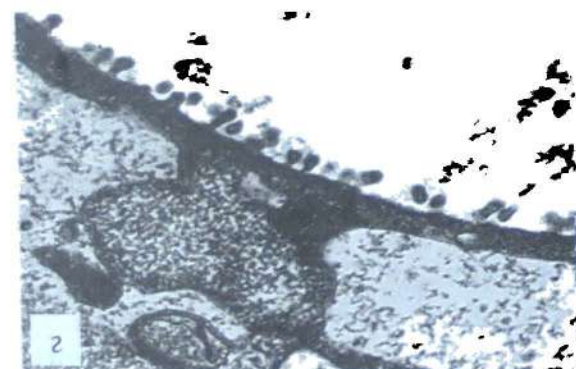
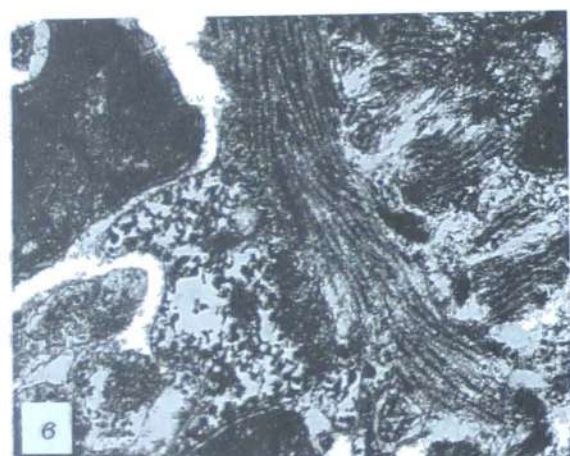
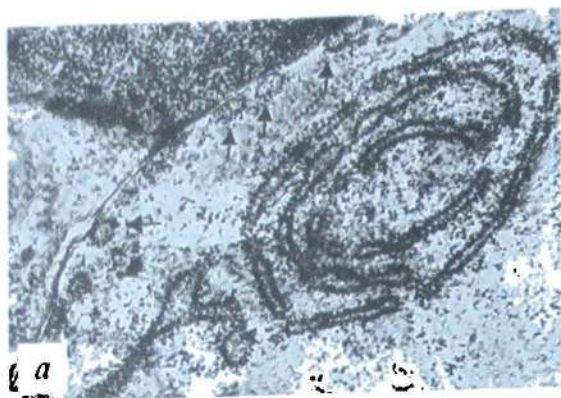


Рис. 9. Ультраструктурные особенности паренхимы *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, 2001])

а – синтез и выведение (стрелки) фибрилл экстраклеточного матрикса; короткие щелевые контакты; *б* – длинный щелевой контакт; *в* – накопление гликогена мышечным волокном; *г* – гликогензапасающий отросток стенки выделительного канала; *д* – накопление гликогена тегументальным цитоплазматическим телом; *е* – накопление гликогена железой проникновения; *ж* – общий вид паренхимы с гликогензапасающими отростками

чески закрученных цистернах ШЭПР образуется предшественник фибрилл межклеточного вещества (рис. 9, а). Аналогичное предположение о синтезе интерцеллюлярного материала тегументальными цитонами было подтверждено гистохимическими исследованиям на *Schistosoma mansoni* [Reissig, 1970]. Однако у полностью сформированного процеркоида и на последующих стадиях жизненного цикла *T. nodulosus* функцию синтеза межклеточного вещества берут на себя мышечные клетки. Синтез фибрилл межклеточного матрикса предшествует активным процессам морфогенеза [Корнева, 1995]. Одновременно появляется значительное количество коротких щелевых контактов, позволяющих обеспечивать метаболическую кооперацию клеток, что подтверждает влияние межклеточного матрикса на поведение и дифференцировку клеток, особенно в эмбриогенезе [Gagione, 1981].

К седьмым-восьмым суткам развития завершается смена первичных специализированных систем процеркоида на дефинитивные. Щелевые контакты между плазматическими мембранами увеличиваются по протяженности, однако заметно уменьшается их количество (рис. 9, б). Наряду с появлением фибрилл межклеточного вещества, которые у *T. nodulosus* немногочисленны и располагаются хаотично, формируется третий ретикулярный слой базального матрикса (*lamina fibroreticularis*), состоящий из рыхло расположенных фибрилл, он достигает в толщину 200 нм (рис. 6, а). Ретикулярный слой базального матрикса появляется в онтогенезе позже, чем электронно-прозрачный и электронно-плотный слои, вскоре после начала синтеза межклеточных фибрилл, что подтверждает предположение о различных источниках формирования данных слоев. Электронно-прозрачный и электронно-плотный слои синтезируются клетками эпителия, тогда как ретикулярный слой формируется из фибрилл межклеточного матрикса [Pedersen, 1991]. Аналогичные закономерности описаны для развивающихся метацеркарий рода *Diplostomum*, у которых начиная с 33–34-го дня наблюдается резкое увеличение массы мышечных пучков и толщины слоя межклеточного вещества между тегументом и мышцами [Подвязная, 1999].

Специализированные паренхимные клетки, которые взяли бы на себя функции тканей внутренней среды: синтез межклеточных фибрилл, а также накопление и транспорт питательных веществ, на данной стадии также отсутствуют. Маленькие выросты, в саркоплазме которых начинает накапливаться запасное питательное вещество – гликоген, образует сократимая часть мышечных клеток (рис. 9, в). У инвазионного процеркоида в накоплении гликогена, за исключением нервных клеток, прини-

мают участие все специализированные элементы: мускулатура, эпителий выделительной системы, цитоны тегумента и железы проникновения (рис. 9, *г-е*). Ультраструктурные особенности гликогенсодержащих выростов идентичны на всем протяжении жизненного цикла *T. nodulosus*, когда в ядросодержащих участках мышечных клеток наблюдаются расширенные цистерны ШЭПР. По классификации Конна [Conn, 1993a], такие клетки могут быть отнесены к секреторно-запасающим.

Ультраструктура и клеточный состав одинаковы как у инвазионного процеркоида, так и у плероцеркоида *T. nodulosus* на всех этапах его развития и у взрослых, половозрелых паразитов. Основные клеточные типы и их морфологические характеристики оказались идентичными на всех стадиях жизненного цикла *T. nodulosus*. Были обнаружены те же специализированные элементы, что и у процеркоида: цитоны тегумента; мышечные клетки; клетки, формирующие известковые тельца; эпителий выделительных канальцев; нейроны и железистые клетки. Паренхимные клетки, специализированные для накопления запасного субстрата энергетического обмена – гликогена, отсутствуют на протяжении всего жизненного цикла паразита. По мнению некоторых авторов, в состав паренхимы помимо специализированных элементов входят недифференцированные клетки [Bonsdorff et al., 1971; Gustafsson, 1976a, c; Conn, 1993a].

Межклеточные контакты у плероцеркоида и у взрослого паразита немногочисленны и представлены щелевыми соединениями, обеспечивающими возможность обмена клеток между собой низкомолекулярными веществами. Щелевые контакты, позволяющие питательным веществам распределяться среди всех клеточных элементов паразита, были также описаны у *Diphyllbothrium dendriticum* [Lindroos, 1984]. У циклофиллидных цестод, однако, между клетками паренхимы наряду со щелевыми наблюдались соединения типа плотных контактов и соединения, напоминающие по своему строению десмосому [Threadgold, Read, 1970; Hess, 1980].

Межклеточное пространство у взрослого *T. nodulosus* относительно невелико, базальный матрикс остается трехслойным, однако третий, ретикулярный, слой утолщается и достигает 900 нм. Фибриллы по сравнению с предыдущими стадиями онтогенеза располагаются более компактно и упорядоченно (рис. 6, *в*). Отдельные пучки фибрилл ретикулярного слоя проникают между волокнами субтегументальной мускулатуры, тогда как фибриллы межклеточного матрикса по-прежнему немногочисленны, не образуют заметных скоплений и располагаются хаотически.

Основная функция, которую на протяжении длительного периода приписывали специализированным паренхимным клеткам – накопление гликогена. Как нам удалось проследить, у *T. nodulosus* на стадии корацидия запасные питательные вещества в теле шестикрючной личинки отсутствуют. Первой на стадии процеркоида в процесс накопления гликогена вовлекается субтегументальная мускулатура, затем эпителий выделительных канальцев и в меньшей степени цитоны тегумента и железистые клетки (т.е. несколько разных клеточных популяций). Основная масса гликогензапасающих выростов приурочена к сократимым участкам мышечных клеток гельминта уже у сформированного процеркоида, и эта особенность сохраняется на стадиях плероцеркоида и взрослого паразита. Однако в области формирования гонад общая картина организации паренхимы у *T. nodulosus* заметно меняется. В гликогенсодержащих выростах всех специализированных элементов практически исчезают розетки гликогена, который активно расходуется при дифференцировке репродуктивных органов и протоков. Способность к запасанию углеводов на данной стадии жизненного цикла приобретают клетки желточников. Одновременно с утилизацией гликогена происходит накопление липидов, которые наблюдаются в отростках мышечных клеток, окружающих гонады [Корнева, 2001].

По мнению западных коллег, основную нагрузку в накоплении запасных питательных веществ у всех взрослых цестод несут мышечные клетки [Lumsden, 1965; 1966; Bonsdorff et al., 1971; Lumsden, Hildreth, 1983; Conn, Etges, 1984; Conn, 1988; 1993a], которые составляют основной объем паренхимы. Некоторые авторы даже используют термин “миопаренхима” (musculoparenchyma) [Lumsden, Hildreth, 1983; Conn, Rocco, 1989; Conn, 1993]. Но поскольку помимо мышечных клеток гликоген накапливают железистые клетки, эпителий выделительных каналов и цитоны тегумента, мы считаем неправомерным использование такого термина, как “миопаренхима”.

Так как считается, что паренхима – это своеобразная модификация соединительной ткани, то ей должны быть присущи следующие основные функции: синтез фибрилл межклеточного матрикса; структурное взаимодействие между различными специализированными системами; функция транспорта питательных веществ, ионов и метаболитов и накопление питательных веществ. Но поскольку на протяжении всего онтогенеза *T. nodulosus*: 1) все специализированные клеточные элементы цестод имеют единый источник – мультипотентные камбиальные клетки; 2) все они (за исключением нервных элементов и известковых те-

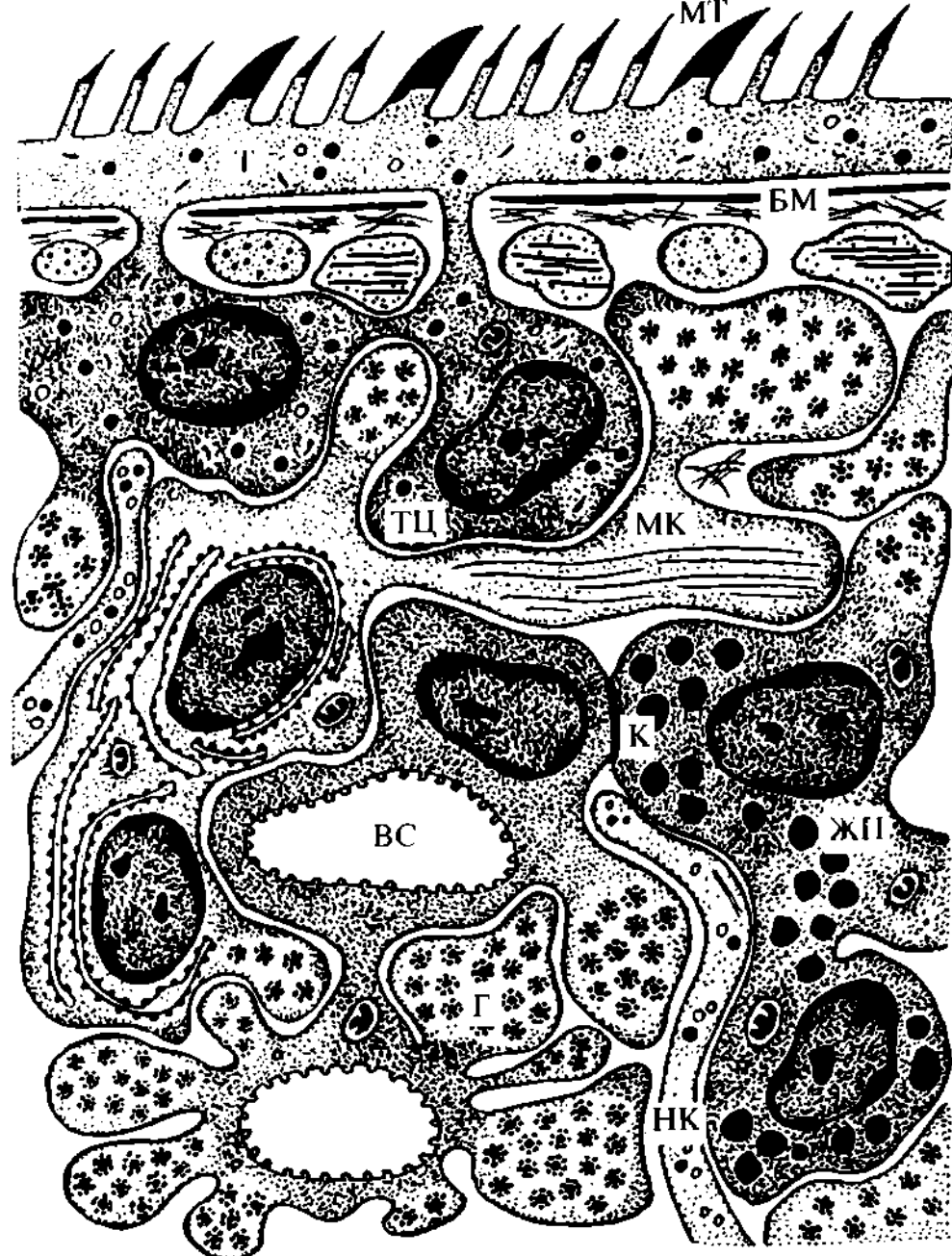


Рис. 10. Схема паренхимной организации *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, 2001])

БМ – базальный матрикс; ВС – выделительная система; Г – гликоген; К – контакт; ЖП – железа проникновения; МК – мышечная клетка; МТ – микротрихии; НК – нервная клетка; Т – наружный цитоплазматический слой тегумента; ТЦ – тегументальный цитон

лец) способны к накоплению гликогена; 3) фибриллы межклеточного вещества последовательно синтезируются двумя различными клеточными популяциями (цитонами тегумента и мышечными элементами); 4) специализированные паренхимные клетки на всех стадиях онтогенеза отсутствуют, то мы считаем, что говорить о “паренхиме”, как о самостоятельной гистологической структуре, бессмысленно. По нашему мнению, паренхима цестод

представляет собой просто совокупность всех малодифференцированных и специализированных клеточных элементов и экстраклеточных матриксов (включая базальные матриксы) (рис. 9, ж). Именно такой смысл мы вкладываем в термин "паренхима", используя его в тексте.

Упомянутые в литературе паренхимные клетки, обнаруженные у высших цестод, как правило, описаны авторами на какой-либо одной из стадий жизненного цикла. Специальные исследования паренхимных клеток на всех стадиях онтогенеза не проводились, поэтому к утверждениям о существовании у каких-то видов цестод специализированных паренхимных клеток мы относимся с осторожностью. Как оказалось, паренхимы как таковой у низших цестод не существует, как не существует клеточных элементов, которые можно было бы отнести к тканям внутренней среды: ни специализированных паренхимных элементов, аналогичных фибробластам других многоклеточных, ни клеток, подобных клеткам крови. В данном случае мы имеем дело с организацией, при которой разнообразные функции отсутствующей соединительной ткани и особых паренхимных клеток берут на себя другие популяции клеток, не утрачивая при этом своих типовых особенностей (рис. 10). Иными словами, по-видимому, все функции, выполняемые тканями внутренней среды у других Metazoa, у цестод осуществляются разными клеточными элементами.

2.5. Железы проникновения

Строение, локализация и степень развития экзокринных желез проникновения в процессе онтогенеза *T. nodulosus* претерпевают ряд существенных модификаций. У онкосфер они представлены парой свободно лежащих железистых клеток, которые обладают специализированными протоками, концевые отделы которых соединяются с покровами посредством десмосом. По поводу ориентации осей онкосферы и, соответственно, локализации эмбриональных крючьев и протоков желез проникновения среди цестодологов не утихает многолетняя дискуссия [Machiewicz, 1984; Спасский, 1988; 1989; Гуляев, 1996; и др.]. Нам представляется наиболее обоснованной точка зрения В.Д. Гуляева, по мнению которого проникновение личинок в первого промежуточного хозяина осуществляется "задом наперед", т.е. крючья и железы проникновения располагаются на заднем конце тела [Гуляев, 1996]. Эту точку зрения подтверждают наши данные по

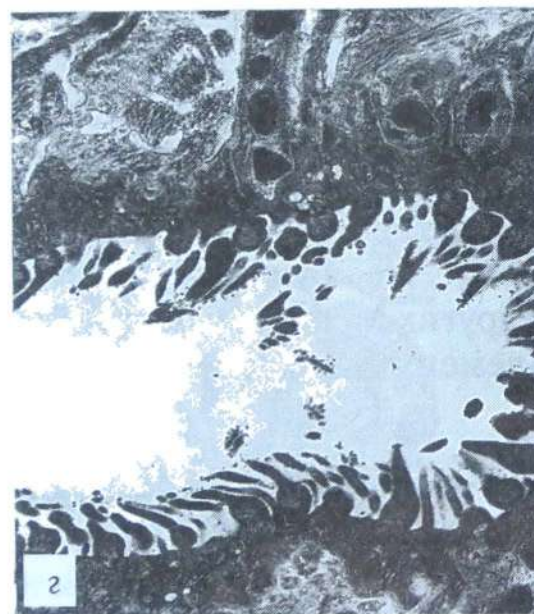
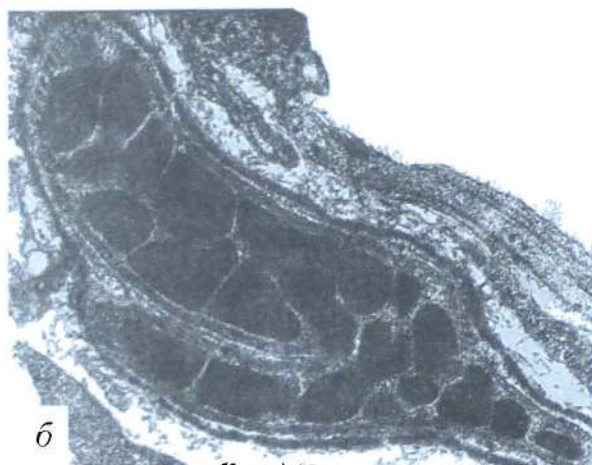
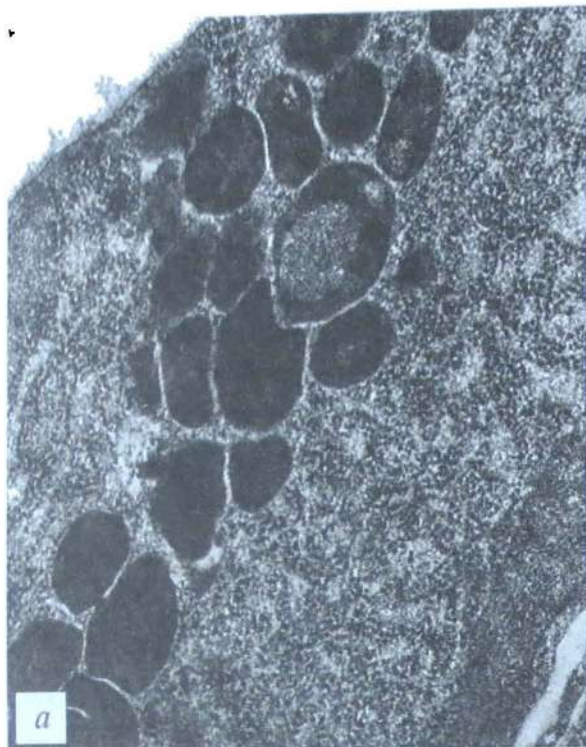


Рис. 11. Ультраструктура желез проникновения *Triaenophorus nodulosus* (по: [Давыдов, Корнева, 1997])

а – синтез секрета; *б* – ветвление протока железистой клетки; *в* – синцитиальная связь железы и мышечного волокна; *г* – проток железы открывается в воронку на переднем конце тела процеркоида; *д* – концевой отдел секреторного протока желез второго типа у сформированного процеркоида

формированию нервной системы на стадии процеркоида, когда направляющие клетки, ответственные за развитие главных латеральных стволов, дают отростки от формирующихся головных ганглиев по направлению к заднему концу тела, именно тому концу, где располагаются крючья и железы проникновения.

На самых ранних этапах морфогенеза процеркоидов (1–1,5 суток паразитирования) клетки желез проникновения не выявляются, что дает основание предполагать их дегенерацию и возникновение новых клеток на более поздних стадиях развития личинок. Подтверждением этому служит присутствие в центральной части развивающихся процеркоидов безотростчатых железистых клеток, находящихся в начальном периоде накопления секрета (рис. 11, а). Между тем формы, размеры, электронная плотность секреторных гранул и гистохимические показатели (специфическое окрашивание при использовании ШИК-реакции) вновь образующихся железистых клеток оказываются такими же, как и у онкосфер [Давыдов, Корнева, 1997]. В период формирования у процеркоидов церкомера интенсивность синтеза секрета в этих клетках значительно увеличивается и наряду с этим возрастает их число. Секреторные клетки образуют длинные ветвящиеся отростки, направленные к переднему концу тела, в которых присутствуют микротрубочки (рис. 11, б). Связи формирующихся протоков желез с покровами тела в этот период развития процеркоидов еще не наблюдается. У инвазионного процеркоида протоки желез (для удобства назовем их железами первого типа) открываются в воронку на переднем конце, а секреторные клетки располагаются в средней части тела.

Следует отметить, что железы проникновения онкосферы *T. nodulosus* и у некоторых других видов низших цестод [Давыдов, Куперман, 1979; Kuperman, Davydov, 1981] имеют происхождение, отличающееся от описанного для высших цестод. Железы проникновения у онкосфер высших цестод являются специализированными цитонами первичных покровов [Fairweather, Threadgold, 1981; Кашин, Плужников, 1983; Кашин, 1986; и др.], тогда как у низших цестод железы на всех стадиях развития закладываются самостоятельно, дифференцируясь из камбиальных элементов, и не связаны в своем происхождении с синцитием тегумента.

Наибольшей специализации железы проникновения (железы первого типа) *T. nodulosus* достигают на стадии инвазионного процеркоида, что функционально вполне объяснимо. Для дальнейшего осуществления жизненного цикла процеркоиду необходимо преодолеть значительные тканевые барьеры: проникнуть

через стенку кишечника вторых промежуточных хозяев и внедриться в печень. По-видимому, именно для эффективного обеспечения этих процессов появляется дополнительный, второй тип железистых клеток и, что наиболее существенно, образуется специализированный аппарат выделения секрета в виде воронкообразного углубления. Вокруг последнего группируются мышечные волокна, часть из которых, возможно, способна выполнять функцию ретракторов (волокна продольной паренхимной мускулатуры), а другая – протракторов, или фиксаторов (мышечные волокна между стенкой воронки и боковой поверхностью тела) [Давыдов, Корнева, 1997].

Таким образом, у сформированных процеркоидов выявлены два типа желез проникновения. Для первого типа характерны крупные округлые, диаметром 0,3–0,6 мкм, гранулы секрета, плотно заполняющие клетки и протоки. Свободными от секрета остаются небольшие участки околядерной цитоплазмы, содержащие шероховатый эндоплазматический ретикулум. Часть гранул сливается и образует в клетках и протоках области с гомогенным электронно-плотным материалом. Второй тип желез формируется только на завершающих этапах развития процеркоидов и отличается от первого удлиненной формой секреторных гранул и их меньшими размерами, составляющими 0,18–0,25 мкм длины. Слияния гранул, как это наблюдалось в железах первого типа, не происходит. Железы как первого, так и второго типов обладают синцитиальной структурой – участки цитоплазмы, содержащие одно–три ядра, соединяются отростками различной толщины. Этот синцитий плотно заполняет центральную часть личинок. Кроме того, для второго типа желез характерно наличие прямых синцитиальных связей в виде тонких цитоплазматических мостиков между железистыми клетками и волокнами продольной паренхимной мускулатуры (рис. 11, в). Следует отметить, что отдельные участки синцития желез не содержат гранул секрета и специализируются в накоплении гликогена. Оба типа желез дают отростки, направленные к переднему концу тела личинок. В своих дистальных отделах они приобретают характер протоков, укрепленных периферически расположенными микротрубочками, и содержат электронно-светлый матрикс. Протоки открываются во внешнюю среду, а их апикальные участки соединяются с наружной цитоплазмой покровов септированными контактами (рис. 11, г, д).

Многочисленные протоки как первого, так и второго типов желез локально открываются на дне воронкообразного углубления (рис. 11, г). Воронкообразное углубление представляет собой

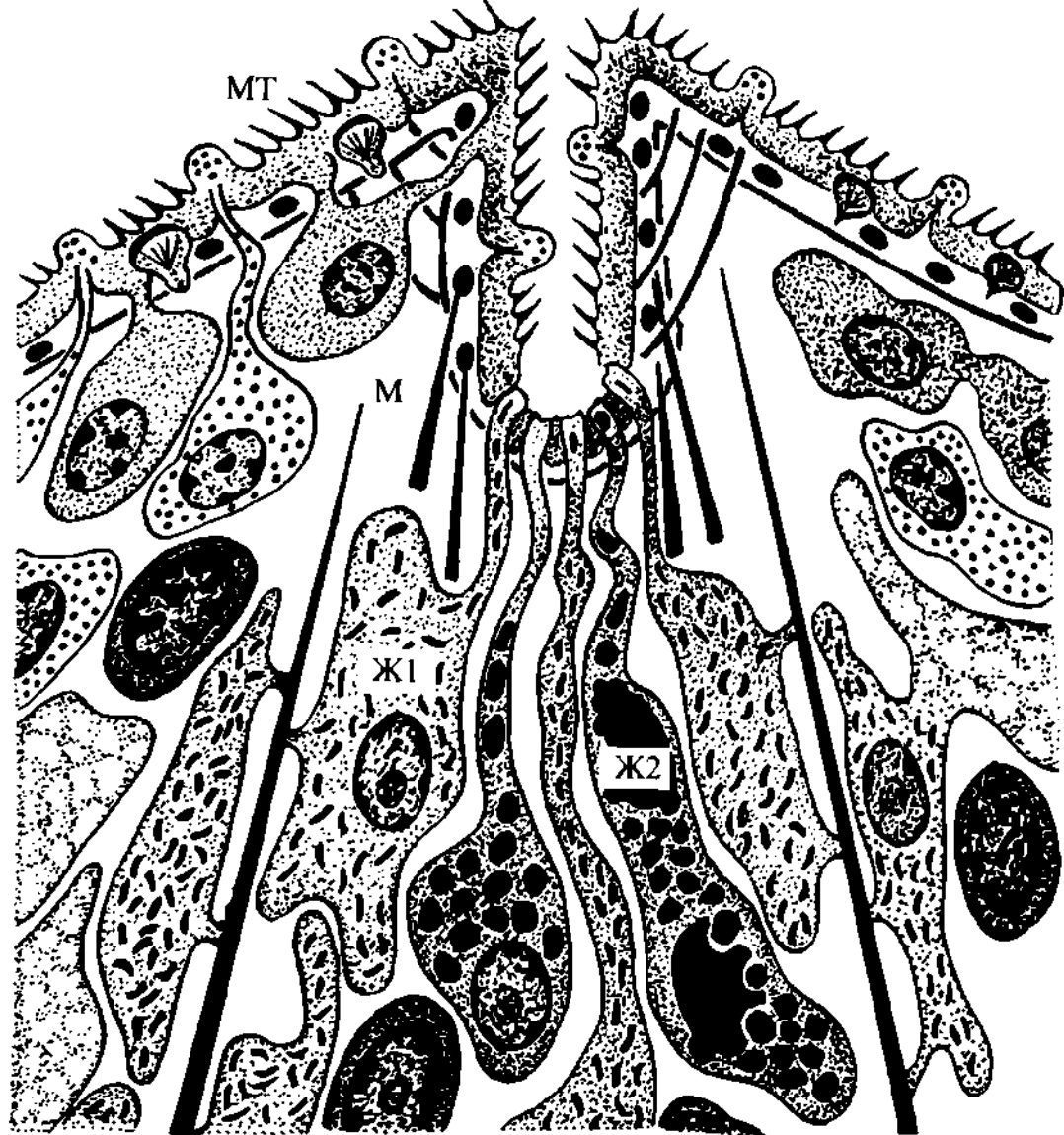


Рис. 12. Передний конец тела процеркоида *Triaenophorus nodulosus* (по: [Давыдов, Корнева, 1997])

Ж1 – железы первого типа; Ж2 – железы второго типа; М – мышечные волокна; МТ – микротрихии

инвагинацию покровов апикального конца тела личинки, при этом тегумент, образующий стенку углубления, аналогичен по своей структуре тегументу остальных отделов тела. Микротрихии сохраняют свое строение и плотность расположения, за исключением дна углубления, где они отсутствуют и где открываются протоки желез проникновения (рис. 12). Вместе с тем прослеживается и определенная тенденция к специализации мышечных и соединительнотканых элементов, заключающаяся в утолщении базальной пластинки, подстилающей наружный цитоплазматический слой воронки, а также в увеличении количества и диаметра волокон кольцевой мускулатуры кожно-мышечного мешка. Наряду с этим наблюдается определенная специализация

паренхимной мускулатуры. Между волокнами продольной мускулатуры и кольцевой мускулатурой кожно-мышечного мешка отмечаются синцитиальные связи, а косо направленные мышечные волокна связывают стенку воронки со стенкой боковой поверхности тела [Давыдов, Корнева, 1997]. Организация данного аппарата выделения секрета чрезвычайно сходна с хоботком амфилинид (*Amphilina foliacea*) [Davydov, Kupertman, 1993]. Не исключено, что и воронкообразное углубление *T. nodulosus* способно функционировать как хоботок. Однако это предположение требует экспериментальной проверки.

2.6. Вторичная выделительная система

Формирование выделительных канальцев у *T. nodulosus* начинается интрацеллюлярно, на основе клеточных тяжей, на третьи–четвертые сутки развития процеркоида. Появление внутриклеточных полостей обусловлено процессами аутофагии, когда в клетках, формирующих клеточные тяжи, образуются многочисленные аутофагические вакуоли, вторичные лизосомы и мультиламеллярные тельца (рис. 13, а–г).

По мере нарастания процессов автолиза (третьи–пятые сутки после заражения первого промежуточного хозяина) ядра клеток начинают смещаться на периферию, в то время как в центре клеточных тяжей происходит лизис смежных мембран и отдельные вакуоли сливаются (рис. 13, в). Интенсивность деструктивных процессов, в конце концов приводящих к полному разрушению клеточных тяжей (на четвертые–пятые сутки в переднем отделе процеркоида), продолжает нарастать: фрагменты цитоплазмы, содержащие клеточные органоиды и остаточные тельца, путем экзоцитоза выводятся в просвет схизоцельных лакун, выполняющих роль выделительных канальцев (рис. 13, д, е), и удаляются из организма процеркоида. В протонефридиальной жидкости наблюдаются миелиновые фигуры и хлопьевидные остатки аутофагического материала. Многочисленные инвагинации на внутренней поверхности выделительных канальцев пронизывают оставшийся неразрушенным слой периферической цитоплазмы. Тонкие отростки соседних клеток концентрическими слоями окружают выделительные канальцы, отчего стенки канальцев кажутся многослойными (рис. 13, д). Именно эти канальцы начинают работать как единая экскреторная система, охватывающая все тело личинки и открывающаяся наружу в специальном углублении на заднем конце тела, на границе с церкомером. Диаметр

протоков у главных собирательных сосудов значительно больше, чем у многочисленных мелких извитых канальцев (рис. 13, е).

В дальнейшем в освободившиеся участки пространства в теле процеркоида (рис. 13, е) начинается миграция камбиальных клеток, характеризующихся высокими значениями ядерно-плазменного отношения и наличием в ядрах конденсированного хроматина. Эти клетки, по-видимому, не утрачивают способности к делению, вступая на путь цитодифференцировки, и формируют эпителиальные стенки вторичной протонефридиальной системы (по терминологии Malmberg [1971]) (рис. 13, ж), в то же время образование новых экскреторных капилляров по мере роста процеркоида происходит *de novo*.

Внутренняя и наружная поверхности выделительных канальцев на данном этапе формирования гладкие, не создают никаких выростов. Между собой клетки, образующие стенки сосудов, соединяются щелевыми контактами (*gap junction*) [Куперман, 1988]; базальный матрикс, подстилающий эпителиальный пласт, отсутствует. В процессе дифференциации на внутренней поверхности протонефридиальных протоков постепенно формируются округлые микроворсинки (рис. 13, з), наружная поверхность образует длинные отростки, которые на заключительных этапах гистогенеза процеркоида накапливают в цитоплазме запасные питательные вещества. К сожалению, нам не удалось проследить судьбу первичных циртоцитов: резорбируются ли они или встраиваются во вторичную выделительную систему; также нам не удалось установить, когда первичная экскреторная система передает свои функции вторичной. Невозможно пока ответить на вопрос, каким образом происходит увеличение числа циртоцитов: делением или они дифференцируются из камбиальных элементов. Для получения ответов на эти вопросы необходимы дополнительные исследования.

Развитие вторичной выделительной системы у процеркоида *T. nodulosus* совпадает по времени с обособлением церкомера, что подтверждают светооптические данные Малмберга [Malmberg, 1971]. В сформированной выделительной системе главные собирательные сосуды оканчиваются в мочевом пузыре, стенки которого несут на своей поверхности микроворсинки. Однако осталось невыясненным, в какой момент и как происходит слияние правого и левого протонефридиев и какова судьба первичных экскреторных пор. Отсутствие мускулатуры вокруг стенок мочевого пузыря позволяет предположить, что сам пузырь не способен к сокращению. От мочевого пузыря берет начало концевой экскреторный проток, который не несет микроворсинок и

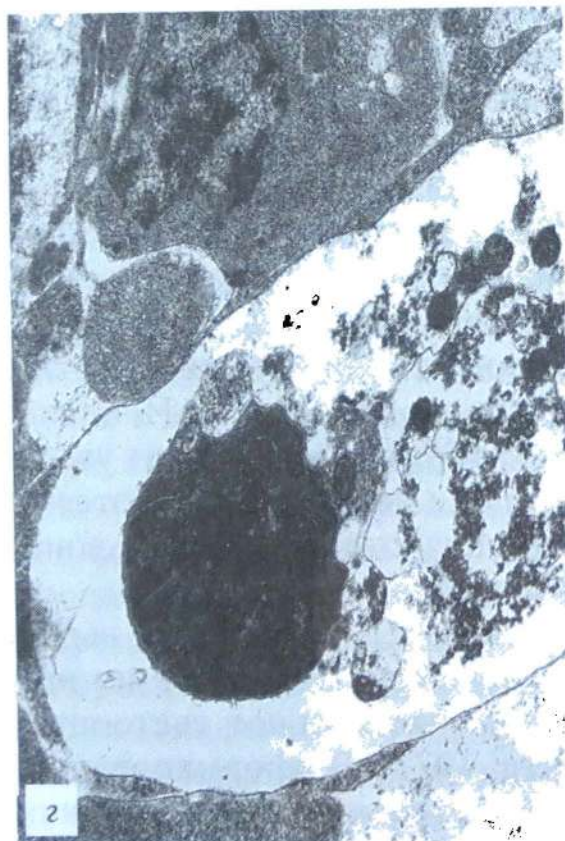
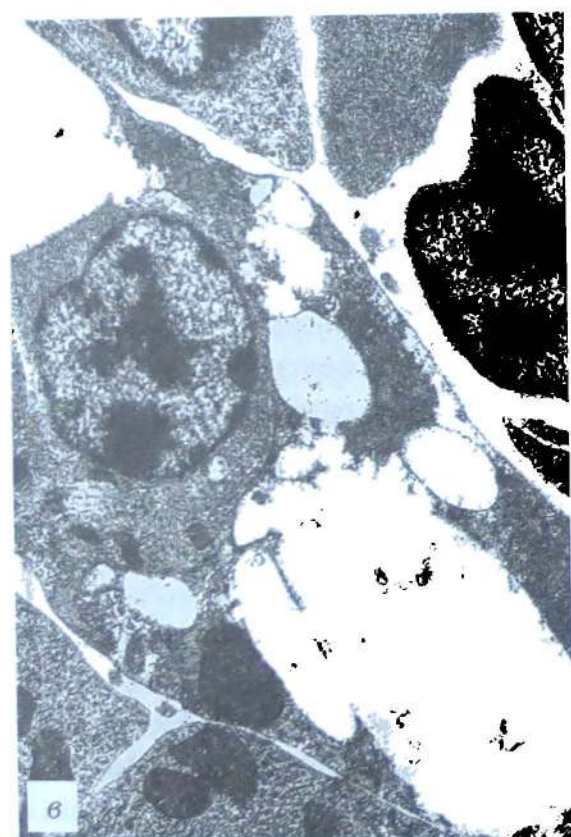
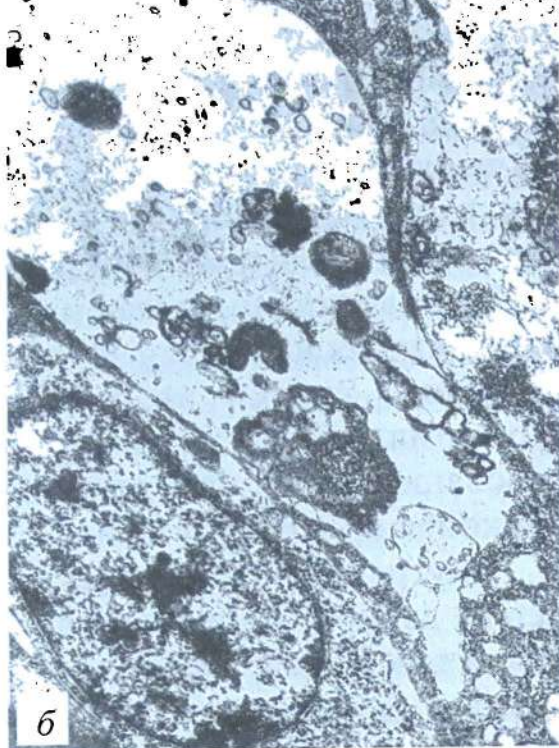
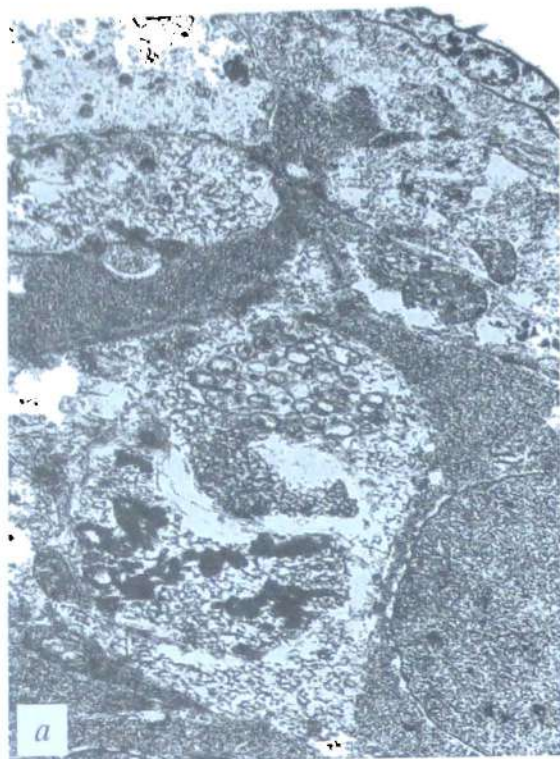


Рис. 13. Формирование вторичной экскреторной системы процеркоида *Triacnophorus nodulosus* (по: [Korneva et al., 1998])

а, б – формирование аутофагических вакуолей; *в* – слияние отдельных вакуолей; *г* – апоптоз; *д* – разрушение клетки и апоптозные тела; *е* – сеть лакун, сформировавшихся в результате апоптоза; *ж* – малодифференцированная клетка, формирующая стенку выделительного канала; *з* – формирование микроворсинок на поверхности эпителия выделительного канальца

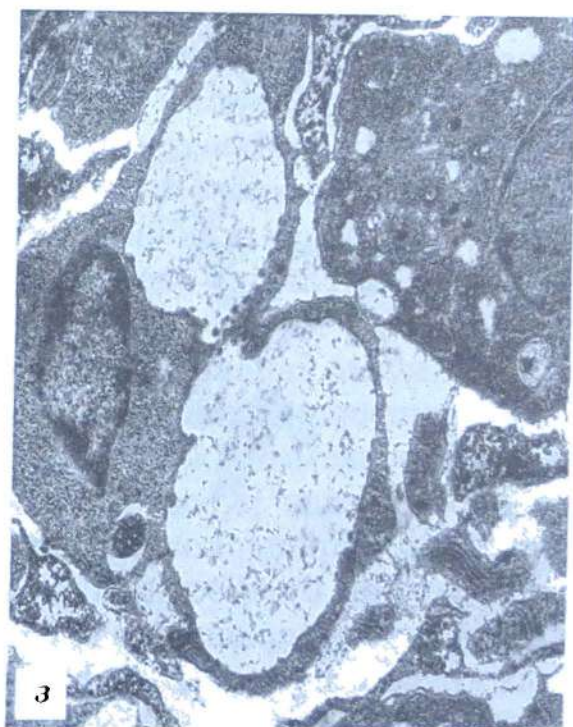
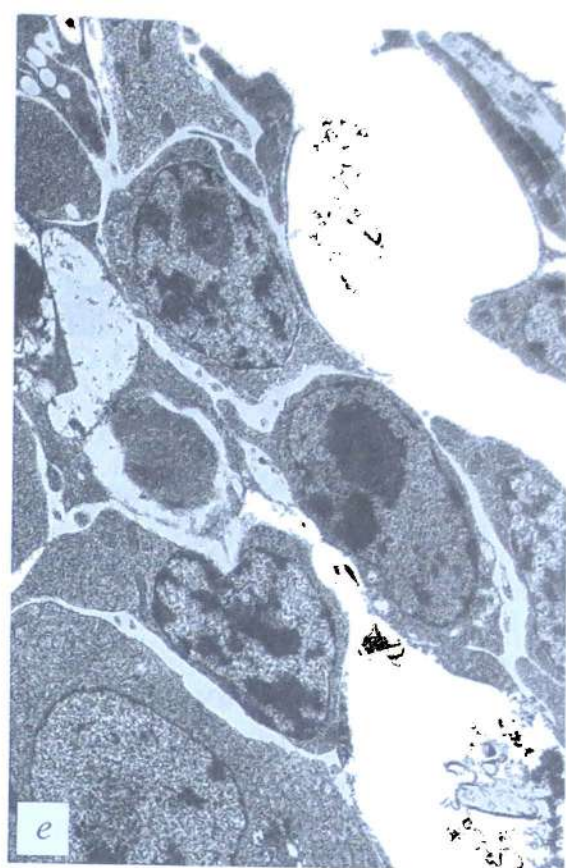
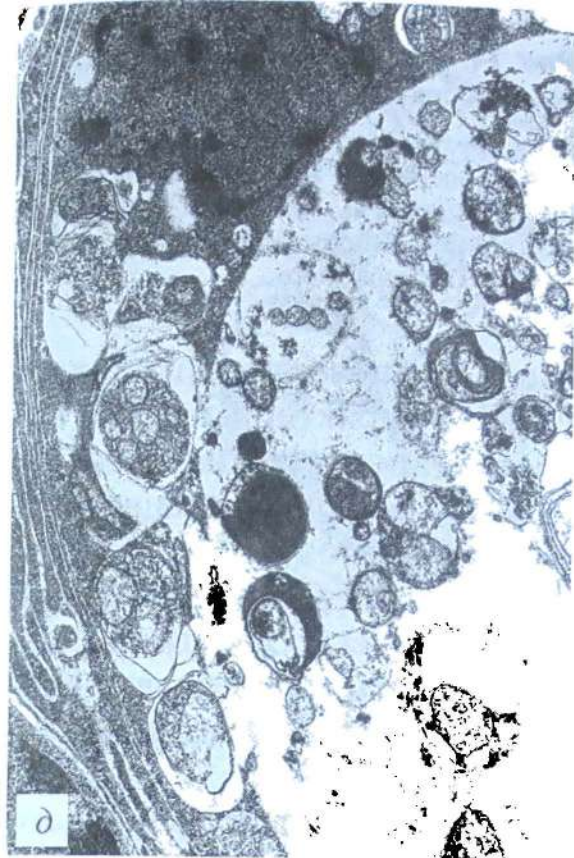


Рис. 13 (окончание)

заканчивается единственной выделительной порой. Стенки концевого протока окружают хорошо развитые пучки продольной мускулатуры. Выделительный сосочек, внутри которого проходит концевой экскреторный проток, находится в глубокой инвагинации покровов на границе с церкомером. Стенки инвагинации

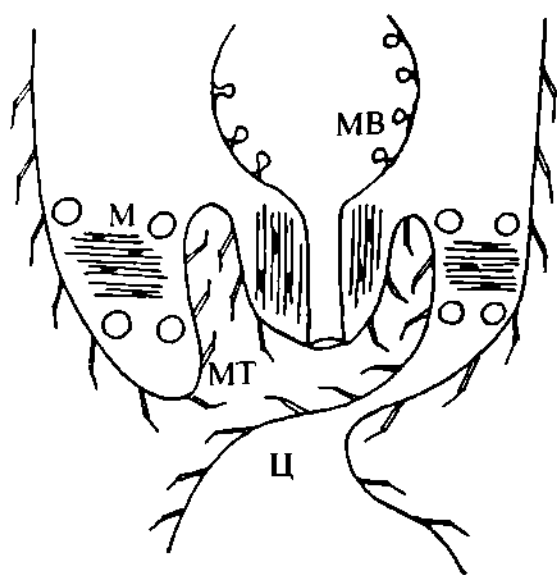


Рис. 14. Выделительная пора на границе с церкоммером

Формируется вторичная экскреторная система процеркоида *Trienophorus nodulosus* (по: [Korneva et al., 1998]). М – мышечные пучки; МВ – микроворсинки; МТ – микротрихии; Ц – церкоммер

несут на поверхности микротрихии, характерные для покровов процеркоида. Под базальным матриксом инвагинации расположены мощные пучки кольцевой и продольной мускулатуры, сокращение ко-

торых, по-видимому, способно регулировать диаметр выделительной поры (рис. 14). В церкоммере процеркоида ни циртоцитов, ни протонефридиальных канальцев не обнаружено.

Образование экскреторной системы начинается с переднего конца процеркоида (на третьи–четвертые сутки после заражения первого промежуточного хозяина) и в различных участках тела протекает не одновременно. В то время как (на восьмые сутки развития) в переднем и среднем отделах личинки экскреторные канальцы полностью сформированы и несут на своей внутренней поверхности микроворсинки, в заднем отделе наблюдается стадия аутофагии. Заключительные этапы формирования вторичной выделительной системы прослеживаются у инвазионного процеркоида. Мерцательные клетки, отходящие от них канальцы и продольные каналы протонефридиальной системы расположены в периферической и центральной паренхиме. Число циртоцитов, наблюдаемое в живой личинке, достигает 70 и более у одного процеркоида [Korneva et al., 1998]. Ультратонкое строение циртоцитов процеркоида аналогично таковому у онкосфер, пле-роцеркоидов и взрослых особей этого вида. Пучок ресничек в циртоцитах содержит около 65 плотно упакованных шестиугольных киноцилий, которые функционируют как единый структурный и функциональный комплекс [Куперман, 1988]. На внутренних стенках всех экскреторных сосудов протонефридиальной системы (канальцах мерцательных клеток, собирательных и главных продольных каналов) процеркоида (на 21-е сутки развития) присутствуют небольшие округлые микроворсинки, образованные мембраной сосудов. Внутренняя поверхность сосудов заметно увеличивается за счет микроворсинок, причем в крупных каналах число последних возрастает. Отсутствие микроворсинок на

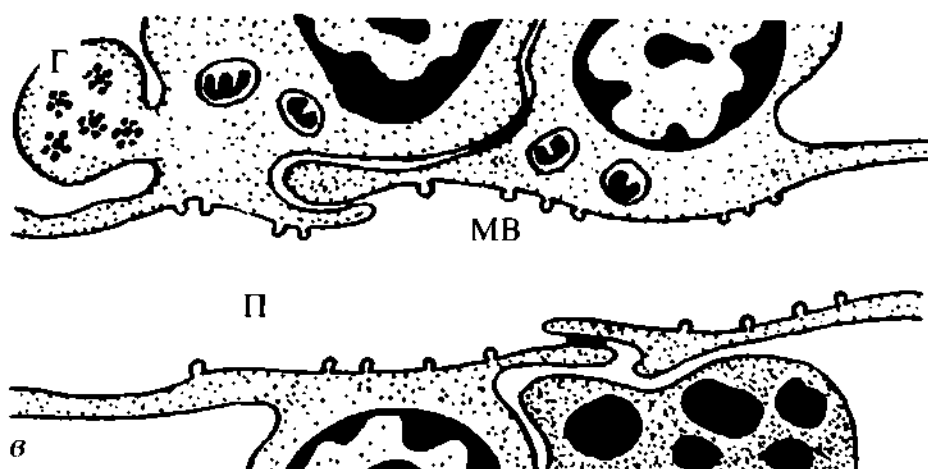
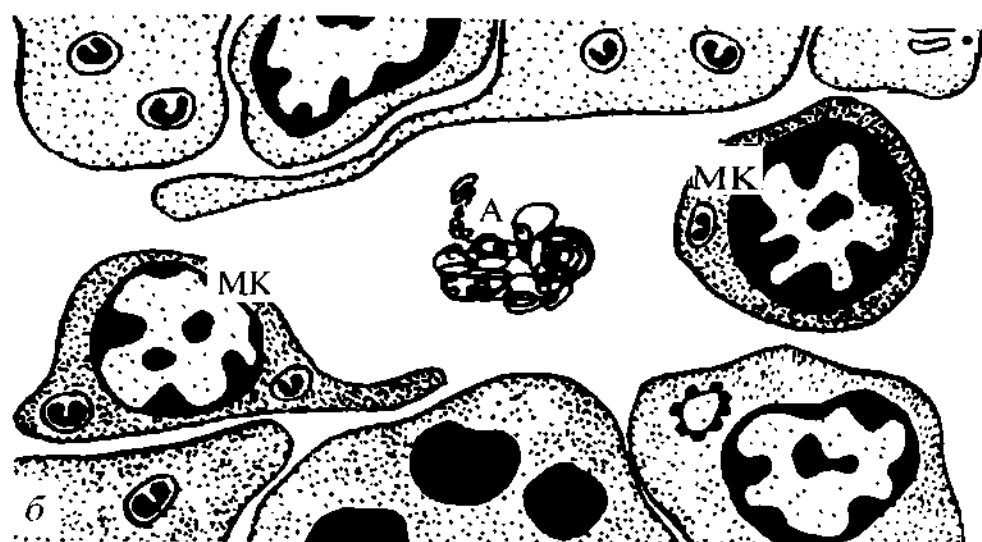
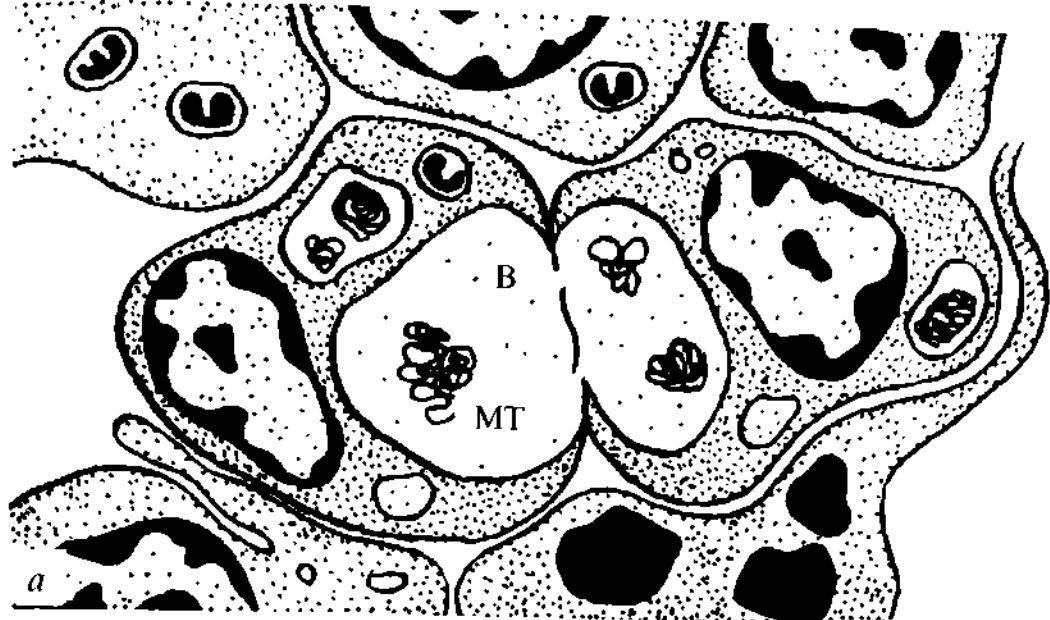


Рис. 15. Поэтапное формирование выделительной системы (по: [Копцева, 2004])

а – процессы аутофагии в клеточном тяже; *б* – миграция малодифференцированных клеток в полость образовавшихся каналов; *в* – формирование эпителия выделительной системы. А – аутофагосома; В – вакуоль; Г – гликоген; МВ – микроворсинки; МК – малодифференцированная клетка; МТ – микроламеллярное тельце; П – полость канала

внутренней поверхности концевой канала свидетельствует о том, что процессы реабсорбции здесь не протекают (рис. 14).

Окончательное формирование всех участков протонефридиальной системы совпадает во времени с завершением морфогенеза процеркоида, отделением церкомера от тела личинки и образованием в ней известковых тел. Мощное развитие кольцевой и продольной мускулатуры в концевом отделе выделительной системы позволяет утверждать, что процеркоид способен регулировать диаметр своей экскреторной поры. Существует предположение, что у *Amphilina foliacea* движение экскреторной жидкости осуществляется за счет перистальтических сокращений мускулатуры вокруг выделительных канальцев [Xylander, 1992]. Однако у *T. nodulosus* мускулатура, которая подстилала бы каналы выделительной системы, отсутствует. Очевидно, что мышечные пучки выполняют в данном случае роль сфинктера.

Таким образом, процесс формирования протонефридиальной системы можно подразделить на три этапа (рис. 15, а–в): на первом этапе активные процессы аутофагии приводят к образованию внутриклеточной сети выделительных сосудов. На втором этапе в результате усиливающейся деструкции и полного разрушения клеточных тяжей формируется система межклеточных лакун, которые продолжают функционировать как экскреторная система. На третьем этапе в межклеточные лакуны начинается миграция и пролиферация недифференцированных клеток, которые образуют эпителиальные стенки выделительной системы, где эпителиальные клетки соединены между собой щелевыми контактами. Для всех изученных взрослых цестод характерно синцитиальное строение стенок выделительной системы [Lumsden, Hildreth, 1983], что свидетельствует о возможных перестройках экскреторной системы на последующих стадиях онтогенеза *T. nodulosus*.

2.7. Нервная система

В отличие от всех прочих систем процеркоида *T. nodulosus* нервная система в процессе метаморфоза не претерпевает кардинальных перестроек и не подвергается деструктивным изменениям, развиваясь непрерывно и последовательно от четырех–шести отдельных нейросекреторных клеток до сложной интегрированной структуры. Нейроны онкосферы на стадии процеркоида продолжают активно функционировать, продуцируют везикулы и постоянно растут, увеличивая длину отростков по направлению к

крючьям. Расположение этих отростков определяет направление формирования будущих нервных стволов – недифференцированные клетки, которые в дальнейшем станут нейронами процеркоида, мигрируют из окружающей паренхимы и выстраиваются по пути следования зрелых отростков первых нейронов, сформировавшихся на предыдущей стадии развития [Бисерова, 2004; Бисерова, Корнева, 2006]. Аналогичное явление было описано в процессе морфогенеза головных ганглиев при бесполом размножении *Microstomum lineare* (отряд Turbellaria): тонкие отростки периферических клеток зачатков, разрастаясь, намечают направление будущей комиссуры между самими ганглиями и места соединения ганглиев с субэпителиальными латеральными нервными тяжами [Palmberg, Reuter, 1983].

В первые сутки развития процеркоида под базальной пластиной тегумента выявляются многочисленные отростки, содержащие электронно-плотные гранулы диаметром 50–60 нм. Они располагаются рядом с мышечными волокнами и, по-видимому, их массовое появление под базальной пластинкой тегумента связано с процессом формирования продольной и кольцевой мускулатуры покровов (рис. 16, а). Как и у онкосферы, они иннервируют мышцы, образуя с ними контакты [Бисерова, Корнева, 1999], однако у онкосферы нейроны иннервируют мышцы крючьев и стенки тела, но не образуют синаптических контактов между собой. Интеграция нервных клеток происходит только на стадии процеркоида, у онкосферы синапсы между нервными клетками отсутствуют [Бисерова, 2004].

На третьи–пятые сутки развития на переднем конце процеркоида, в толще тела, обнаруживается группа малодифференцированных клеток и очень тонких отростков, формирующих нервный ствол (рис. 16, б). Клетки обладают крупными ядрами характерного вида, с большим содержанием гетерохроматина. Ядра окружены тонким слоем цитоплазмы, включающей в основном свободные рибосомы, изредка митохондрии, и дающей обычно один тонкий отросток. Нервные элементы на этой стадии располагаются рыхло, в отростках можно видеть микротрубочки и редкие мелкие электронно-плотные гранулы (рис. 16, в). Иногда встречаются нейроны с одним широким постепенно сужающимся отростком-аксоном и двумя тонкими дендритами на противоположном полюсе клетки.

В возрасте пяти–шести суток впервые в отростках нейронов появляются светлые везикулы диаметром 50 нм, они встречаются в отростках вместе с электронно-плотными гранулами. Процесс дифференцировки нейронов разного типа у *T. nodulosus*

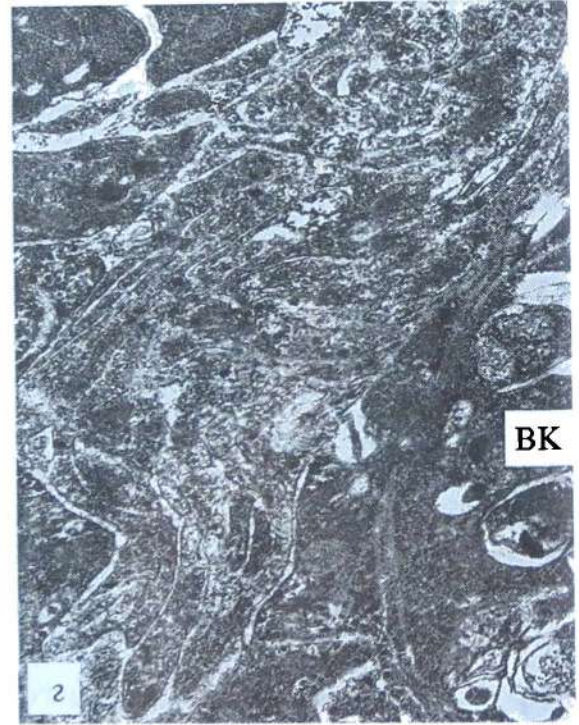
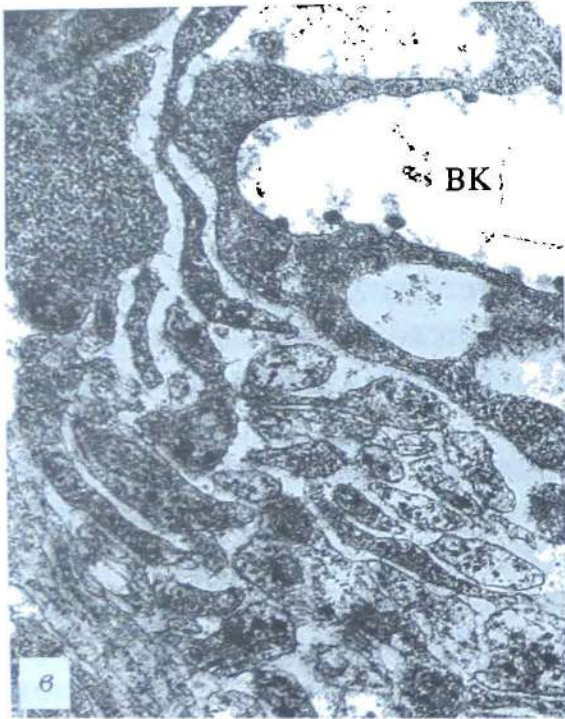
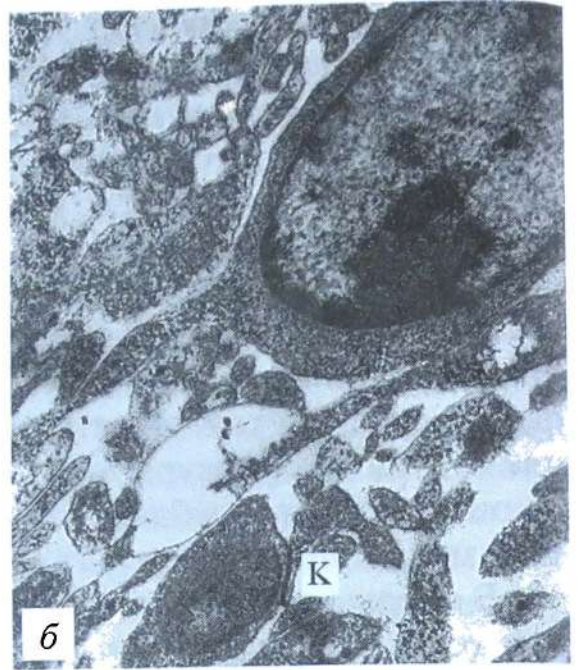
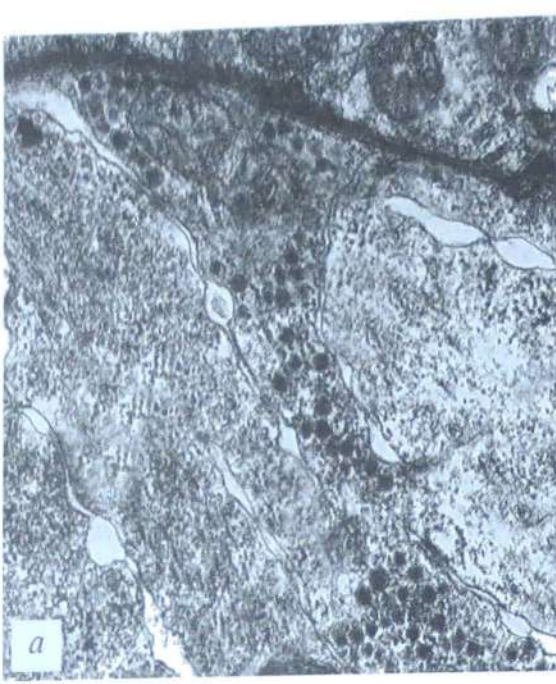


Рис. 16. Формирование ЦНС (центральной нервной системы) процеркоида *Triaenophorus nodulosus*

а – отростки нервных клеток с электронно-плотным секретом; *б* – униполярный нейрон, начало формирования нейрита (по: [Бисерова, Корнева, 1999]); *в* – рыхло расположенные элементы ЦНС вблизи экскреторного канала в передней части процеркоида; *г* – сформированный нервный ствол вблизи формирующегося экскреторного канала в задней части процеркоида. ВК – выделительный канал; К – контакт

различается: дифференцировка уни- и биполярных нейронов начинается с формирования зоны аксонного холмика и вытягивания первого очень тонкого отростка, тогда как мультиполярные нейроны изначально не имеют аксонного холмика и постепенно наращивают нейроплазму в перикарионе. Достигая крупных размеров, они начинают одновременно формировать несколько (три–четыре) крупных отростков [Бисерова, 2004].

На седьмые сутки происходит дальнейшее формирование ствола и дифференциация нервных клеток. Нейроны, формирующие ствол, имеют более светлые вытянутые ядра, объем окружающей их цитоплазмы несколько увеличен, хотя отростки в большинстве случаев по-прежнему очень тонки. Тем не менее, отростки довольно отчетливо группируются в ствол, а тела нейронов остаются на периферии. Некоторые отростки, входящие в состав формирующегося ствола, содержат только электронно-плотные гранулы диаметром 60–80 нм, более дифференцированные отростки включают, наряду с плотными, светлые везикулы. Часть отростков на этой стадии формирует синаптические контакты.

На восьмые сутки основные системы процеркоида уже сформированы. На поперечном срезе нервный ствол выглядит вполне компактно, располагаясь рядом с выделительным сосудом (рис. 16, 2). Имеются типичные синаптические контакты, в которых пресинаптическое окончание содержит светлые везикулы и электронно-плотные гранулы, параллельные мембраны в области контакта зачернены, к постсинаптической мембране примыкает электронно-плотный материал. В толще ствола нервные отростки образуют плотные контакты.

Таким образом, клеточный состав центральной нервной системы сколекса и основные морфологические образования (два церебральных ганглия, центральная комиссура и пара главных стволов) формируются на стадии процеркоида [Бисерова, 2004; Бисерова, Корнева, 2006]. При формировании нервного ствола у *T. nodulosus* отростки нейронов сразу занимают центральное положение. Синаптические контакты с участием светлых везикул впервые появляются в стволе на пятые–шестые сутки развития процеркоида, а на восьмые сутки они встречаются уже довольно часто. Большинство нейронов на ранних стадиях униполярны, т.е. имеют только один нервный отросток. Они первыми достигают стадии полной дифференцировки, причем формирующиеся отростки ориентированы по направлению к заднему концу тела личинки, к крючьям.

Анализируя данные, касающиеся иннервации мышц на ранних стадиях развития *T. nodulosus*, следует отметить следующее.

У онкосферы наиболее типичны и многочисленны нейроны и отростки с электронно-плотными гранулами, образующие контакты с мышцами крючьев и отдельными волокнами: вблизи покровов (тегумента). У процеркоида с первого дня заражения хозяина наблюдается интенсивное удлинение отростков, связанных многочисленными синаптическими контактами с формирующейся субтегументальной мускулатурой и содержащих электронно-плотные гранулы. На стадии плероцеркоида в области сколекса становится заметным соответствие в расположении мышечных волокон субтегумента и нервных терминалей, в том числе содержащих электронно-плотные гранулы и образующих синаптические контакты. У половозрелых цестод огромное количество нервных отростков, содержащих электронно-плотные гранулы, пронизывают мощно развитую мускулатуру крючьев и теменной области [Biserova et al., 1991; Бисерова, 1997а; Бисерова, Корнева, 1999]. Таким образом, по-видимому, периферическая нервная система появляется в онтогенезе *T. nodulosus* первой и иннервирует мышцы тела цестоды на всех стадиях развития, сохраняя один из ультраструктурных признаков – электронно-плотные гранулы диаметром от 50–70 до 120–140 нм.

К сожалению, данных о строении нервной системы процеркоидов для сравнительного анализа совершенно недостаточно. Известно, что у процеркоида *Diphyllbothrium dendriticum* на переднем конце тела, совместно с отростками фронтальных желез и мышечными клетками, расположена группа крупных нейронов размером 10–15 мкм [Wikgren, 1986]. Форма нейронов неправильная, ядра лопастные, цитоплазма содержит электронно-плотные везикулы диаметром 50–70 нм. Кроме того, на заднем конце тела обнаружены нейроны второго типа. Они имеют меньшие размеры перикариона (6–8 мкм), содержат более крупные (150–200 нм) электронно-плотные везикулы и являются, по мнению автора, нейросекреторными [Wikgren, 1986]. Это соответствует данным, полученным нами для *T. nodulosus*, у которого также отмечено два типа нейронов с электронно-плотными гранулами разного диаметра.

Особую роль в концентрации центральной нервной системы играют глиальные оболочки, объединяющие отдельные нервные элементы в компактный орган с единой внутренней средой. У инвазионного процеркоида *T. nodulosus* среди нервных пучков располагаются отростки клеток, формирующие стенки экскреторных каналов (рис. 17, а–г), играющие роль глиаподобных элементов, однако полноценная глиальная оболочка центральной нервной системы отсутствует. Формирование нервной системы

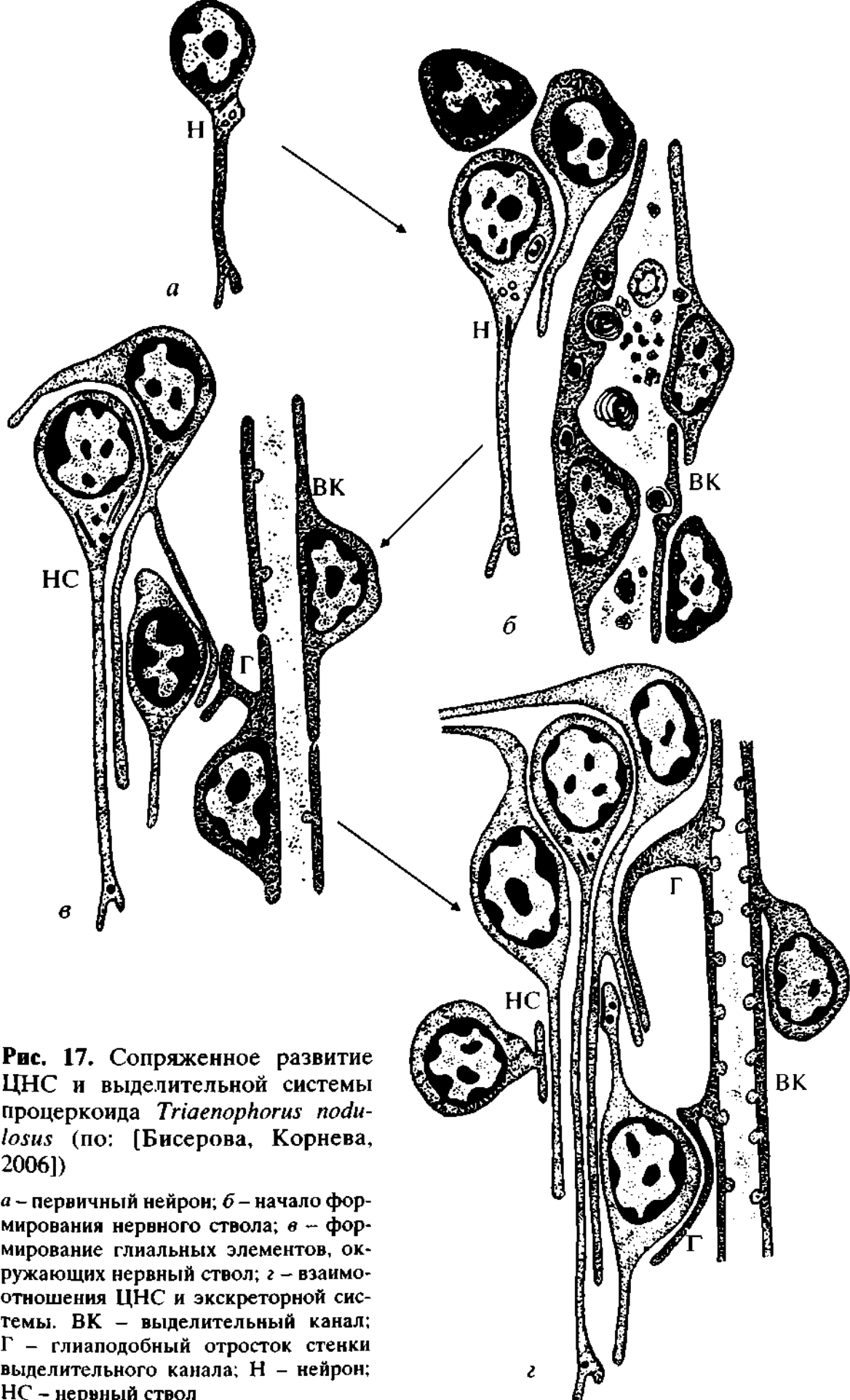


Рис. 17. Сопряженное развитие ЦНС и выделительной системы процеркоида *Triaenophorus nodulosus* (по: [Бисерова, Корнева, 2006])

а – первичный нейрон; *б* – начало формирования нервного ствола; *в* – формирование глиальных элементов, окружающих нервный ствол; *г* – взаимоотношения ЦНС и экскреторной системы. ВК – выделительный канал; Г – глиаподобный отросток стенки выделительного канала; Н – нейрон; НС – нервный ствол

проходит с незначительным опережением по отношению к выделительным каналам, что связано с отсутствием дегенерации первичных нейронов онкосферы, но в целом параллельно с формированием вторичной выделительной системы. К поверхности формирующегося экскреторного канала прилегают компактные скопления нервных отростков, соответствующие главным стволам, а цитоплазматические отростки клеток, формирующих стенки экскреторных каналов, часто обнаруживаются в толще нервных пучков. У процеркоида после восьмого дня развития нервный ствол расположен параллельно и в непосредственной близости от выделительного канала. Однако у процеркоида мы не наблюдали полноценной оболочки, окружающей нервные элементы развивающейся центральной нервной системы. Глиаподобная оболочка окончательно формируется на стадии раннего плероцеркоида. Кроме клеточных элементов в формировании оболочек центральной нервной системы цестод принимают участие фибриллы межклеточного матрикса [Бисерова, Сальникова, 2002; Бисерова, 2004; Бисерова, Корнева, 2006]. Тесное взаимодействие нервной и выделительной систем характерно также для взрослой стадии *T. nodulosus* [Бисерова, 1997а, б].

2.8. Сенсорные образования процеркоида

На третьи–пятые сутки развития личинки *T. nodulosus* в хозяине в тегументе процеркоида наблюдаются полностью сформированные свободные нервные окончания, которые представлены одним типом ресничных и двумя типами безресничных рецепторов (рис. 18, а–в) и сконцентрированы преимущественно в теменной области [Бисерова, Корнева, 1999].

Ресничный рецептор. Ресничные окончания нейронов имеют выход во внешнюю для паразита среду и образуют ряд специализированных контактов с наружной плазматической мембраной тегумента. Кольцевой септированный контакт, окружающий основание реснички, изолирует внутреннюю среду паразита от внешней. Базальное тельце реснички имеет незначительный корешок в виде небольшого скопления тонкофибриллярного материала. Многочисленные микротрубочки пронизывают все окончание, доходя до базального тельца. По-видимому, ресничные окончания содержат круглые прозрачные везикулы, которые на этой стадии не достаточно четко выражены (рис. 18, а). На восьмые сутки развития процеркоида на переднем конце тела и в области железистой ямки обнаруживаются многочисленные рес-

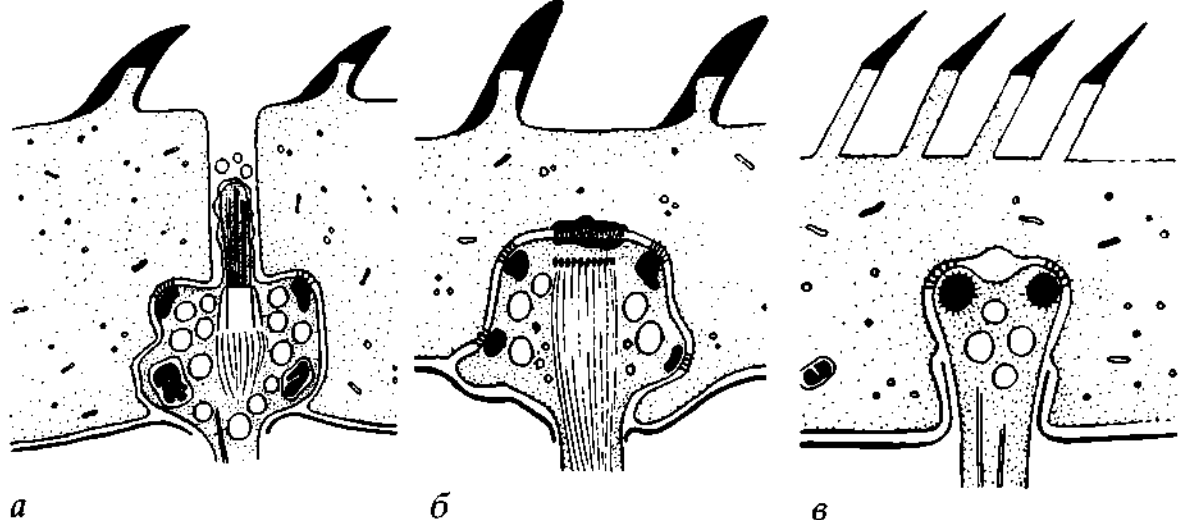


Рис. 18. Рецепторные образования процеркоида *Triaenophorus nodulosus* (по: [Бисерова, Корнева, 1999])

а – ресничный рецептор; *б* – безресничный рецептор I типа; *в* – безресничный рецептор II типа

ничные окончания. Они соответствуют выше описанным и заполнены круглыми светлыми везикулами, средний диаметр которых составляет 95 нм, однако размеры везикул варьируют от 65 до 120 нм. Часть из них выявляется в ямке тегумента, в которой находится ресничка.

Имеется ряд доказательств, подтверждающих наличие коммуникативной функции для сенсорных образований цестод. У про- и плероцеркоида светлые везикулы отшнуровываются с поверхности реснички и постоянно встречаются в тегументальной ямке некоторых рецепторов [Бисерова, Корнева, 1999]. Подобное явление отмечено для *Grillotia erinaceus* [Бисерова, 1991а] и для некоторых циклофиллидных цестод, особенно личинок [Плужников и др., 1986; Плужников, 1991]. Продолжением специализации в этом направлении, вероятно, следует считать свободные нервные окончания с полностью редуцированной ресничкой (или никогда ее не имевших), содержащие везикулы, выделяющиеся во внешнюю среду паразита. Выделение нейроактивных субстанций в окружающую среду (для процеркоида это полость тела хозяина) – специфическая адаптация, обеспечивающая возможность воздействия на хозяина и на других особей популяции паразитов.

Безресничный рецептор I типа. Безресничные рецепторные окончания этого типа не имеют выхода на поверхность тела, расположены под тегументом, на его базальной пластине. Луковица рецептора имеет характерную уплощенную форму и небольшой асимметричный вырост, направленный между цитоплазмой и

базальной пластиной тегумента. В центре окончания находится видоизмененное базальное тельце, к которому прикреплен хорошо развитый длинный корешок, опускающийся глубоко в отросток нервной клетки. Параллельно с ним проходят несколько микротрубочек. Базальная плазматическая мембрана тегумента и нейрилемма связаны контактами: в центре щель заполнена тонко-фибрилярным материалом, по краю апикальной поверхности проходит кольцевой септированный контакт, подостланный со стороны нейрилеммы небольшим электронно-плотным опорным кольцом (рис. 18, б). Вышеописанные рецепторы обнаружены на переднем конце тела процеркоида.

Безресничный рецептор II типа. Безресничный рецептор в виде небольшого расширения дендрита, расположенного на базальной пластине тегумента; кинетосома и корешок отсутствуют; окончание содержит светлые везикулы, микротрубочки, одно опорное кольцо, подстилающее септированную десмосому; обнаружен на заднем конце тела у восьмисуточных процеркоидов (рис. 18, в).

Сравнивая особенности строения, можно говорить об идентичности безресничных рецепторов I типа у процеркоида и одного из типов безресничных рецепторов у взрослого *T. nodulosus* [Бисерова, Корнева, 1999], которые схожи по уплощенной форме луковицы, асимметричному отростку и наличию двух опорных колец. С центральной поверхности луковицы, возможно, выделяются везикулы. На наш взгляд, безресничные рецепторы, расположенные на базальной пластине тегумента, имеющие характерную уплощенную форму, асимметричный вырост, специализированную центральную зону контактов и в большинстве своем длинный корешок, опускающийся глубоко в нейрит, следует относить к чувствительным окончаниям, выполняющим механотактильную функцию (реагирующим на сдавливание толщи тегумента и растяжение базальной пластинки). Расположение подобных образований часто приурочено к прикрепительным органам, как это было отмечено вокруг хоботков у *Grillotia erinaceus* [Бисерова, 1991б] и на присосках некоторых гименолепидид [Поспехов, Краснощеков, 1992].

О важности изучения проблемы эволюции морфогенеза неоднократно писали В.Н. Беклемишев [1925], В.А. Догель [1928] и Ю.В. Мамкаев [2004б]. Зарубежные коллеги-биологи морфогенетическому направлению исследований традиционно предпочитают филогенетическое, выявляя эволюционные изменения онтогенезов в разных филогенетических ветвях, поэтому существуют единичные исследования морфогенеза у плоских червей, выполненные в основном на светооптическом уровне на высших цестодах [Sulgostowska, 1974; 1980; Галкин, 1979].

У турбеллярий интерес к дифференцировке клеточных элементов и поведению клеточных популяций сосредоточен в основном в области изучения процессов регенерации, соматического эмбриогенеза и бесполого размножения. Вместе с тем дифференциация необластических и камбиальных элементов, закономерности формообразовательных процессов часто остаются вне круга исследовательских интересов. Немногочисленные ультраструктурные работы посвящены изучению спермиогенеза, вителлогенеза и оогенеза [Gremigni, Nigro, 1984; Jones, Whittington, 1992; Justine, 1993; и др.], а также формированию стилета в копулятивных аппаратах некоторых представителей отрядов Proseriata и Tricladida [Bruggemann, 1986; Martens, 1986; и др.]. Таким образом, сведения об усложнении морфогенетических механизмов у животных, стоящих на низких ступенях эволюционной лестницы, ограничиваются наблюдением В.Н. Беклемишева [1925]: что в процессе эволюции более примитивный клеточный или сборочный морфогенез сменился морфогенетическим развитием путем эпителизации.

Для выявления путей усовершенствования морфогенетических механизмов (или, по терминологии В.Н. Беклемишева, "рационализации технологий строительства") мы попытались обоб-

щитъ результаты многолетних исследований морфогенетических процессов, проделанных на одной из самых сложных систем цестод – половой системе, на примере формирования половых протоков и мужских копулятивных аппаратов. Сравнение процессов дифференцировки во время метаморфоза с морфогенетическими процессами на заключительных этапах жизненного цикла позволит нам выявить закономерности формообразовательных процессов и пути их усложнения у организмов с протканевым уровнем организации.

МОРФОГЕНЕЗ**МУЖСКИХ КОПУЛЯТИВНЫХ АППАРАТОВ**

Изучению непосредственно ультраструктурной организации репродуктивной системы и копулятивных аппаратов низших цестод последнее время было уделено достаточно внимания, в частности, описано тонкое строение мужской половой системы для представителей большинства отрядов низших цестод: Caryophyllidea [Давыдов и др., 1994; Поддубная, 2003], Tetraphyllidea [Beveridge, Smith, 1985], Pseudophyllidea [Корнева, 2002а; Поддубная, 2002а], Proteocephalidea [Корнева, Давыдов, 2001а] и Nippotaeniidea [Корнева, 2002б]. Репродуктивная система высших цестод исследована значительно менее подробно, структура мужских копулятивных органов описана для *Cylindrotaenia hickmani* [Jones, 1989], *Sobolevicanthus gracilis* [Давыдов, Корнева, 2002] и *Microsomacanthus* sp. [Корнева, 2005а].

В то же время пути закладки и закономерности морфогенезов одного из самых сложно устроенных аппаратов у цестод до последнего времени оставались практически неизученными. Способы закладки и формирования копулятивного аппарата рассматривались в ряде работ, посвященных гистогенезу половой системы, в основном на светооптическом уровне. Было установлено, что закладка копулятивных органов происходит в центральной паренхиме в виде скопления малодифференцированных клеток, в ходе морфогенеза зачатки разрастаются по направлению к краю членика, формируя половые протоки и копулятивные аппараты [Sulgostowska, 1972; 1974; 1980а, b; Галкин, 1979]. Таким образом, несмотря на выраженное сходство в строении стенки цирруса и других отделов половой системы (например, вагины) с тегументом стробилы [Beveridge, Smith, 1985; Jones, 1989; Корнева, Давыдов, 2001а; и др.], развитие копулятивных органов происходит не путем инвагинации покровов, а самостоятельно, в паренхиме червей, в процессе морфогенеза полового зачатка.

У каждого из изученных представителей как низших, так и высших цестод процесс формирования мужских копулятивных аппаратов на электронно-микроскопическом уровне имеет свои особенности и общие закономерности, о которых мы расскажем несколько подробнее. Напомним, что копулятивный аппарат состоит из семяизвергательного канала, часто из внутреннего семенного пузырька, цирруса – копулятивной структуры, и окру-

жающей их сумки, или бурсы цирруса. Сумка цирруса представляет собой мышечное образование, основная функция которой – обеспечить выворачивание цирруса. Семяпровод – мужской половой проток, который частично располагается до впадения в сумку цирруса и обычно делает несколько петель в пределах сумки цирруса.

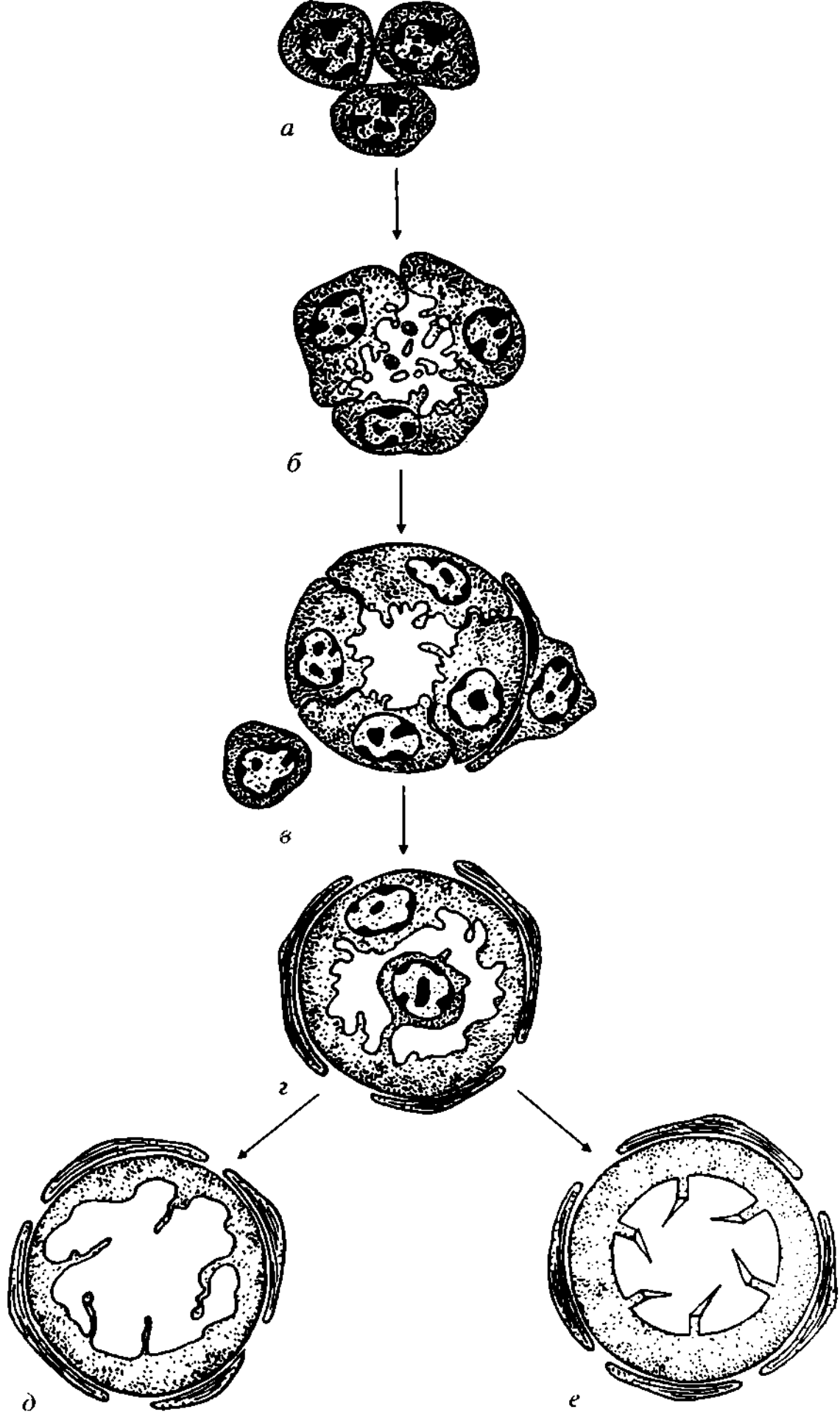
3.1. *Triaenophorus nodulosus* (отряд Pseudophyllidea)

Цитодифференцировка полового протока у *T. nodulosus* начинается с агрегации малодифференцированных клеток (рис. 19, а), постепенно образующих тяж, в центральной части которого путем слияния многочисленных вакуолей формируется полость (рис. 19, б). На следующем этапе морфогенеза стенки полового протока слагаются из однослойного многорядного кубического эпителия, с внешней стороны которого формируется базальный матрикс, а на внутренней появляются цитоплазматические выросты и длинные ламеллы. Эпителиальные клетки соединены друг с другом многочисленными специализированными контактами, морфологически напоминающими щелевые контакты (рис. 19, в; 20, а). В цитоплазме наблюдаются отдельные профили шероховатого эндоплазматического ретикулума, диктиосомы аппарата Гольджи и многочисленные вторичные лизосомы, количество свободных рибосом уменьшается. Малодифференцированные клетки мигрируют из окружающей паренхимы и локализуются вблизи базального матрикса, окончательно сформированного на данной стадии развития. Из этих клеток формируется слой кольцевой мускулатуры, волокна которого соединяются с базальным матриксом полудесмосомами. На следующем этапе морфогенеза клеточный эпителий полового протока становится синцитиальным и утончается по мере увеличения просвета протока. Под апикальной мембраной эпителия появляются электронно-светлые уплощенные везикулы, число которых постепенно увеличивается, и они заполняют всю толщу эпителиального слоя. Ядра эпителия выпячиваются в полость протока,



Рис. 19. Схема формирования половых протоков у *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, 2003])

а – агрегация малодифференцированных клеток; б – образование полости в центральной части тяжа малодифференцированных клеток; в – клеточный эпителий полового протока и формирование слоя кольцевой мускулатуры; г – формирование синцитиального эпителия полового протока и элиминация ядер; д – безъядерный эпителий семяизвергательного канала; е – безъядерный эпителий цирруса



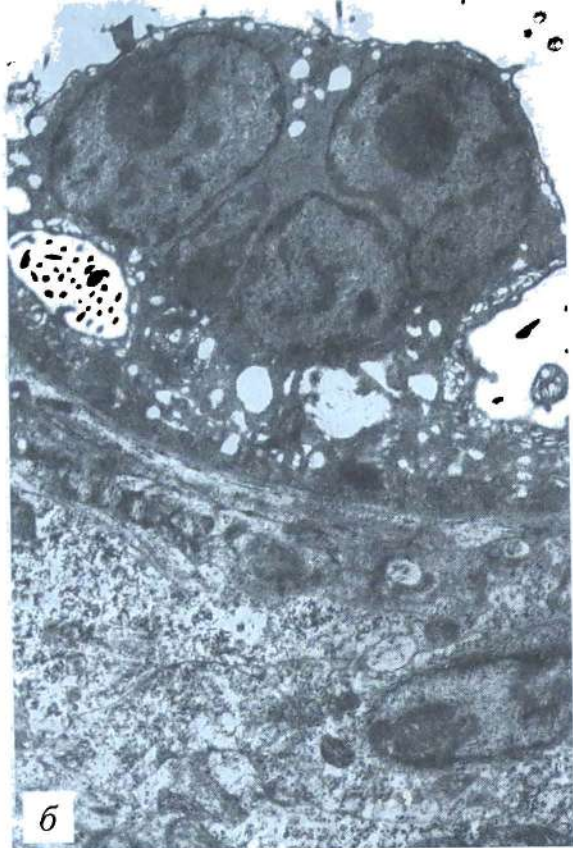
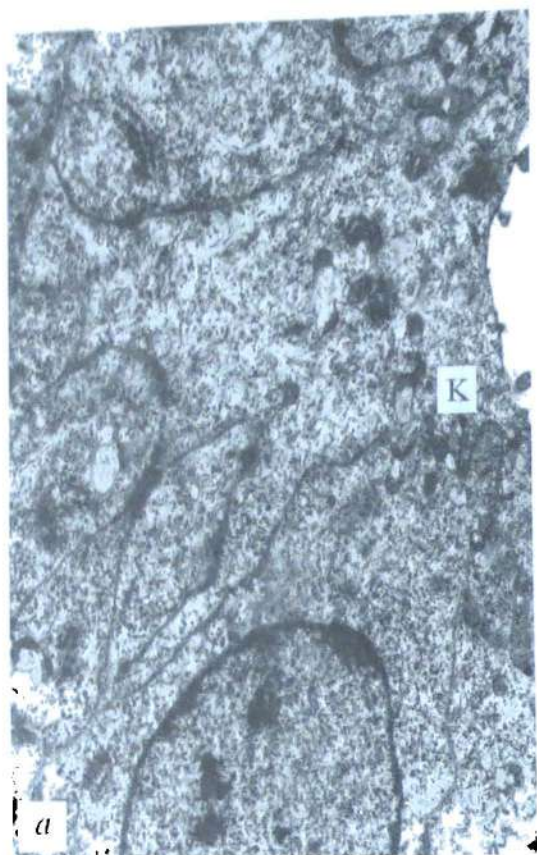


Рис. 20. Морфогенез мужского копулятивного аппарата *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, 2003])

а – стенки семяпровода из однослойного кубического эпителия; *б* – элиминация ядер из синцитиального эпителиального слоя; *в* – микротрихии с атипичными электронно-светлыми апикальными частями. К – контакт

отшнуровываются и элиминируются (рис. 19, г и 20, б), в результате чего синцитиальный слой становится безъядерным. В соответствии с продольной дифференцировкой полового протока, на каждом участке эпителиальной поверхности образуются определенные микроструктуры: длинные ламеллы с утолщениями на внутрибурсальном участке семяпровода (или семяизвергательного канала) (рис. 19, д) и отдельные микротрихии с электронно-светлой апикальной частью, которые характерны для цирруса *T. nodulosus* (рис. 19, е и 20, в).

При формировании сумки цирруса в процесс цитодифференцировки вовлекаются новые малодифференцированные клетки, образующие несколько слоев продольных мышечных волокон внешней стенки копулятивного аппарата. В последнюю очередь в толще бursы цирруса появляются уплощенные цитоплазматические отростки мышечных клеток, не содержащие миофибрилл и каких-либо клеточных органоидов. Эти отростки образуются клетками как внутреннего кольцевого, так и наружного мышечного слоя. Одноклеточные предстательные железы в толще сумки цирруса дифференцируются позже.

3.2. *Proteocephalus torulosus* (отряд Proteocephalidea) и *Nippotaenia mogurndae* (отряд Nippotaeniidea)

У *Proteocephalus torulosus* и *Nippotaenia mogurndae* начальные этапы морфогенеза полового протока весьма сходны. Процесс цитодифференцировки начинается так же, как и в первом случае, — с агрегации малодифференцированных клеток, образующих плотный тяж (рис. 21, а). Клетки демонстрируют высокий уровень синтетической активности: их ядра обладают крупным ядрышком, а цитоплазма заполнена свободными рибосомами. Аутофагические процессы в центральной части тяжа приводят к образованию полости (рис. 21, б и 22, а), а краевые клетки сливаются, образуя многоядерную синцитиальную стенку полового протока, вокруг которой формируется базальный матрикс. Из окружающей паренхимы мигрируют малодифференцированные клетки, из которых дифференцируется слой кольцевой мускулатуры, впоследствии прикрепляющийся полудесмосомами к базальному матриксу (рис. 21, в). На внутренней мембране эпителиальной стенки появляются цитоплазматические ламеллы, у *P. torulosus* более тонкие и многочисленные, чем у *N. mogurndae*. Дальнейшая цитодифференцировка половых протоков сопровождается появлением в цитоплазме эпителиального слоя много-

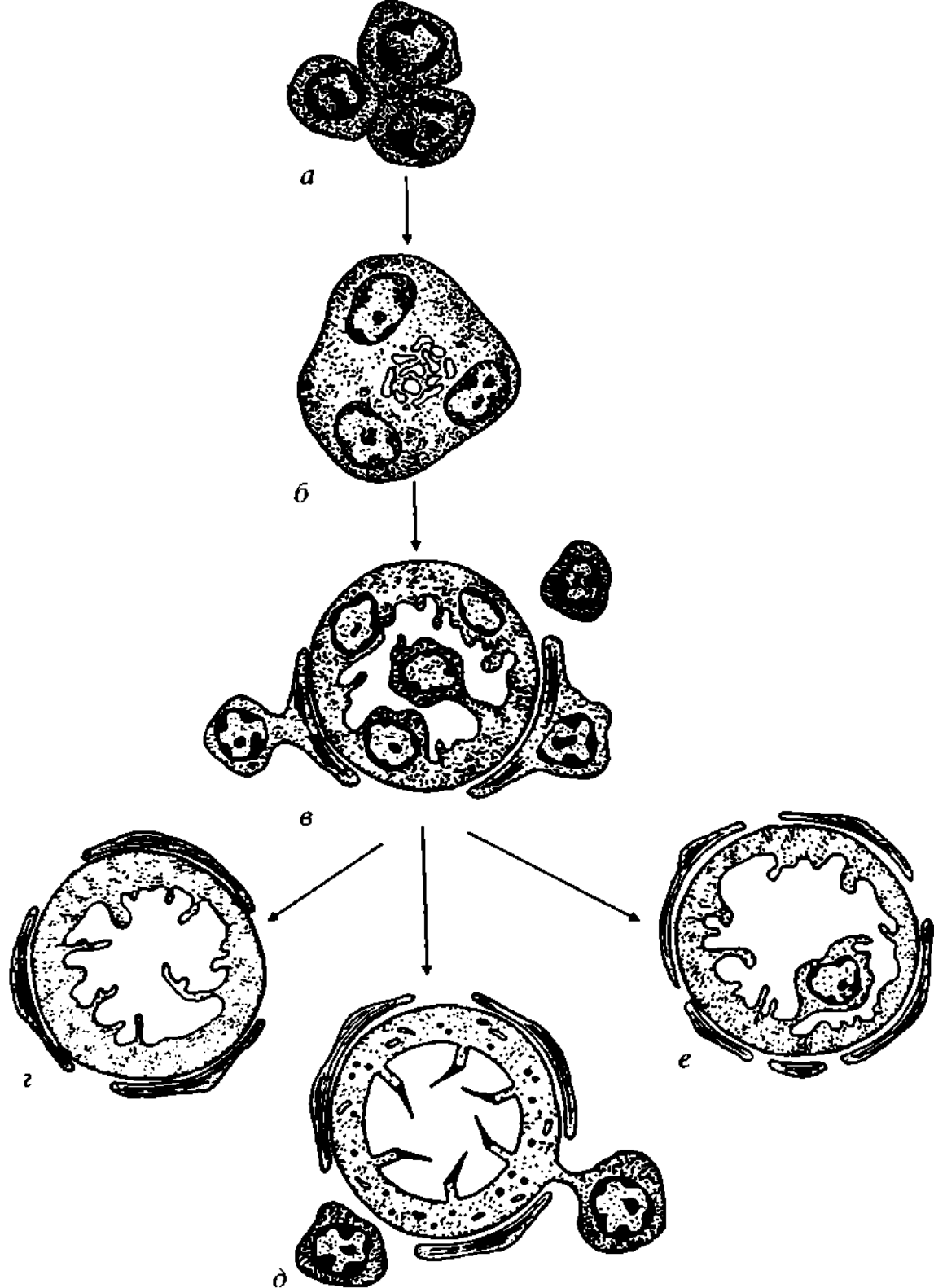


Рис. 21. Схема формирования половых протоков *Proteocephalus torulosus* и *Nippotaenia mogurndae* (по: [Корнева, 2003])

a – агрегация малодифференцированных клеток; *б* – образование полости в центральной части тяжа малодифференцированных клеток; *в* – отшнуровка ядер от синцитиального эпителия полового протока и формирование слоя кольцевой мускулатуры; *г* – безъядерный эпителий семяизвергательного канала у *Proteocephalus torulosus*; *д* – эпителий цирруса с погруженными ядрами у *P. torulosus*; *е* – эпителий семяизвергательного канала у *Nippotaenia mogurndae*

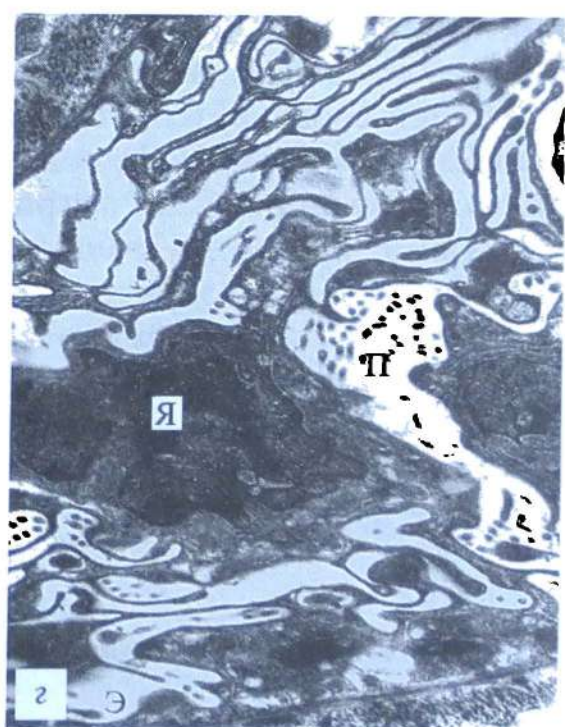
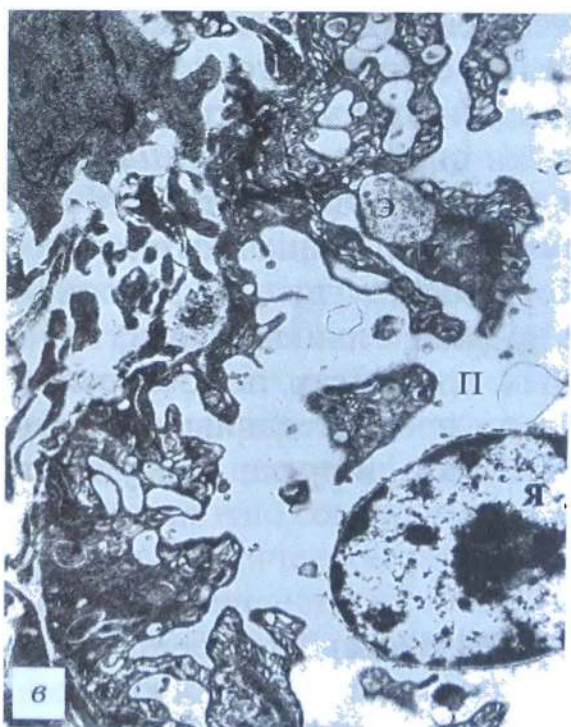
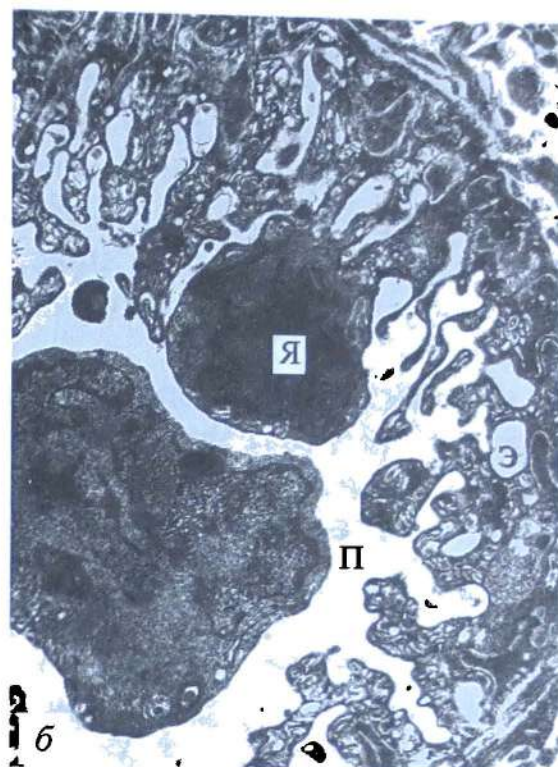
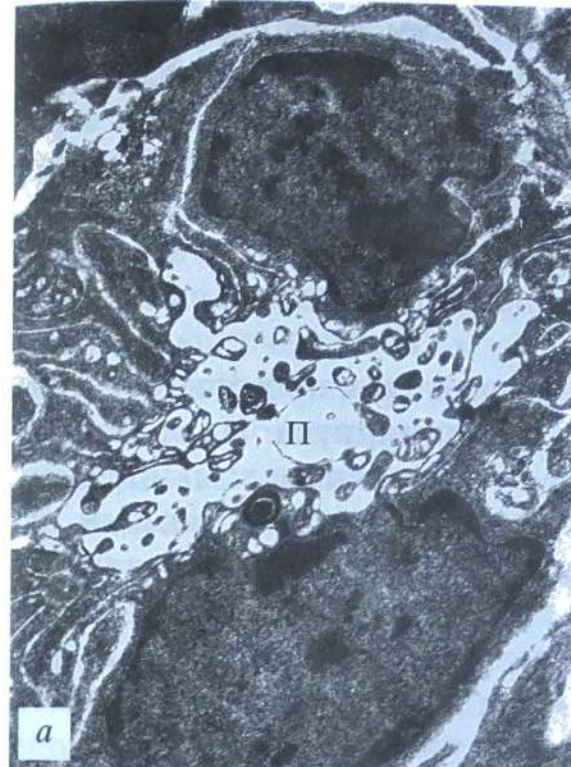


Рис. 22. Морфогенез мужского копулятивного аппарата *Proteocephalus torulosus* и *Nippotaenia mogurndae* (по: [Корнева, 2003])

a – образование полости в центральной части тяжа малодифференцированных клеток у *Proteocephalus torulosus*; *б, в* – отшнуровка и элиминация некоторых ядер от синцитиального эпителия полового протока *Nippotaenia mogurndae*; *г* – эпителий сформированного полового протока *Nippotaenia mogurndae*. П – полость полового протока; Э – эпителиальный слой; Я – ядро

численных везикул, а также выпячиванием ядер над поверхностью эпителия и их отшнуровкой (рис. 21, в и 22, б, в). У *P. torulosus* происходит полная элиминация ядерного материала, в результате чего формируется безъядерный эпителий полового протока (рис. 21, г). У *N. mogurndae* элиминируются не все ядра, некоторые остаются на поверхности дефинитивного эпителия, соединяясь с ним тонкими цитоплазматическими выростами (рис. 21, д, е и 22, г).

Параллельно процессу элиминации ядер у обоих изученных видов завершается формирование сумки цирруса. Из малодифференцированных клеток образуются внешние мышечные слои, отделяющие копулятивный аппарат от окружающей паренхимы. В толще сумки цирруса появляются многочисленные уплощенные отростки мышечных клеток, заполняющие пространство между эпителием репродуктивного протока и внешним слоем мускулатуры. На заключительном этапе дифференцировки у *P. torulosus* и *N. mogurndae* малодифференцированные клетки сливаются с дистальным отделом полового протока, в результате чего эпителий цирруса приобретает тегументоподобную структуру, а наружный безъядерный цитоплазматический слой соединяется с погруженными ядрами цитоплазматическими отростками. На поверхности цирруса у *P. torulosus* появляются типичные микротрихии с электронно-плотными апикальными частями, в толще наружного цитоплазматического слоя наблюдаются электронно-плотные округлые секреторные гранулы. Процесс формирования предстательных желез, которые присутствуют в копулятивных аппаратах половозрелых червей, не прослежен. По-видимому, предстательные железы образуются гораздо позже, чем сумка цирруса и мужские половые протоки.

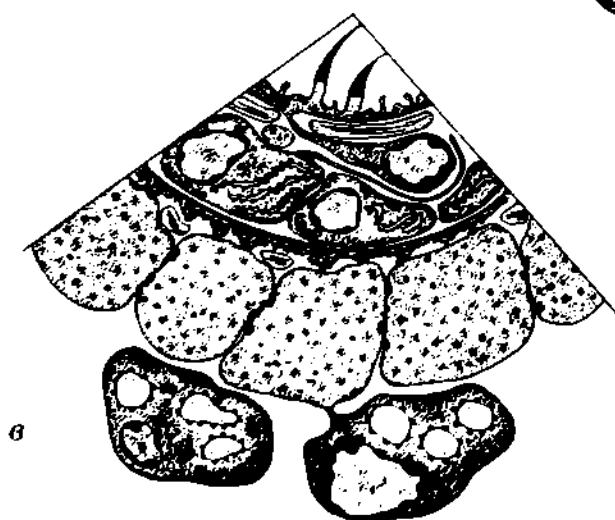
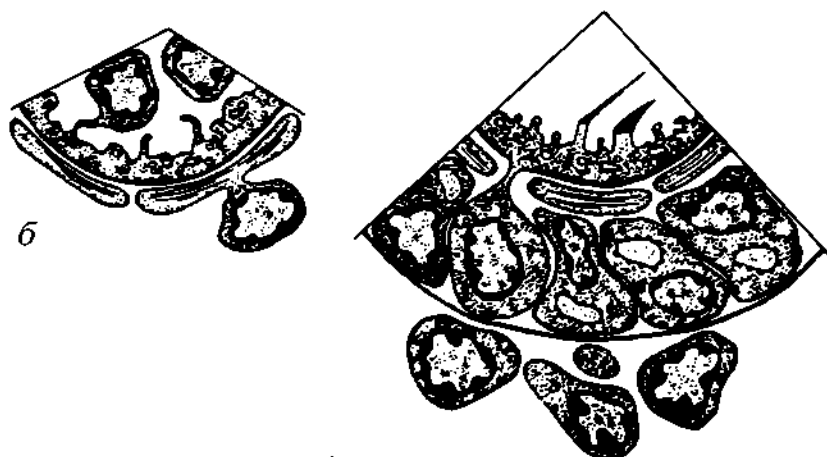
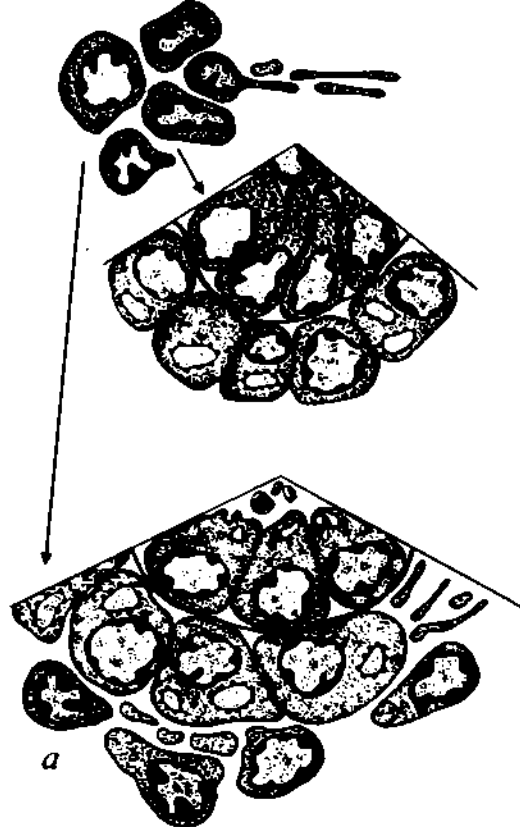
3.3. *Microsomacanthus* sp. (отряд Cyclophyllidea)

В различных отделах мужской половой системы *Microsomacanthus* sp. процесс дифференцировки протекает не одновременно. Начальные этапы морфогенеза наблюдаются в половом зачатке в медуллярной паренхиме червя, а затем по мере удлинения зачатка в сторону кортикальной паренхимы процессы дифференцировки распространяются на вновь формирующиеся зоны зачатка. Необходимо отметить, что росту основной массы малодифференцированных элементов в определенном направлении предшествует разрастание клеточных отростков малодифферен-

цированных клеток, которые как бы предварительно намечают направление формирующегося полового зачатка (рис. 23, а).

У *Microsomacanthus* sp. морфогенез начинается также с агрегации малодифференцированных клеток. Далее из малодифференцированных клеток, формирующих половой проток, выстраивается двухслойный многорядный зачаток, внутренние стенки которого станут эпителиальной стенкой протока, а внешний слой – мышечной обкладкой (рис. 23, а и 24, а). На следующем этапе цитодифференцировки между клетками эпителия полового протока появляются специализированные клеточные контакты – зоны прилегания, в то время как апикальные отделы эпителиальных клеток подвергаются автолизу, формируя полость полового протока. На следующем этапе эпителиальные клетки, формирующие стенку полового протока, сливаются в синцитиальный пласт, в котором происходит элиминация ядерного материала. Часть ядер вместе с ободком окружающей их цитоплазмы отшнуровывается от эпителиального пласта и подвергается лизису (рис. 23, б). У окончательно сформированного полового протока стенки образованы синцитиальным эпителием, немногочисленные оставшиеся ядра которого расположены в толще эпителиального пласта. К базальному матриксу эпителия полудесмосомами прикрепляются тонкие пучки кольцевой мускулатуры.

Малодифференцированные клетки на месте будущего копулятивного аппарата в короткий промежуток времени образуют четко оформленный трехслойный зачаток (рис. 23, а и 24, б). Клетки внутреннего слоя зачатка формируют цилиндрический эпителий, который на протяжении нескольких промежуточных этапов дифференцировки выстилает стенки семяизвергательного канала и цирруса *Microsomacanthus* sp. Второй слой зачатка образуют плотно сомкнутые мышечные клетки, где в шероховатом эндоплазматическом ретикулуме (ШЭПР) начинается активный синтез предшественников фибрилл межклеточного вещества, формирующих базальный матрикс эпителия. Кроме того, в мышечных клетках начинается сборка сократимых элементов (тонких актиновых и толстых миозиновых протофибрилл), в результате чего появляются слои кольцевой мускулатуры, окружающей половой проток. На этом этапе дифференцировки третий слой зачатка представлен рыхло расположенными малодифференцированными клетками и нервными элементами, по-видимому, активно регулируемыми формообразующие процессы (рис. 24, в). В то же время эпителий семяизвергательного канала становится синцитиальным, однако все ядра эпителиального слоя подвергаются элиминации. Новая популяция малодифференцированных



клеток мигрирует из окружающей паренхимы и встраивается в эпителиальный пласт, в результате чего у окончательно сформированного эпителия семяизвергательного канала ядерные участки оказываются погруженными в толщу формирующейся сумки цирруса. На поверхности эпителия дифференцируются поверхностные микроструктуры: в семяизвергательном канале – короткие цитоплазматические ламеллы, на поверхности цирруса – микротрихии двух типов. Предстательные железы у *Microsoma- canthus* sp. отсутствуют.

На завершающих этапах дифференцировки копулятивного аппарата у *Microsoma- canthus* sp. возникают некоторые характерные особенности, не отмеченные ранее ни у одной из изученных цестод. Так, под базальным матриксом эпителия семяизвергательного канала, помимо широко распространенного у цестод слоя кольцевой мускулатуры, за счет мышечных клеток второго слоя полового зачатка формируется дополнительный тонкий слой продольных мышц. Из мышечных клеток третьего слоя зачатка с внешней стороны сумки цирруса дифференцируется своеобразный мощный слой продольной экстрамуральной мускулатуры, отделяющий копулятивный аппарат от окружающей паренхимы (рис. 23, в и 24, г). Ядерные участки этих продольных мышечных пучков располагаются вне сумки цирруса, соединяясь с сократимыми участками тонкими цитоплазматическими отростками. Мышечные клетки экстрамуральной мускулатуры и мышечные клетки, заполняющие основной объем сумки цирруса, в обширных округлых цистернах ШЭПР с двух сторон синтезируют протофибриллы, из которых формируется толстая базальная пластина. Эта пластина в результате оказывается расположенной между бывшими вторым и третьим слоями полового зачатка и образует внешнюю границу сумки цирруса (рис. 24, г).

На заключительном этапе дифференцировки самый дистальный участок сумки цирруса утолщается, а в наружном мышечном слое между толстой базальной пластиной и пучками экстрамуральных мышечных волокон возникает дополнительный слой кольцевой мускулатуры.



Рис. 23. Схема морфогенеза мужских половых протоков *Microsoma- canthus* sp. (по: [Корнева, 2005a])

а – скопление малодифференцированных клеток и концентрация их отростков, в результате чего формируется двухслойный зачаток полового протока и трехслойный зачаток копулятивного аппарата (внизу); *б* – формирование синцитиального эпителия полового протока, в толще которого остаются немногочисленные ядра (слева), и формирование погруженного эпителия цирруса и мышечных слоев сумки цирруса (справа); *в* – сформированный мужской копулятивный аппарат *Microsoma- canthus* sp. на поперечном срезе

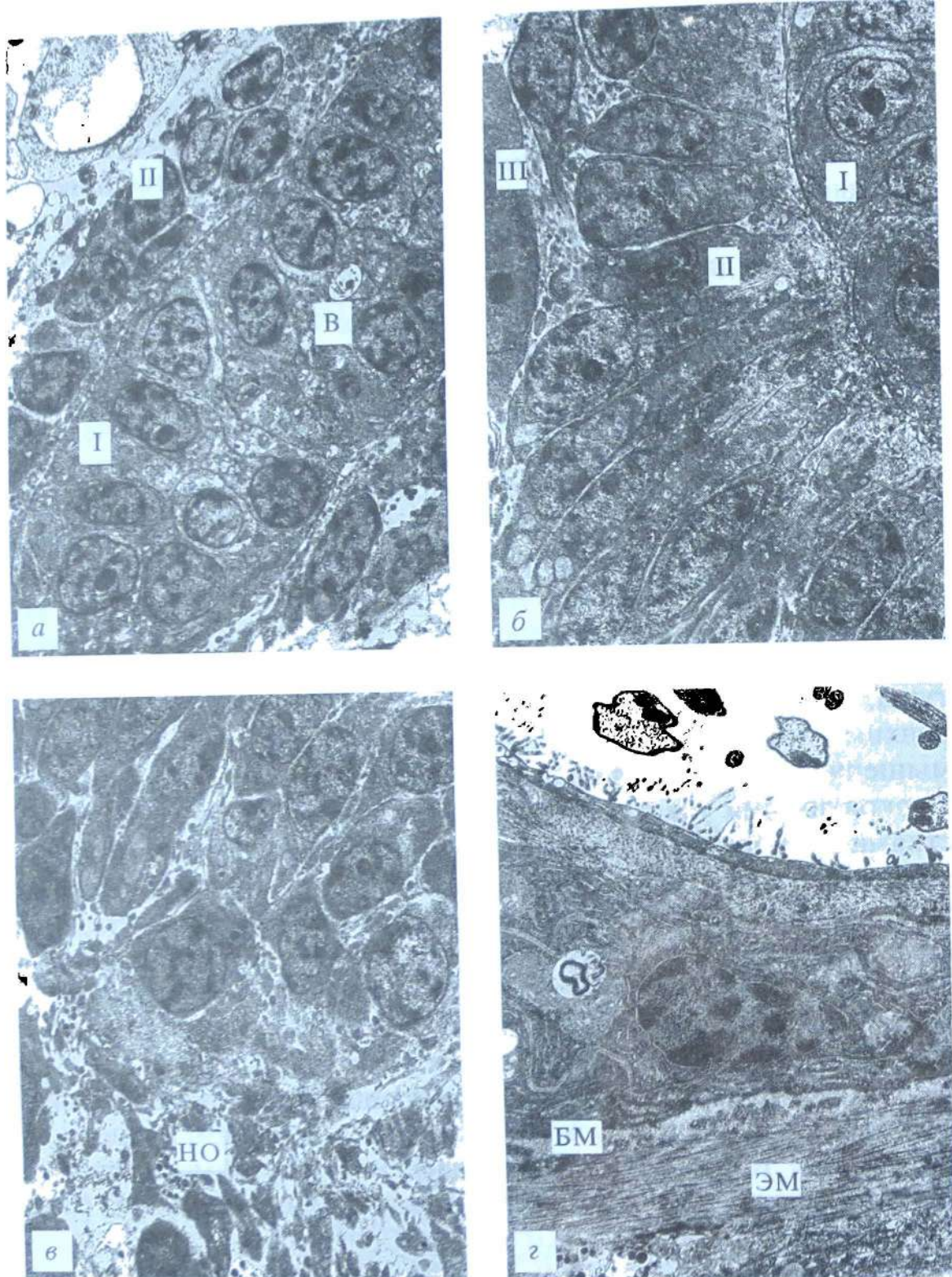


Рис. 24. Морфогенез мужских половых протоков и копулятивного аппарата *Microsomacanthus* sp. (по: [Корнева, 2005a])

а – двухслойный зачаток полового протока, в центре которого начинается формирование полости; *б* – трехслойный зачаток сумки цирруса; *в* – иннервация трехслойного зачатка сумки цирруса; *г* – сформированная сумка цирруса. БМ – базальный матрикс; В – вакуоли; НО – нейросекреторные отростки; ЭМ – экстрамуральный слой мускулатуры; I, II и III – первый, второй и третий слои зачатка соответственно

В полностью сформированном копулятивном аппарате *Microsomacanthus* sp. семяпровод при входе в сумку цирруса расширяется и образует внутренний семенной пузырек, в то время как пучки кольцевой мускулатуры увеличиваются в размерах и формируют замыкающий сфинктер. Стенка семенного пузырька в пределах сумки цирруса образована синцитиальным слоем, содержащим в своей толще немногочисленные ядра и несущим на апикальной поверхности длинные тонкие ламеллы. Стенка семяизвергательного канала представляет собой типичный погруженный эпителий, ядра которого расположены под базальной мембраной и мышечными слоями. На поверхности эпителия наблюдаются немногочисленные короткие ламеллы. Циррус *Microsomacanthus* sp. открывается в складку между поверхностью проглоти́ды и парусом. На апикальной поверхности циррус несет тонкие трубчатые и более массивные конусовидные микротрихии.

3.4. *Sobolevicanthus gracilis* (отряд Cyclophyllidea)

3.4.1. Строение и морфогенез мужского копулятивного аппарата

Для того чтобы излагаемый материал был понятнее и нагляднее, мы приводим данные о строении копулятивного аппарата *Sobolevicanthus gracilis* (рис. 25) [Давыдов, Корнева, 2002]. Сложно устроенный копулятивный аппарат *S. gracilis* состоит из полового атриума, куда открывается вагинальный проток, тельце Фурмана, и куда ввернут непосредственно копулятивный орган – циррус. Половой атриум соединяется с внешней средой коротким узким каналом, образованным путем инвагинации наружной цитоплазматической пластинки тегумента тела. Стенка дистального отдела вагины состоит из выстилающего ее просвет цитоплазматического слоя и погруженных цитонов. В отличие от упорядоченного расположения микротрихий покровов тела длинные, тонкие и извитые микротрихии вагины располагаются неупорядоченно. Следует отметить, что между цитоплазмой покровов тела, каналом полового атриума и вагинальным протоком клеточных границ не выявлено, и все эти участки являются единым синцитиальным пластом.

Характерной особенностью копулятивных аппаратов видов рода *Sobolevicanthus* служит наличие дополнительного образования – тельца Фурмана. Оно представляет собой обширную мешковидную инвагинацию покровов строби́лы, широким протоком открывающуюся в половой атриум (рис. 25). Покровы боковых

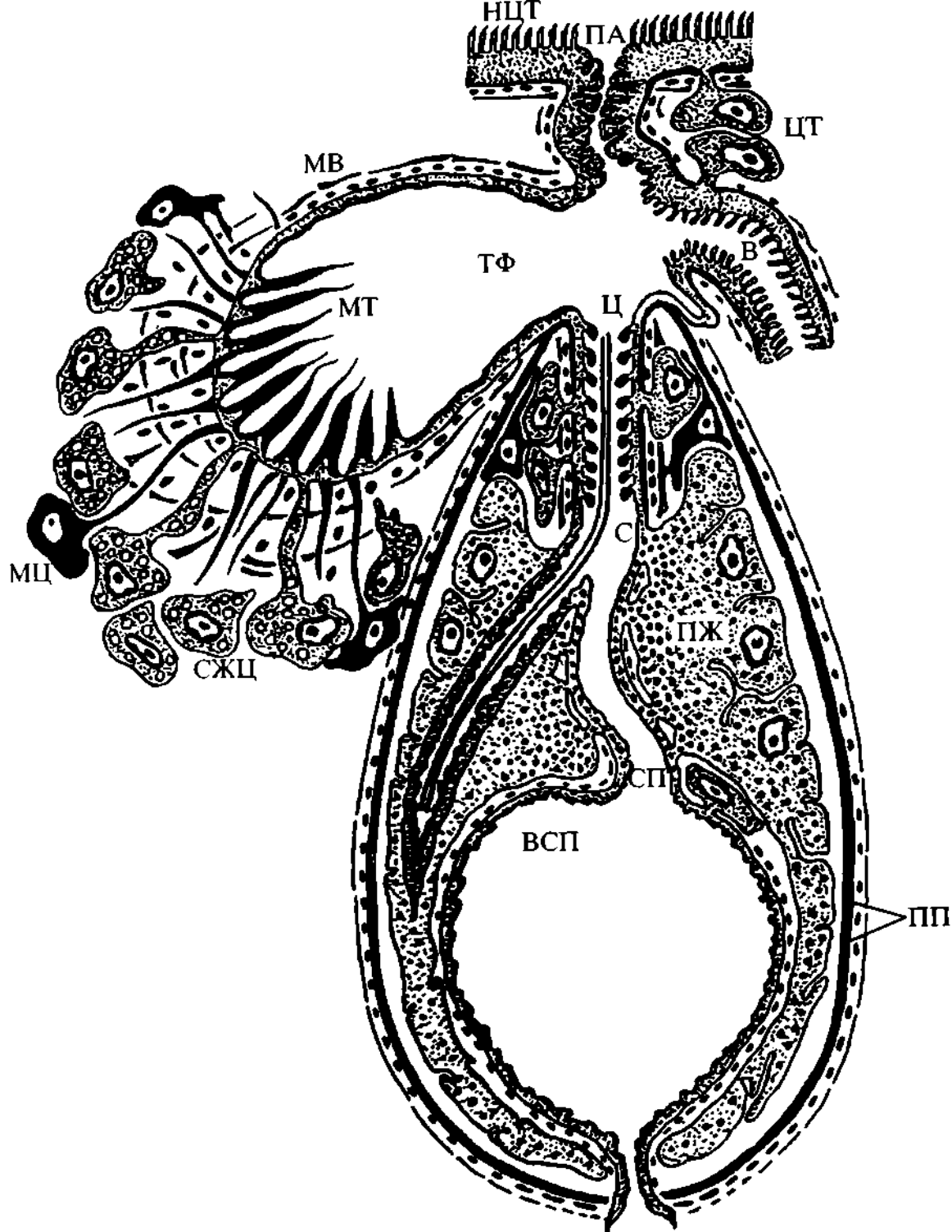


Рис. 25. Схема организации копулятивного аппарата *Sobolevicanthus gracilis* (по: [Давыдов, Корнева, 2002])

В – вагина; ВСП – внутрибурсальный семенной пузырек; МВ – мышечные волокна; МТ – микротрихии; МЦ – миоциты; НЦТ – наружная цитоплазма тегумента; ПА – половой атриум; ПП – соединительнотканная пограничная пластинка бursы цирруса; ПЖ – предстательные железы; С – стилет; СЖЦ – секреторные цитоны; СП – семяпровод; ТФ – тельце Фурмана; Ц – циррус; ЦТ – цитоны

стенок тельца Фурмана представляют собой безъядерный слой сильно вакуолизированной цитоплазмы. Под складчатой апикальной мембраной этого цитоплазматического слоя происходит отложение электронно-плотного материала, достигающего в толщину 0,3–0,4 мкм. Подобные особенности в строении могут свидетельствовать о том, что данный слой представляет собой крайнюю степень редукции микротрихий, когда их базальная часть полностью исчезает, а от апикальной электронно-плотной части остаются небольшие бугорчатые выросты, сливающиеся между собой. Под дистальной цитоплазмой боковых стенок локализованы отдельные мышечные волокна. Иная картина наблюдается в покровах, выстилающих дно тельца Фурмана, на поверхности которых наблюдаются мощные микротрихии (до 16 мкм в длину). Наружный цитоплазматический слой этих покровов длинными отростками связан с крупными секреторно-железистыми цитонами, среди которых располагаются несколько хорошо развитых слоев продольных и поперечных мышечных волокон и тела миоцитов. Микротрихии глубоко вдаются в полость тельца Фурмана, которая заполнена мембранным и тонкофибриллярным материалом, продуцируемым секреторно-железистыми цитонами.

Сумка цирруса *S. gracilis* включает в себе циррус со стилетом, многочисленные мышечные клетки, предстательные железы и внутрибурсальный семенной пузырек (рис. 25).

Сумка цирруса отграничена от окружающей паренхимы толстой (2–2,5 мкм) соединительнотканной пограничной пластинкой, к которой снаружи прилегают волокна кольцевой и продольной мускулатуры (рис. 25 и 26, з). Инвагинированный циррус расположен в дистальной трети сумки. Организация стенки цирруса соответствует таковой покровов тела. Наружная цитоплазма стенки цирруса тонкая (0,4 мкм), с сильно извитой базальной частью, подостлана хорошо развитой волокнистой соединительнотканной базальной пластинкой, толщина которой составляет 1–1,2 мкм. К последней прилегает слой кольцевой и продольной мускулатуры. Пространство между циррусом и стенкой сумки заполнено погруженными ядродержащими участками покровов копулятивного органа и мышечными клетками с многочисленными отростками, заполненными розетками α -гликогена.

Циррус *S. gracilis* вооружен стилетом, представляющим собой полую, диаметром 6 мкм трубку с толщиной стенок около 1 мкм. Стилет в инвагинированном циррусе располагается частично в семяизвергательном канале, но большая его часть находится в своеобразном футляре, образованном ответвлением этого

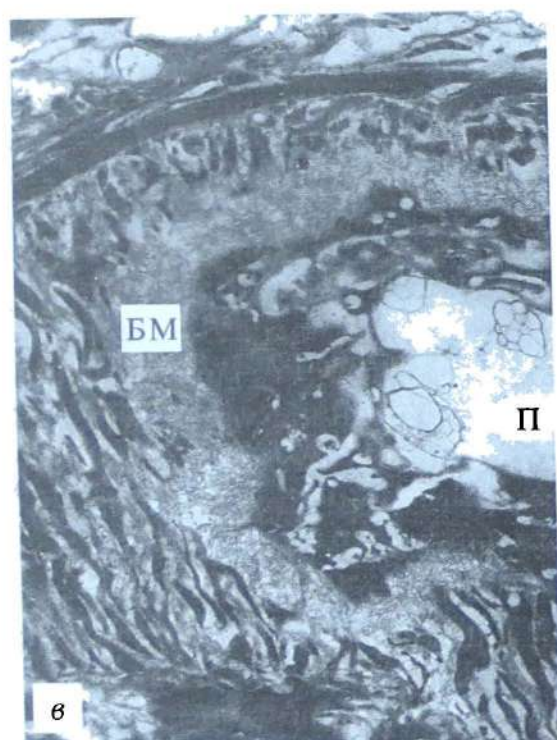
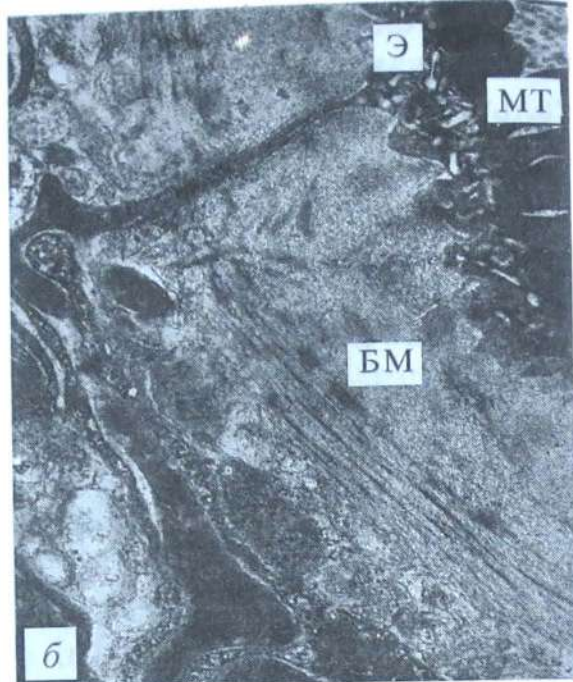
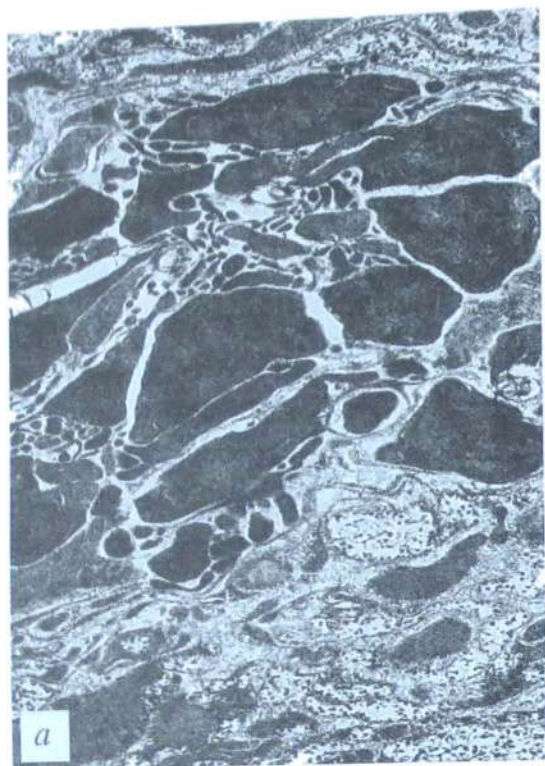


Рис. 26. Морфогенез мужского копулятивного аппарата *Sobolevicanthus gracilis*
 а – скопление малодифференцированных клеток и концентрация их отростков; б – эпителий цирруса с погруженными ядрами и подстилающим базальным матриксом; в – формирование полости полового протока и подстилающей базальной пластины; г – сумка цирруса в процессе формирования внешнего слоя базального матрикса. БМ – базальный матрикс; МТ – микротрихии; П – полость; Э – эпителий

канала, которое доходит до проксимальной трети сумки цирруса. Безъядерная цитоплазматическая стенка футляра стилета на поверхности укреплена сплошным слоем электронно-плотного вещества, сходного с материалом дистальных отделов микротрихий, и окружена хорошо развитым слоем кольцевой и продольной мускулатуры (рис. 25).

Внутрибурсальный семенной пузырек соединен с семяизвергательным каналом коротким толстым семяпроводом. Цитоны покровов этого участка семяпровода модифицированы в предстательные железы. Они окружают не только внутрибурсальный отдел семяпровода, но их лопасти проникают в верхнюю часть сумки цирруса, а также охватывают семенной пузырек. Тонкая безъядерная цитоплазматическая стенка подостлана одиночными кольцевыми мышечными волокнами и широкими короткими отростками соединяется с обширным ядросодержащим синцитием. Секрет желез электронно-плотный, округлый, синтезируется в околядерных участках синцития и аккумулируется в его поверхностных отделах и наружной цитоплазме. Выход секрета осуществляется мерокриновым способом.

Канал семяпровода переходит в обширный округлый внутрибурсальный семенной пузырек. Под тонкой безъядерной цитоплазматической стенкой семенного пузырька локализованы пучки преимущественно кольцевой мускулатуры [Давыдов, Корнева, 2002].

Формирование мужского копулятивного аппарата начинается со скопления недифференцированных клеток, образующих длинный тяж, который на следующем этапе развития становится двухслойным. У малодифференцированных клеток появляются многочисленные тонкие цитоплазматические выросты, что придает половым зачаткам "взлохмаченный" вид (рис. 26, а). Затем мышечные клетки внешнего слоя зачатка формируют волокна кольцевой мускулатуры, охватывающие плотный тяж малодифференцированных элементов. На следующем этапе морфогенеза в центре полового тяжа формируется полость вследствие расхождения клеток во внутреннем слое полового зачатка. Специализированные микроструктуры на апикальной поверхности клеток на данном этапе отсутствуют (рис. 26, в). В процессе эпителизации половых протоков ядра сначала располагаются в центре эпителиальных клеток, а затем погружаются под базальный матрикс. Цитоплазма клеток начинает накапливать электронно-светлые включения, характерные для эпителия сформированных репродуктивных протоков. Эпителиальные клетки сливаются, в результате чего в половозрелых члениках паразита стенки поло-

вых протоков представляют собой синцитиальный эпителиальный слой с погруженными ядродержащими участками (рис. 26, б).

Мышечные клетки, составляющие основную массу формирующейся сумки цирруса и окружающие половой проток, участвуют в дифференцировке нескольких слоев продольной и кольцевой мускулатуры, два из которых закладываются несколько раньше и подстилают стенку полового протока, т.е. под базальной мембраной эпителиального синцития формируются слои типичной кольцевой и дополнительной продольной мускулатуры. Еще два мышечных слоя окружают копулятивный аппарат и отграничивают его от окружающей паренхимы (рис. 26, г).

Каждая пара мышечных слоев участвует в синтезе чрезвычайно толстых фибриллярных базальных пластин, которые в полностью сформированной бурсе цирруса достигают 0,9–1,2 мкм – пластина под эпителиальной выстилкой протока, и 2,5–3 мкм – пластина внешней стенки сумки цирруса (рис. 26, г). На заключительных этапах формирования в толще сумки цирруса наряду с активно синтезирующими мышечными клетками наблюдаются погруженные ядродержащие участки эпителия половых протоков. Мышечные клетки формируют многочисленные цитоплазматические отростки двух типов: первые извитые и сильно уплощенные, они принимают участие в эвагинации цирруса; вторые накапливают запасные питательные вещества в виде розеток гликогена.

На эпителиальной поверхности половых протоков дифференцируются специфические микроструктуры: типичные микротрихии – на дне тельца Фурмана и на апикальной поверхности цирруса; редуцированные микротрихии в виде электронно-плотных бугорков – на боковых стенках тельца Фурмана и в виде электронно-плотных мембран на поверхности футляра стилета; ламеллы – на поверхности семязвергательного канала и семенных пузырьков [Давыдов, Корнева, 2002].

3.4.2. Формирование стилета и его футляра

Стилет у *S. gracilis* образуется внутри будущего футляра стилета, зачаток которого формируют отростки нескольких мышечных клеток, не содержащие сократимых миофибрилл. Эти отростки в центральной части мышечного пласта образуют цитоплазматический тяж, в котором происходит накопление и слияние электронно-плотного секрета, формирующего стилет (рис. 27, а и 28, а, б).

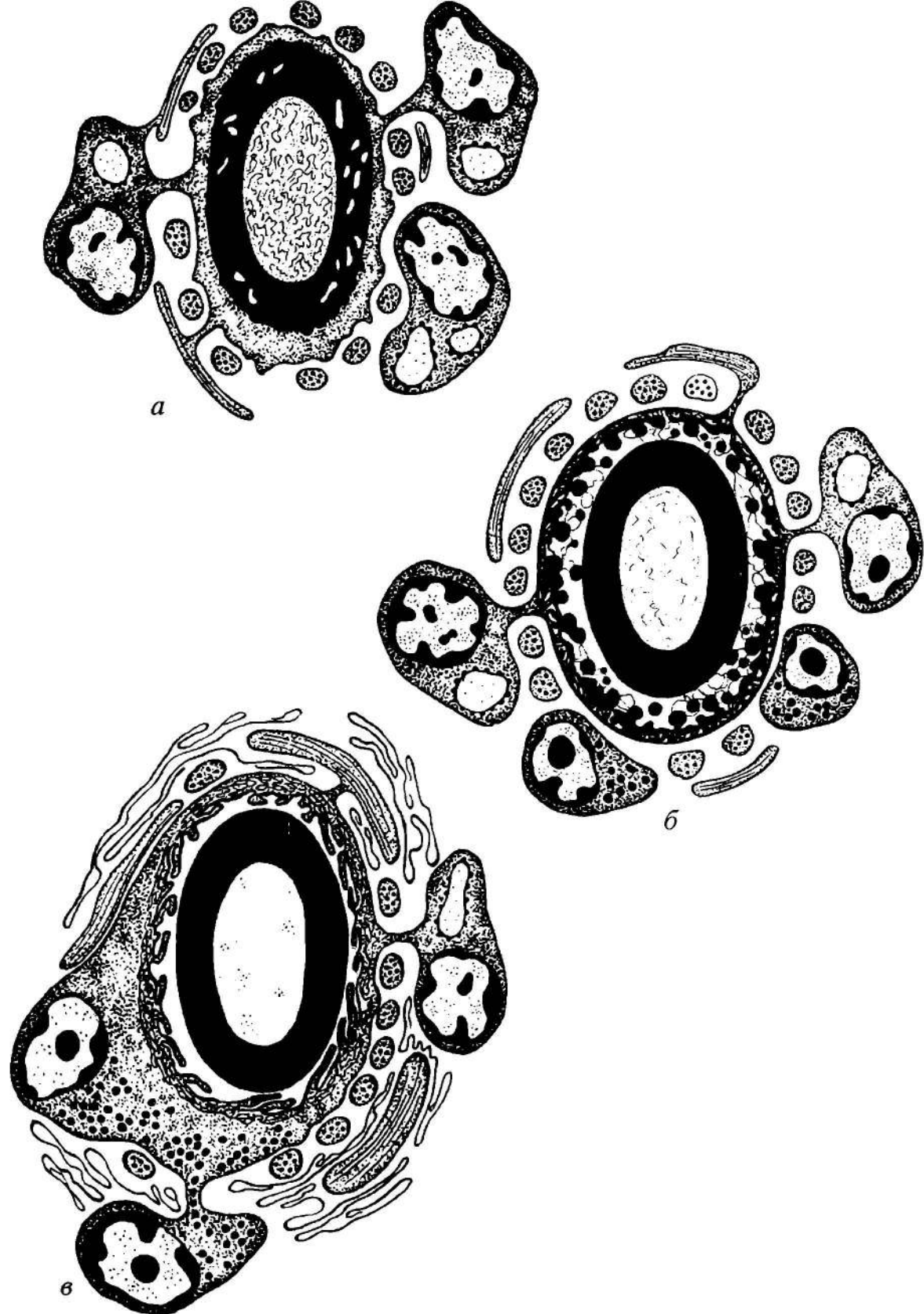


Рис. 27. Схема формирования стилета и окружающего его футляра у *Sobolevicanthus gracilis*

а – накопление электронно-плотного секрета в цитоплазматическом тяжё, образованном мышечными клетками; *б* – достройка стилета и образование эпителиально-мышечного футляра; *в* – слияние клеток предстательных желез с футляром стилета и формирование эпителиально-железисто-мышечной стенки футляра стилета

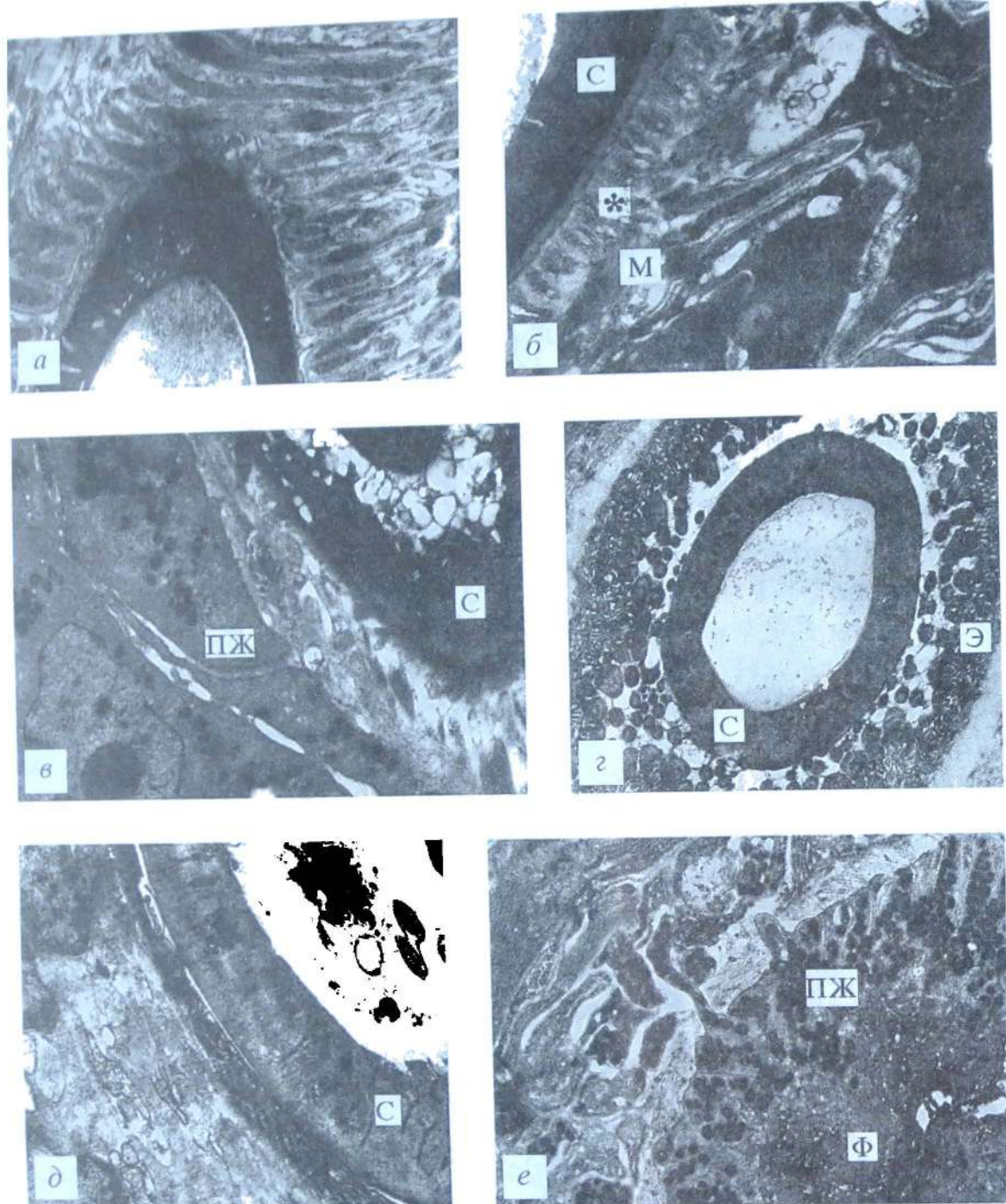


Рис. 28. Образование копулятивного стилета и окружающего его футляра *Sobolevicanthus gracilis*

a – стилет на этапе накопления и слияния электронно-плотного материала; *б* – мостик (отмечен звездочкой) между мышечным волокном и цитоплазматическом тяжом, в котором происходит формирование стилета; *в* – клетки предстательных желез вблизи формирующегося футляра стилета; *г* – процесс достройки тела стилета за счет присоединения электронно-плотного материала; *д* – ламеллярные выросты на внутренней поверхности сформированного футляра стилета; *е* – слияние с футляром стилета предстательных желез и образование эпителиально-железисто-мышечной структуры футляра. М – мускулатура; ПЖ – предстательные железы; С – стилет; Ф – футляр; Э – эпителий

На следующем этапе тонкий ободок цитоплазмы, прилегающей к стилету, разрушается, а из оставшейся цитоплазмы начинается формирование эпителиального слоя, в результате чего стилет оказывается в центре замкнутого футляра. Связь между формирующимся эпителиальным слоем и окружающими мышечными клетками сохраняется в виде тонких цитоплазматических отростков, т.е. футляр стилета приобретает вид эпителия с погруженными ядродержащими участками, хотя по сути является своеобразной эпителиально-мышечной структурой. На данном этапе в непосредственной близости от футляра стилета появляются и вступают на путь дифференцировки одиночные клетки с электронно-плотными мелкими гранулами – предстательные железы (рис. 27, б и 28, в).

Процесс эпителизации футляра завершается формированием подстилающей базальной пластинки (до 0,5 мкм толщиной) и накоплением в апикальной части эпителиального слоя электронно-плотного материала. Этот материал концентрируется в округлых выростах, отшнуровывается от эпителиальной поверхности и сливается с поверхностью стилета, за счет чего продолжается увеличение стилета в размерах. Эпителий на данном этапе морфогенеза сильно изрезан многочисленными инвагинациями (рис. 27, б и 28 г).

После того как процессы синтеза и достройки стилета завершаются, на поверхности эпителия футляра появляются длинные ламеллы, укрепленные некоторым количеством электронно-плотного материала (рис. 28, д). Мышечная составляющая футляра, наряду с другими мышечными слоями бursы цирруса, образует многочисленные уплощенные цитоплазматические выросты. Отдельные клетки предстательных желез сливаются в синцитиальный пласт, который, в свою очередь, входит в состав стенки футляра, сливаясь с мышечной массой и формируя эпителиально-мышечно-железистую структуру. Секреторные гранулы поступают в эпителий футляра, на определенном этапе заполняя всю его базальную часть (рис. 27, в и 28, е).

Таким образом, формирование электронноплотного стилета у *S. gracilis* происходит внутриклеточно, в цитоплазме мышечного синцития, который потом разрушается вокруг тела стилета, оставляя его свободно лежащим в полости футляра. Склеротизированная структура формируется мышечными клетками, что пока не было описано для цестод. Подробно изучено и описано в литературе формирование электронно-плотных склеротизированных структур на примере крючьев прикрепительных аппаратов. Образование крючьев у цестод происходит как внутрикле-

точно, так и в межклеточном пространстве несколькими различными способами. У *Taenia crassiceps* формирование каждого из крючьев осуществляется внутриклеточно, за счет увеличения отдельных тегументальных микротрихий и последующего отложения белка на их внутренней поверхности [Mount, 1970]. У *Echinobothrium typus* крючья ростеллюма гомологичны полимикротрихиям, имеют с ними одинаковую структуру и характеризуются внутриклеточным формированием [Бисерова, 1996]. У *Echinobothrium chisholmae* [Jones, Beveridge, 2001], по мнению авторов, крючья также дифференцируются из специализированных микротрихий, но на основе особых секреторных гранул, хорошо заметных в тегументе незрелых червей по желтой окраске. У *Grillotia erinaceus* образование хоботковых крючьев происходит экстрацеллюлярно, на основе материала опорных пластин стенки хоботка, у *Acanthobothrium dujardini* – также экстрацеллюлярно, но только из гранулярного секрета специализированных клеток [Бисерова, 1996].

Формирование крючьев у онкосфер всегда происходит внутриклеточно, в цитоплазме специализированных клеток – онкобластов, которые потом у одних личинок исчезают [Swiderski, 1973; 1976; Swiderski, Tkach, 1997c], а у других сохраняются вокруг полностью сформированных крючьев [Корнакова, 1999; Swiderski et al., 2000a].

Среди многочисленных способов образования копулятивных структур у турбеллярий нет описания случая формирования склеротизированных структур в мышечном синцитии. Все твердые опорные или копулятивные структуры у турбеллярий образуются либо как производные базальных мембран [Martens, 1984; 1986; Gevaerts et al., 1995], либо как видоизмененные внутриклеточные компоненты во внешней части эпителия: модифицированные микровилли, микротрубочки и, по мнению отдельных авторов, корешки ресничек [B. Ehlers, U. Ehlers, 1980; Doe, 1982; 1986; Martens, Schockaert, 1985; Bruggemann, 1986].

3.5. Закономерности морфогенеза половых протоков

У низших цестод копулятивные аппараты построены по единому типу, хотя у разных видов и имеются некоторые варианты их организации. Небольшие различия прослеживаются и в процессах формирования половых протоков этих аппаратов [Корнева, 2003]. Данный морфофункциональный тип формируется двумя возможными способами: слиянием в синцитий непосредствен-

но малодифференцированных клеток и образованием синцития на основе клеточного эпителия. Образование полости в центральной части полового тяжа происходит также несколькими способами: либо процессы автолиза приводят к лизису цитоплазмы и образованию полостей, которые затем сливаются в единую полость; либо в клетках возникают вакуоли, которые сливаются и увеличиваются в размерах; либо центральные клетки тяжа расходятся, формируя просвет. Таким образом, наблюдается картина внутригруппового морфологического многообразия или, по терминологии Ю.В. Мамкаева [1987], морфологический спектр развития копулятивных аппаратов.

У *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea) [Давыдов, Колесникова, 1992] и у *Nippotaenia mogurndae* (Nippotaeniidea) [Корнева, 2003] процесс морфогенеза мужских половых протоков начинается со слияния малодифференцированных клеток и образования синцитиальной стенки протока, а заканчивается частичным выселением ядер из эпителиального пласта. Однако в полностью сформированных протоках *Caryophyllaeus laticeps* немногочисленные ядра локализуются в толще синцитиальной стенки протоков, тогда как у *Nippotaenia mogurndae* они располагаются в полости протока, соединяясь с эпителиальной стенкой тонкими цитоплазматическими мостиками.

У *Triaenophorus nodulosus* (отряд Pseudophyllidea) в процессе дифференцировки стенка полового протока на начальных этапах образована кубическим эпителием, клетки которого затем сливаются и формируют синцитиальный слой. В морфогенезе копулятивного аппарата стенку семяизвергательного канала формирует только одна популяция малодифференцированных клеток, в результате чего после элиминации ядерного материала формируется безъядерная эпителиальная стенка. Сумка цирруса ограничена несколькими разнонаправленными слоями мышечных волокон, которые не отделены от окружающей паренхимы базальной пластиной. Поскольку у *T. nodulosus* не происходит встраивание новой популяции малодифференцированных клеток и дефинитивный эпителий мужских половых протоков остается безъядерным, на поверхности цирруса формируются атипичные микротрихии с электронно-светлыми апикальными частями [Корнева, 2003].

Процесс цитодифференцировки копулятивного аппарата у *Proteocephalus torulosus* (отряд Proteocephalidea) осуществляется путем слияния малодифференцированных клеток, в результате чего уже на первом этапе формируется синцитиальный эпителий семяизвергательного канала. После элиминации ядер первой по-

пуляции малодифференцированных клеток в этот синцитиальный слой встраиваются клетки второй популяции, однако ядра оказываются под слоем кольцевой мускулатуры и формируется типичный погруженный эпителий. Сумка цирруса ограничена только разнонаправленными мышечными волокнами, базальная пластина, отделяющая сумку цирруса от окружающей паренхимы, отсутствует [Корнева, 2003]. Наличие ядер в дефинитивном эпителии семяизвергательного канала обуславливает синтез палочковидных секреторных телец, участвующих в формировании типичных микротрихий с электронно-плотной апикальной частью, как это было показано для микротрихий тегумента [Richards, Arme, 1982].

У высших цестод процессы морфогенеза имеют некоторые своеобразные особенности, не отмеченные для низших цестод. С одной стороны, формирование полового протока у *Microsomacanthus* sp. (отряд Cyclophyllidea) протекает по сценарию, характерному для морфогенеза половых протоков *Caryophyllaeus laticeps* [Давыдов, Колесникова, 1992]. С другой стороны, происходит усложнение процесса дифференцировки, которое заключается в следующем: во-первых, активным процессам морфогенеза предшествует разрастание полового зачатка по направлению к поральному краю, причем направление роста определяется цитоплазматическими отростками краевых клеток зачатка; во-вторых, на протяжении всего морфогенеза копулятивного аппарата сохраняется изначальная трехслойность полового зачатка; в-третьих, формируется толстая соединительнотканная пластинка, окружающая сумку цирруса, и происходит усложнение мускулатуры на анатомическом и гистологическом уровнях.

Процесс морфогенеза мужского копулятивного аппарата, прослеженный нами у *Sobolevicanthus gracilis* (Cyclophyllidea), отличается от процессов дифференцировки всех изученных ранее цестод. Во-первых, формирование полости половых протоков *S. gracilis* осуществляется путем расхождения эпителиальных клеток, а не за счет активных аутолитических процессов в центре полового тяжа. Во-вторых, в морфогенетических процессах у *S. gracilis* не происходит выпячивания и последующего выселения ядер эпителиальных клеток в просвет половых протоков. В-третьих, морфогенез футляра стилета у *S. gracilis* демонстрирует поэтапное формирование сложной многофункциональной синцитиальной структуры, ранее не наблюдавшейся ни в одном из изученных репродуктивных аппаратов цестод.

При формировании стилета и его футляра на первом этапе дифференцировки наблюдается образование своеобразного мы-

шечного синцития, в цитоплазме которого происходит накопление электронно-плотного материала. На втором этапе формируется эпителиально-мышечная структура. Эпителий выстилает футляр стилета, ядросодержащие участки мышечных клеток и их сократимые отростки соединяются с эпителием футляра тонкими цитоплазматическими отростками. У эпителиально-мышечного синцития сохраняются активные процессы синтеза, обеспечивая рост стилета и увеличение его в размерах. На третьем этапе к эпителиально-мышечному синцитию присоединяются клетки предстательных желез, формируя трехчленную желези-сто-эпителиально-мышечную структуру. Таким образом, эпителий футляра стилета *S. gracilis*, наряду с эпителием семяизвергательного канала, в половозрелых члениках паразита функционирует как предстательная железа.

К сожалению, мы располагаем весьма скудным сравнительным материалом по ультраструктурной организации высших цестод, что не позволяет нам делать обоснованные выводы: имеем ли мы дело с адаптивными преобразованиями копулятивных структур или наблюдаем спектры формообразовательных механизмов и, соответственно, спектры конструктивных решений. Не исключая первого варианта, мы склоняемся к мнению, что у цестод процессы морфогенеза протекают по различным сценариям, причем у высших цестод можно проследить несомненные признаки эволюционного усложнения морфогенетических механизмов. Накопление новых данных позволит более детально проследить пути усовершенствования морфогенезов на примере копулятивного аппарата и выявить тенденции его преобразований.

КАМБИАЛЬНЫЕ, ИЛИ СТВОЛОВЫЕ, КЛЕТКИ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ

Камбиальные клетки представляют собой гетерогенную систему, в основе которой лежат популяция стволовых клеток (тотипотентные недифференцированные клетки, обладающие способностью к постоянному возобновлению и дифференцировке в любые клеточные типы данного организма) и несколько субпопуляций полустволовых клеток, пролиферирующих с большей скоростью, но имеющих ограниченные потенции и к репродукции, и к различным дифференцировкам. Хотя процессы пролиферации и дифференциации стволовых клеток исследованы у представителей большинства таксонов – от позвоночных до губок (см. обзор: [Rotten, 1997]), понимание механизма этих процессов до сих пор остается ключевой проблемой для биологии развития. Положение плоских червей вблизи основания филогенетического дерева делает изучение примитивной системы их стволовых клеток весьма перспективным для понимания механизмов клеточного возобновления, особенно в сравнении с системами стволовых клеток эмбрионов и взрослых млекопитающих.

4.1. Камбиальные клетки цестод

Все авторы, исследовавшие клеточный состав плоских червей, описывали мелкие, малодифференцированные клетки, называя их “зародышевыми” (*germinative* – по: [Wisniewski, 1930]) или “стволовыми” (*stem* – по: [Prenant, 1922]). Мы склонны придерживаться термина *стволовые*, или *камбиальные*, клетки. Считается, что камбиальные клетки – единственный источник для всех специализированных элементов паразитов. Обычно камбиальные клетки характеризуются небольшими размерами, базофильной цитоплазмой и высоким значением ядерно-плазменного отношения. У цестод они приурочены в основном к слою продольно-кольцевой мускулатуры. Отдельные скопления отмечены вблизи основных нервных стволов, одиночные клетки можно обнаружить по всему пространству кортикальной и медуллярной паренхимы [Bonsdorff et al., 1971; Gustafsson, 1990].

Использование метода тимидиновой автордиографии позволило определить некоторые параметры кинетики обновления

популяции камбиальных клеток. У плероцеркоидов рода *Diphyllbothrium* непосредственно после однократного введения меченого предшественника ДНК зерна серебра были локализованы только над ядрами малодифференцированных клеток, причем распределение меченых клеток повторяло картину, характерную для размещения базофильных камбиальных элементов [Wikgren, Gustafsson, 1971; Gustafsson, 1976c]. В покровах и нервных стволах меченые клетки отсутствовали. После культивирования плероцеркоидов *in vivo* и *in vitro* в растворе, не содержащем меченого предшественника, в течение двух-трех суток зерна серебра появлялись над ядрами паренхимных и мышечных клеток [Gustafsson, 1976c]; внутри основных нервных стволов [Gustafsson, 1976a] и в покровах [Wikgren, Knuts, 1970], у взрослых червей меченые клетки агрегировались в первичные половые зачатки [Wikgren et al., 1971], что недвусмысленно свидетельствует о постоянной миграции малодифференцированных клеток и об их участии в морфогенетических и процессах возобновления.

У плероцеркоида *D. dendriticum* на основании автордиографических данных были подсчитаны параметры клеточного цикла. При температуре 39 °C продолжительность среднего генерационного времени (T) составила 19 ч, пресинтетическая (G_1) и постсинтетическая фазы (G_2) оказались равными соответственно 6 и 3 ч, продолжительность фазы синтеза (S) достигала 10 ч, а митоз (M) протекал в течение 10–20 мин [Wikgren, Gustafsson, 1967].

Многократное введение ^3H -тимидина создает условия, при которых меченый предшественник ДНК находится в среде в течение всего периода инкубации паразитов, следовательно, в результате вступления в фазу синтеза (S) фракция меченых малодифференцированных клеток будет возрастать до тех пор, пока все элементы, способные синтезировать ДНК, не окажутся мечеными. Это позволяет вычислить величину пролиферативного пула (N_p). Он составил 32% популяции всех клеточных элементов в средней части плероцеркоида *Diphyllbothrium dendriticum* [Bonsdorff et al., 1971; Wikgren, Gustafsson, 1971] и 71% – у плероцеркоида *Triaenophorus nodulosus* [Gustafsson, 1973]. В стенке матки половозрелого *T. nodulosus* этот показатель достигает 44,2%, а в семенниках и желточниках – 15,5 и 33,7% соответственно [Корнева, Давыдов, 1995].

Число зерен, приходящихся на одну клетку, с течением времени уменьшается в результате клеточного деления. На разных сроках фиксации материала после импульсного мечения происходит “разбавление” метки, на основании которого можно вычислить среднее генерационное время (T), т.е. время, за которое

клетка полностью проходит митотический цикл. Для различных отделов половой системы *T. nodulosus* генерационное время, или продолжительность митотического цикла, оказалось различным: в семенниках – 76 ч, в желточниках – 43, в матке – 80,6, в яичнике – 66,9 ч. Для малодифференцированных клеток, локализованных в слое продольной мускулатуры, продолжительность митотического цикла составила 59,5 ч, а в тегументальном слое – 56,9 ч [Корнева, Давыдов, 1995]. Таким образом, оказалось, что малодифференцированные клетки, формирующие различные участки половой системы и другие системы организма *T. nodulosus*, имеют различные характеристики клеточного цикла, являющиеся важными показателями пролиферативной активности. Продолжительность митотического цикла при 39 °C у малодифференцированных клеток плероцеркоидов дифиллоботриид составила от 18 до 43 ч [Wikgren, Gustafsson, 1967], а у *Hymenolepis diminuta* – 8,5 ч при 37 °C [Bolla, Roberts, 1971], что обусловлено, по-видимому, не только влиянием температуры на продолжительность митотического цикла, но и видоспецифичностью паразитов.

На плероцеркоидах *Diphyllbothrium latum* было подсчитано количество митотически делящихся клеток и определен митотический индекс (МИ) камбиальных элементов, который оказался равным $0,31 \pm 0,06\%$ при 37 °C [Wikgren, 1964]. У плероцеркоида *D. osmeri* в аналогичных экспериментах МИ после воздействия колхицином при температуре 38 °C составил $6,8 \pm 0,5\%$ [Wikgren, 1966]. На величину МИ малодифференцированных клеток оказывают влияние многочисленные факторы. Так, при культивировании плероцеркоида *D. osmeri* в растворе колхицина при 10 °C МИ достигал 0,11%, а при 20 °C – 0,37% [Wikgren, 1966]. МИ также зависит от питания хозяина и, по-видимому, от времени суток [Wikgren et al., 1971]. У плероцеркоида *D. dendriticum* максимальный МИ, равный 1,7%, отмечен в 2 ч ночи, а минимальный 0,6% – в 14 ч дня. При голодании хозяина МИ оказывался минимальным – 0,2% [Gustafsson, 1990].

Процессы дифференцировки и размножения клеток у многоклеточных организмов могут вступать в конкурентные, а чаще антагонистические, отношения. Одним из способов увеличения количества клеток является создание постоянного запаса малодифференцированных пролиферирующих элементов, который обеспечивает непрерывное вступление новых клеток на путь дифференцировки [Заварзин, 1985]. Для половозрелых ленточных червей зоной активного гистогенеза является шейная область, называемая “зоной роста”. Здесь расположено самое зна-

чительное скопление малодифференцированных базофильных клеток и наблюдается самая высокая митотическая активность. По мере удаления от сколекса количество малодифференцированных клеток, митотическая активность и плотность расположения клеточных ядер уменьшаются за счет увеличения количества "паренхимных" клеток, а также за счет развития репродуктивной системы [Wikgren et al., 1971; Gustafsson, 1990]. У *Tri-aenophorus nodulosus* на III и IV стадиях половозрелости, по классификации Б.И. Купермана [1973], т.е. с полностью развитыми половыми комплексами и на стадии яйцепродукции соответственно, в сколексе и в передних отделах стробилы, не содержащих половых зачатков, диффузно расположенные малодифференцированные клетки в опытах по насыщению не содержат метки, т.е. находятся вне митотического цикла. По мере удаления от сколекса в кортикальной и медуллярной паренхиме паразита появляются скопления малодифференцированных клеток, которые затем формируют зачатки половой системы. На этом уровне стробилы начинают встречаться единичные меченые клетки, локализующиеся среди скоплений не меченых малодифференцированных клеток. В следующих проглоттидах гистогенез половой системы паразита сопровождается увеличением количества меченых клеток и концентрацией их в половые зачатки. Наибольшая интенсивность мечения характерна для желточников, семенников и стенки матки. Кроме того, меченые малодифференцированные клетки наблюдались в стенках семяпровода, в яичнике, отдельно лежащими в кортикальной и медуллярной паренхиме, а также среди пучков продольно-кольцевой мускулатуры и в области тегумента [Корнева, Давыдов, 1995]. В литературе сложилось устоявшееся мнение, что шейка цестод является "зоной роста" [Gustafsson, 1990]. Нам представляется, что у червей с активно функционирующим половым аппаратом "зона роста" превращается в "депо" камбиальных клеток, у которых, вероятно, происходит значительное увеличение продолжительности пресинтетического периода (G_1). Эти клетки выключены из цикла и сохраняются в качестве своеобразного пролиферативного резерва (например, на случай дестробилизации). В члениках, где происходит формирование первичных половых зачатков, у камбиальных клеток укорачивается фаза G_1 , и в фазе синтеза (S) они начинают поглощать ^3H -тимидин, благодаря чему часть малодифференцированных клеток на этой стадии становится меченой.

У *Diphyllbothrium dendriticum* формирование первичных половых зачатков в медуллярной паренхиме шейной области, а впоследствии всей репродуктивной системы происходит путем

агрегирования недифференцированных клеток [Wikgren et al., 1971; Gustafsson, 1990]. На самых ранних стадиях формирования в компактных половых зачатках все клетки оказываются мечеными ^3H -тимидином, рост идет частично за счет миграции недифференцированных клеток из окружающей паренхимы, частично в результате митотического деления *in situ* [Wikgren et al., 1971]. Позднее процесс роста усложняется, зачатки, достигшие среднего размера, в своей центральной части состоят из плотно упакованных дифференцированных клеток, не способных к митозу, тогда как клетки, расположенные по периферии, активно делятся и включают ^3H -тимидин. Значения митотического индекса в половых зачатках и окружающей паренхиме оказались практически одинаковыми, из чего был сделан вывод, что рост половых зачатков происходит без увеличения митотической активности малодифференцированных клеток [Wikgren et al., 1971].

Сформированные циррус и вагина у *Triaenophorus nodulosus* в эксперименте по насыщению не мечаются ^3H -тимидином. Как оказалось, в процессе морфогенеза формирование стенки данных структур протекает в два этапа. На первом этапе стенки копулятивных органов *T. nodulosus* выстланы уплощенным синцитиальным эпителием, содержащим в толще активно функционирующие ядра. Затем ядра, окруженные тонким слоем цитоплазмы, выпячиваются в полость протока, отшнуровываются и элиминируются. В результате у полностью сформированных копулятивных структур эпителий образован безъядерным синцитиальным слоем [Корнева, 2003], в результате чего меченый предшественник ДНК – ^3H -тимидин – не может вступать в процессы синтеза и зерна серебра над циррусом и вагиной на препаратах отсутствуют.

Обобщив данные, накопленные в экспериментальных работах на цестодах, Густафссон предложила схему дифференцировки “зародышевых” клеток, в которой рассматривает единую недифференцированную клетку как предшественника всех специализированных элементов, дифференцирующихся в восьми направлениях: два типа нервных клеток; паренхимные клетки; тегументальные клетки; клетки продольной мускулатуры; клетки поперечной мускулатуры; дорсовентральные мышечные клетки; клетки, формирующие половые зачатки [Gustafsson, 1990].

Поэтапно формирование половой системы у цестод на светоптическом уровне было рассмотрено у представителей родов *Hymenolepididae* и *Dioecocestidae* [Sulgostowska, 1972; 1974; 1980a, b]. Однако автор придерживается иной точки зрения на

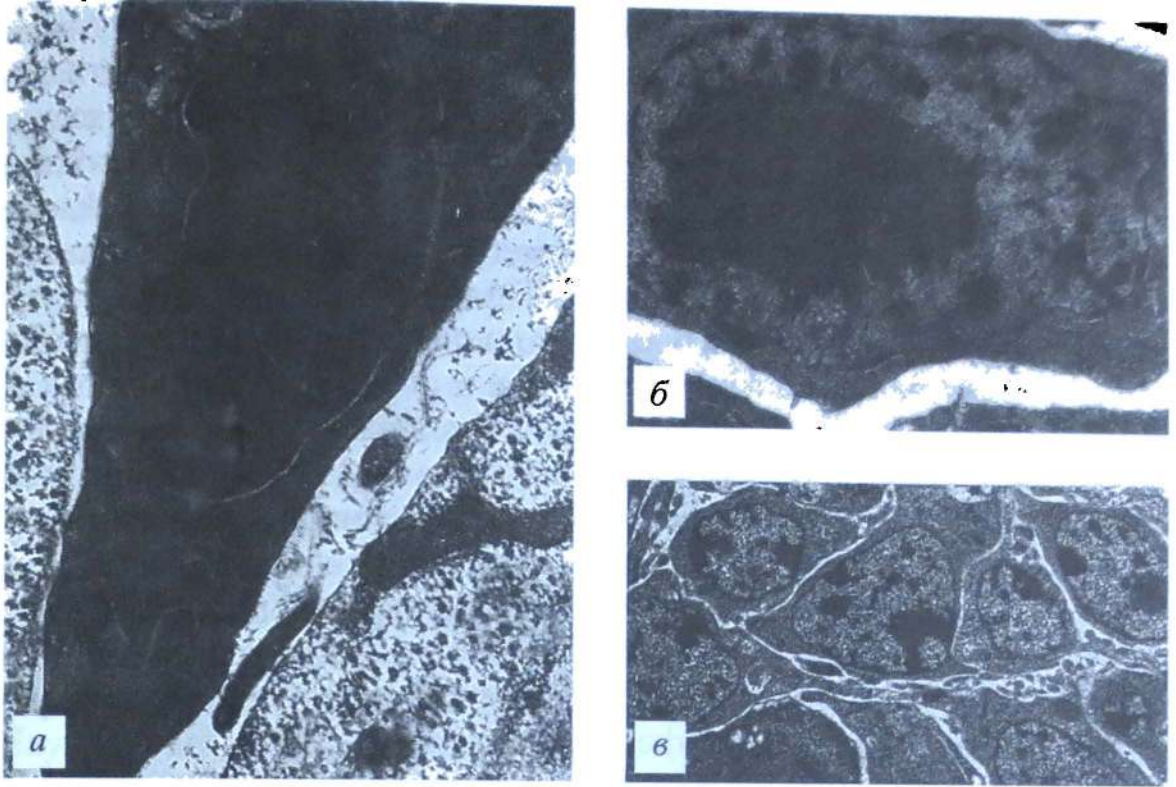


Рис. 29. Камбиальные элементы цестод

a – стволовая клетка из шейной области взрослого паразита *Triaenophorus nodulosus*; *б, в* – клетки, вступившие на путь дифференцировки

проблему единого камбиального элемента, малодифференцированные клетки половых зачатков она относит к трем различным типам: зародышевые, зародышево-соматические и соматические. Исследования ^3H -тимидином не проводились, а клеточные типы выделялись на основе светооптического изучения морфологических особенностей (в том числе по величине ядерно-плазменных отношений) и по размерным признакам.

У *T. nodulosus* при электронно-микроскопическом исследовании камбиальных элементов были выявлены две отчетливо различающиеся популяции [Корнева, Давыдов, 1995], первая из которых характеризуется высокими показателями ядерно-плазменных отношений и повышенной электронной плотностью как цитоплазмы, так и ядра, в цитоплазме из клеточных органоидов присутствуют только митохондрии и отдельные профили эндоплазматического ретикулума (рис. 29, *a*). Для второй популяции также характерны высокие значения ядерно-плазменных отношений, цитоплазма средней электронной плотности содержит мелкие митохондрии, слабо развитые цистерны аппарата Гольджи и шероховатого эндоплазматического ретикулума. Гетеро- и эухроматин в ядре отчетливо различаются по своей электронной плотности (рис. 29, *б, в*).

Принимая во внимание ультраструктурные различия малодифференцированных клеток и разную продолжительность митотического цикла в различных отделах репродуктивной системы, можно предположить, что мы имеем дело не с однородной популяцией камбиальных клеток, а с рядом субпопуляций, для каждой из которых характерны свои параметры митотического цикла и особенности кинетики. Темные электронно-плотные камбиальные клетки, часто встречающиеся в шейке и начальных отделах стробилы, но отсутствующие в половозрелых члениках, по-видимому, стволовые клетки, которые находятся в состоянии покоя в затянутой пресинтетической фазе (G_1) или вне митотического цикла в фазе G_0 . Малодифференцированные клетки второго типа соответствуют полустволовым элементам, активно пролиферирующим и вступившим на путь дифференцировки. Они также относятся к камбиальным элементам, но пролиферируют с большей скоростью и имеют ограниченные потенции к репродукции и к различным дифференцировкам.

4.2. Камбиальные клетки турбеллярий

Из плоских червей наиболее подробно стволовые клетки изучены у свободноживущих турбеллярий, которые являются чрезвычайно удобным объектом. Исследования начались, когда при изучении процесса регенерации у планарий было обнаружено, что мелкие базофильные клетки с высокими ядерно-плазменными отношениями образуют регенерационную бластему, из которой формируется утраченная часть тела (подробнее см. обзор: [Bronsted, 1969]). Такие клетки, названные необластами, рассматриваются современными исследователями как несколько субпопуляций, различающихся по продолжительности клеточного цикла [Saló, Baguna, 1984; Palmberg, 1990; Ladurner et al., 2000], но принадлежащих единой популяции стволовых элементов [Baguna et al., 1989; Peter et al., 2004; и др.].

На основании ультраструктурного исследования ядерной и цитоплазматической организации малодифференцированных клеток во время постэмбрионального развития у турбеллярий было выявлено три различных типа необластов, которые авторы рассматривают как стадии дифференциации [Rieger et al., 1999]. I и II стадии развития необластов характеризуются узким ободком цитоплазмы, в которой из органоидов наблюдаются только свободные рибосомы и рассеяны немногочисленные мелкие митохондрии, что характерно и для “классического” необласта пла-

нарий, описанного многочисленными авторами [Morita et al., 1969; Pedersen, 1972; Gremigni, 1988]. На I стадии гетерохроматин в ядре располагается характерными изолированными глыбками, в результате чего ядро на данной стадии напоминает шахматную доску; ядерная оболочка развита слабо и на значительном протяжении может быть не выражена. На стадии II гетерохроматин формирует скопления, связанные друг с другом; ядерная оболочка по сравнению с дифференцированными клетками “не бросается в глаза”. III стадия развития необластов характеризуется хорошо развитой ядерной оболочкой, к которой прикрепляются продолговатые гетерохроматиновые пряди; в цитоплазме клетки появляются шероховатый эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи, свидетельствуя о вступлении клетки в процесс дифференциации [Rieger et al., 1999]. Согласно взглядам многих исследователей, характерной чертой необласта является присутствие в ядерной цитоплазме “хроматоидных тел” [Morita, Best, 1974; Hay, Coward, 1975], которые состоят из РНК, своим появлением они обязаны экспрессии специфических *vasa*-генов и исчезают по мере дифференцировки клеток [Morita, Best, 1974; Shibata et al., 1999]. Существуют подразделения необластов на стадии по количеству центриолей или их отсутствию [Palmberg, 1990]. Центрифугирование изолированных необластов в градиенте плотности свидетельствует о наличии у *Schmidtea polychroa* четырех различных субпопуляций этих клеток [Schurmann et al., 1998]. В современных исследованиях для выявления необластов на различных стадиях клеточного цикла, кроме описания ультраструктурных особенностей, используются иммуноцитохимические маркеры. Включение в ядра клеток аналога тимидина – 5'-бромо-2'-диоксиуридина (BrdU) – позволяет обнаружить локализацию необластов, находящихся в фазе синтеза ДНК, а антитела к фосфорилированному гистону H3 позволяют обнаружить митотически делящиеся клетки, для подсчета общего количества которых животных мацерируют [Gschwentner et al., 2001]. Сопоставление ультраструктурных и иммуноцитохимических данных позволяет предположить, что выявление двух различных типов необластов, находящихся в состоянии синтеза ДНК, связано с тем, что ультраструктурные особенности отражают репликацию различных частей хроматина во время более ранней и поздней S-фазы [Gschwentner et al., 2001]. Поскольку все соматические или полностью дифференцированные клетки используют только часть своего генома и могут инактивировать определенную часть хроматина, по мнению некоторых исследователей, количество и локализация гетерохроматина отражают стадию дифференциации

и позволяют судить о будущей судьбе клетки (Wolffe, 1998, цит. по: [Gschwentner et al., 2001]).

Локализация необластов у разных видов турбеллярий приурочена к различным отделам тела. У планарий наблюдается уменьшение плотности необластов от центральных к более передним и задним областям [Bronsted, 1969]. У *Macrostomum* sp. необласты располагаются вблизи латеральных нервных стволов [Ladurner et al., 2000], тогда как у *Convolutriloba longifissura*, *Convoluta convoluta* и *Oxyposthia praedator* стволовые клетки равномерно распределены по всему телу [Drobysheva, 1986; Gschwentner et al., 2001]. У *Macrostomum hystricinum marinum* были выявлены две популяции необластов, одна из которых расположена в гастродермисе, а другая в “мезодермальной ткани” [Rieger et al., 1999]. Равномерное распределение необластов без каких-либо явно выраженных “зон роста”, причем как в гастродермальной области, так и среди мезенхимных клеток, характерно для *Dugesia tahitiensis* [Peter et al., 2004]. Авторы объясняют это способностью данной турбеллярии размножаться поперечным делением.

У *Macrostomum* sp. впервые для плоских червей было убедительно доказано наличие апоптоза или запрограммированного клеточного самоубийства [Nimeth et al., 2002].

4.3. Общие особенности и скрытые отличия стволовых клеток у плоских червей

Среди всех представителей животного царства стволовые элементы Platyhelminthes уникальны по своим свойствам, поскольку являются единым источником, поставляющим клетки для роста и возобновления тканей, а у турбеллярий также для регенерации [Ehlers, 1985; Palmberg, 1990; Rieger et al., 1999].

К сожалению, специальные исследования малодифференцированных клеток у моногеней и трематод на ультраструктурном уровне отсутствуют, как и исследования кинетики клеточных популяций и параметров митотического цикла. Провести наиболее адекватные сравнения и выявить общие закономерности и коренные различия оказалось возможным только для камбиальных элементов цестод и турбеллярий. Если сравнить ультраструктурные особенности, описанные ранее для различных типов необластов по классификации Ригера [Rieger et al., 1999], то малодифференцированные клетки второго типа, обнаруженные у *Triaeno-*

phorus nodulosus, весьма сходны с типичными необластами, вступившими на путь дифференцировки. Как для цестод, так и для турбеллярий характерно диффузное распределение камбиальных элементов, т.е. отсутствие локализованных камбиальных зон [Gustafsson, 1990; Ladurner et al., 2000; и др.]. Экспериментально показано, что камбиальные клетки цестод и турбеллярий способны дифференцироваться в любые специализированные элементы [Baguna et al., 1989; Gustafsson, 1990; Корнева, 2001; и др.]. Установлено, что у представителей обоих таксонов популяция камбиальных элементов состоит из нескольких субпопуляций, которые различаются между собой параметрами митотического цикла и ультраструктурными особенностями [Корнева, Давыдов, 1995; Ladurner et al., 2000; и др.].

Однако между камбиальными элементами цестод и турбеллярий существуют несомненные различия. Серией великолепных экспериментов, проведенных на планариях, было доказано, что их камбиальные элементы тотипотентны [Baguna et al., 1989]. Так, фракции меченых необластов и дифференцированных клеток вводили в летально облученных животных, после чего планарии в первом случае выживали и восстанавливали регенерационные способности, а во втором – погибали. В другой серии экспериментов облученной расе *Schmidtea mediterranea*, размножающейся бесполом путем, вводили фракцию необластов из животных другой расы, размножающейся половым путем. В результате у прежде бесполой червей развивались половые комплексы, они спаривались и откладывали коконы. В обратном эксперименте животные, прежде размножавшиеся половым путем, после облучения и введения необластов из противоположной расы начинали размножаться делением [Baguna et al., 1989]. В исследованиях способности планарий к процессам регенерации было показано, что поперечный кусочек, равный 1/279 части тела, способен регенерировать в полноценное животное [Bronsted, 1969]. Эти данные неоспоримо свидетельствуют о том, что если не вся популяция необластов, то хотя бы одна из ее субпопуляций тотипотентны, т.е. способны дифференцироваться в любую из клеток взрослого организма. Для цестод мы скорее можем говорить о плюрипотентности камбиальных элементов, т.е. о их способности дифференцироваться в нескольких различных направлениях. Иные выводы делать на основе существующих фактов представляется преждевременным.

Чрезвычайно интересен факт обнаружения у турбеллярий процесса апоптоза, или запрограммированного клеточного самоубийства, тремя различными методиками, в том числе картины

апоптозного изменения клеток зафиксированы с использованием трансмиссионной электронной микроскопии [Nimeth et al., 2002]. Среди беспозвоночных генетические аспекты апоптоза были показаны на Hydra [Cikala et al., 1999], *Caenorhabditis elegans* [Fraser, 1999] и на Drosophila [Bangs, White, 2000] (цит. по: [Nimeth et al., 2002]). Во время формирования вторичной выделительной системы у процеркоида *Triaenophorus nodulosus* также наблюдались характерные апоптозные тела, содержащие цистерны эндоплазматического ретикулума и формирующиеся в процессе гибели клеток. По-видимому, апоптоз является необходимым инструментом в морфогенетических процессах с достаточно ранних этапов эволюции.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОРФОГЕНЕЗОВ И ОСОБЕННОСТИ ЦИТОДИФФЕРЕНЦИРОВКИ У ЦЕСТОД

Активное изучение развития цестодных личинок пришлось на середину двадцатого века, когда на светооптическом уровне было подробно описано их эмбриональное [Rybicka, 1966] и постэмбриональное развитие [Voge, 1967], а также показано, что процессы закладки и формирования различных специализированных систем происходят одновременно двумя способами: во-первых, на основе митотических делений и, во-вторых, за счет миграции малодифференцированных клеток из окружающей паренхимы [Wikgren, Knuts, 1970; Wikgren et al., 1971; Gustafsson, 1976b]. Была установлена возможность дифференцировки всех специализированных клеток (тегументальных; двух разновидностей нервных элементов; паренхимных; продольных, поперечных и кольцевых мышечных клеток; клеток, формирующих первичные половые зачатки) из единого камбиального элемента [Gustafsson, 1990]. Изучение метаморфоза на светооптическом уровне позволило авторам утверждать, что на стадии процеркоида провизорные структуры дегенерируют и происходит развитие личинки иной организации [Ogren, 1961; 1962; 1968; Freeman, 1973]; а параллельно изменяется метаболический градиент [Stunkard, 1962], что, очевидно, отражает переход свободноживущего организма (корацидия) к паразитизму, т.е. с эндогенных запасов процеркоид переключается на питание за счет организма хозяина.

Ультраструктурные исследования подтвердили, что при переходе свободноплавающей личинки к паразитическому образу жизни в первом промежуточном хозяине происходит метаморфоз, затрагивающий практически все первичные системы личинки (покровы, мышечную, выделительную и железистую) [Корнева, 1998]. Мышцы, управляющие движением крючьев, редуцируются, слой кольцевых мышц формируется *de novo* [Корнева, 2004]. Железы проникновения на заднем конце личинки дегенерируют и возникают заново в средней части, причем происходит переориентация таким образом, что их протоки открываются у процеркоида на переднем конце тела [Давыдов, Корнева, 1997], формируется разветвленная вторичная экскреторная система [Korneva et al., 1998]. Перестройка организации у процеркоида

Triacnophorus nodulosus осуществляется за считанные дни, полностью завершаясь к 21-му дню после заражения хозяина, для чего активно используются энергетические ресурсы последнего. Нервная система – единственная система процеркоида, которая в процессе метаморфоза не только не подвергается процессам аутолиза, но активно формируется на основе нескольких отдельно лежащих нервных клеток, образуя у инвазионного процеркоида два церебральных ганглия, соединенных центральной комиссурой, и два главных нервных ствола, в состав которых входят нейросекреторные клетки. Ранее сигнальные молекулы рассматривались только в качестве средств связи между нейронами, однако сейчас установлено, что действие нейроактивных субстанций распространяется не только на короткое или долговременное изменение возбудимости клетки, но и на клеточный метаболизм, процессы деления клетки и генную экспрессию [Halton, Gustafsson, 1996]. Очевидно, поэтому в процессе метаморфоза у процеркоида *T. nodulosus* наблюдается корреляция между активным развитием главных латеральных нервных стволов, началом активного синтеза нейросекреторных гранул, формированием синапсов, с одной стороны, и активным делением малодифференцированных клеток и морфогенезом всех систем, с другой. Процессы перестройки, аутолиза первичных систем и формирование вторичных систем процеркоида происходят под контролем активно развивающейся нервной системы.

Необходимо упомянуть об еще одной закономерности, проявляющейся во время морфогенеза большинства специализированных систем процеркоида *T. nodulosus*: процессы формирования протекают не одновременно, а распространяются от переднего к заднему концу личинки. Эта закономерность наблюдается во время сдвигания наружного цитоплазматического слоя покрова и замены его дефинитивным тегументом; характерна для формирования вторичной экскреторной системы и проявляется в процессе развития главных нервных стволов. Можно предположить, что существует корреляция между развитием нервной системы и протеканием других морфогенетических процессов в различных отделах тела, т.е. дифференцировка нейронов, синтез нейросекреторных субстанций и формирование синапсов, протекающие в направлении от переднего к заднему концу тела процеркоида, обуславливают распространение морфогенетических процессов в том же направлении.

Изучению морфогенетических изменений, претерпеваемых личинками трематод, уделено значительно больше внимания. Закономерность, отмеченная нами для *T. nodulosus* в распростра-

нении формообразовательных процессов, например, описана у трематод в морфогенезе пищеварительной системы церкарии, зачаток которой имеет вид клеточного тяжа, нарастающего от переднего полюса к заднему [Галактионов, Добровольский, 1987]. В целом, обширные сравнительно-морфологические исследования трематод позволили выявить зависимость глубины морфогенетических перестроек личинки от характера взаимоотношений в системе паразит-хозяин, а именно метацеркария-второй промежуточный хозяин, поскольку морфогенетические преобразования требуют существенных энергетических затрат, в данном случае получаемых личинкой из организма хозяина [Галактионов, Добровольский, 1998]. При инцистировании личинок во внешней среде морфогенетические изменения не очень велики, поскольку при отсутствии экзогенных источников энергии ограничиваются накопленными церкарией запасами гликогена. При появлении в жизненном цикле второго промежуточного хозяина в процессе развития метацеркарии появляются схемы, которые протекают по типу "достройки", когда черты организации, свойственные половозрелым маритам, формируются последовательно, этап за этапом. Углубление взаимоотношений в системе паразит-хозяин делает возможным осуществление все более значимых морфогенетических перестроек, поэтому другой тип развития, свойственный высшим трематодам (например, *Strigeidida*), получил название метаморфоза. И хотя, по современным данным, представления о "катастрофическом" характере метаморфоза метацеркарий стригейдид подтвердились лишь частично, на начальных этапах их развития, так же как у цестод, преобладают дегенерационные процессы, а затем на основе активного деления малодифференцированных клеток происходит формирование вторичной выделительной системы, интенсифицируется синтетическая деятельность паренхимных клеток, образуются *de novo* мускулатура присосок и мощный железистый аппарат, формируются зачатки некоторых органов [Галактионов, Добровольский, 1998]. Таким образом, различия в развитии метацеркарий представителей разных таксонов (развитие путем "достройки", либо "метаморфоза") отражают разную направленность морфологической эволюции этих сосальщиков: когда отдельные представители отряда *Plagiorchiida* достигают стадии морфологической зрелости в первом или втором промежуточном хозяине, а представителям отряда *Strigeidida* для начала яйцепродукции, как правило, требуется продолжительное развитие в организме окончательного хозяина. Поэтому предполагается, что появление метаморфоза у стригейдид связано с необходимостью преодоления

колоссального расстояния, которое отделяет морфофункциональную организацию церкарий от марит [Галактионов, Добровольский, 1998]. Что касается цестод, то для каких-либо обобщающих выводов мы располагаем слишком фрагментарными данными, однако можно предположить, что наличие метаморфоза в жизненном цикле цестод обусловлено какими-то иными причинами по сравнению с трематодами.

Морфогенетические процессы, активно протекающие у цестод на стадии процеркоида, имеют общие закономерности, которые проявляются у представителей различных семейств и прослеживаются в процессе формирования различных систем.

На ранних этапах развития процеркоидов у псевдофиллидных (*Triaenophorus nodulosus*) [Davydov et al., 1995] и кариофиллидных цестод (*Archigetes sieboldi*, *Caryophyllaeus laticeps*, *Khawia armeniaca* и *K. sinensis*) [Поддубная, 1995] происходит последовательная смена покровов. Первичные покровы процеркоидов в первую очередь специализированы как секреторные образования и осуществляют выведение секрета в ответ на иммунную атаку хозяев. После завершения его узкоспециализированной деятельности, связанной с защитой онкосфер, наружный синцитиальный пласт с образующими его первичными покровными клетками дегенерирует. Дальнейшие морфогенетические преобразования покровов вызваны необходимостью смены их доминирующей функции с защитной на абсорбционно-трофическую. При этом происходит активная миграция из нижележащей паренхимы малодифференцированных клеток, встраивающихся в тегументальный синцитий и полностью обновляющих его, в результате чего формируются дефинитивные (вторичные) покровы (см. раздел 2.1). Кроме приведенных примеров существуют доказательства типичности катаболических процессов при дифференцировке покровов для представителей филогенетически близкой к цестодам группы Amphilinidae, в частности *Amphilina foliacea* [Davydov, Kupertman, 1993]. В базальных участках покровов амфилин как в процессе морфогенеза червей, так и у половозрелых особей наблюдается интенсивная аутофагия цитонов, связанная с постоянным обновлением структур покровного синцития, что обусловлено интенсивной секреторной деятельностью покровов, направленной на защиту от воздействия организма хозяина [Porova, Davydov, 1988].

При изучении цитодифференцировки экскреторной системы у *Triaenophorus nodulosus* было показано, что вторичные выделительные каналы образуются интрацеллюлярно на основе клеточных тяжей, где появление внутриклеточных полостей обусло-

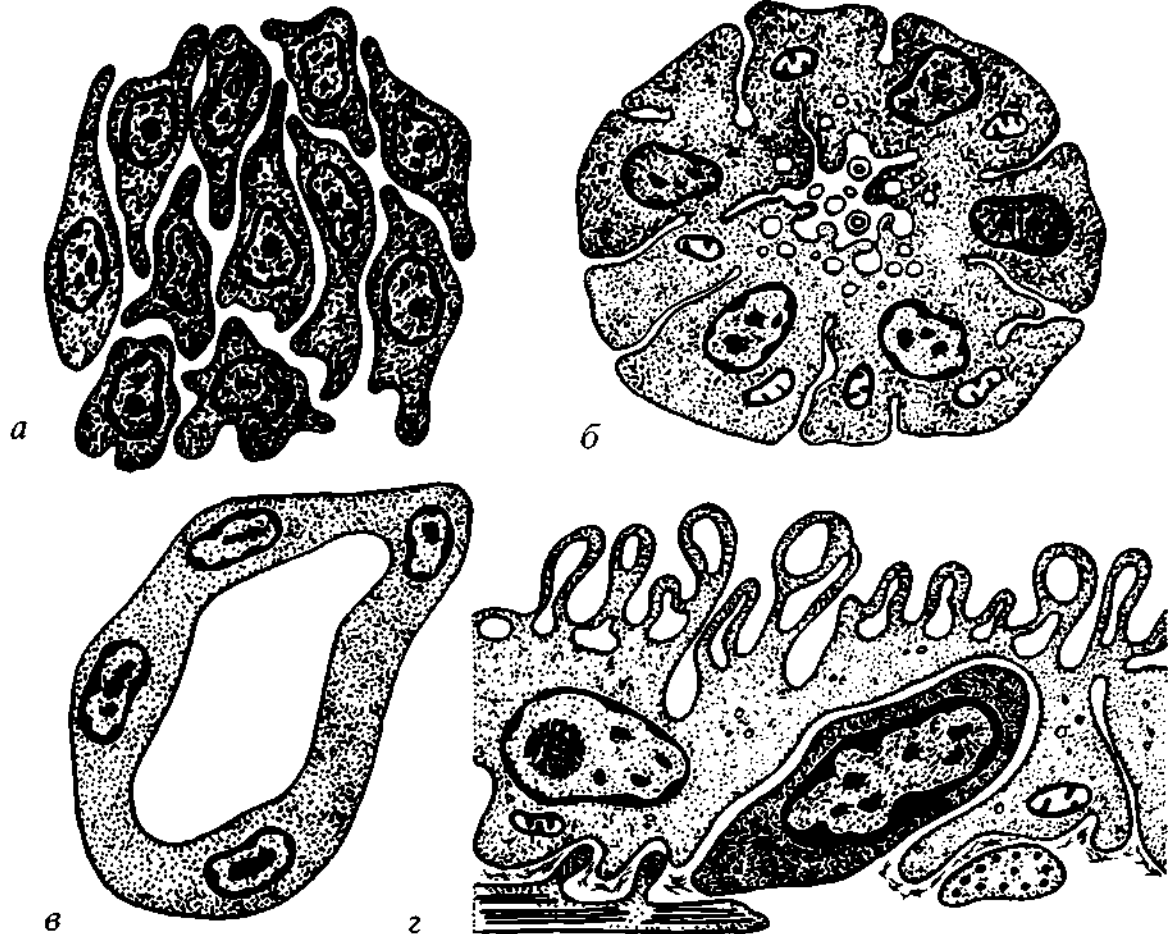


Рис. 30. Морфогенез матки у *Nippotaenia mogurndae* (по: [Davydov, Korneva, 2000])

a – агрегат малодифференцированных клеток; *б* – аутофагическое формирование полости в центре клеточного тяжа; *в* – синцитиальная стенка матки; *г* – слияние со стенкой матки малодифференцированных клеток

влено процессами аутофагии [Korneva et al., 1998]. Клетки, в цитоплазме которых проходят каналы, постепенно подвергаются полному автолизу, оставляя после себя расширенные межклеточные пространства, ограниченные перикарионами других клеточных элементов или их отростками. В дальнейшем в такие пространства из окружающей паренхимы осуществляется миграция камбиальных клеток, которые формируют эпителиальные стенки вторичной протонефридиальной системы (см. раздел 2.6). Сходные принципы формирования зачатков и этапы эпителизации их стенок характерны для завершающих стадий морфогенеза цестод, в особенности при дифференцировке репродуктивной системы (половые протоки, эпителий матки) (рис. 30, *a–г*) [Давыдов, Колесникова, 1992; Давыдов и др., 1994; Davydov, Korneva, 2000; Корнева, 2003; и др.]. Формирование половой системы начинается с образования агрегатов малодифференцированных клеток, которые впоследствии сливаются и образуют симпласти-

ческие тяжи – зачатки будущих половых протоков. Образование полостей большинства половых протоков происходит аутолитическим способом, при котором резорбируется центральная часть симпласта и формируются как эпителиальные стенки, так и полость полового протока, либо просветы в центре зачатка образуются в результате расхождения клеток. Дифференцировка специализированных микроструктур на внутренних поверхностях половых протоков (таких, как реснички желточных канальцев, микроворсинки оотипа, микротрихии вагины) происходит по мере обособления данных поверхностей, т.е. одновременно с процессами автолиза центральной части полового тяжа.

Описанные нами способы образования полостей в тяжах малодифференцированных клеток, приводящие к формированию эпителиальных протоков, наблюдаются также в других таксонах паразитических плоских червей. В пищеварительной системе трематод появление просветов связано либо с вакуолизацией центральной части клеток и/или синцитиального тяжа, после чего центральная полость образуется в результате слияния вакуолей и частичного разрушения плазматических мембран между соседними клетками; либо с появлением на поверхности клеток инвагинаций, которые увеличиваются в размерах, сливаются и образуют общий просвет [Галактионов, Добровольский, 1998]. У микрофаллид наблюдается особый способ морфогенеза, не описанный для цестод, когда в формировании просвета передней кишки играют роль глубокие инвагинации плазматической мембраны тегумента. Они внедряются в центральную часть синцитиального тяжа и разбивают ее на систему щелевидных полостей, в результате общая полость появляется путем разрушения перегородок между щелевидными полостями и слияния вакуолей, образующихся в цитоплазме зачатка пищеварительной системы [Галактионов, Малкова, 1993, цит. по: Галактионов, Добровольский, 1998].

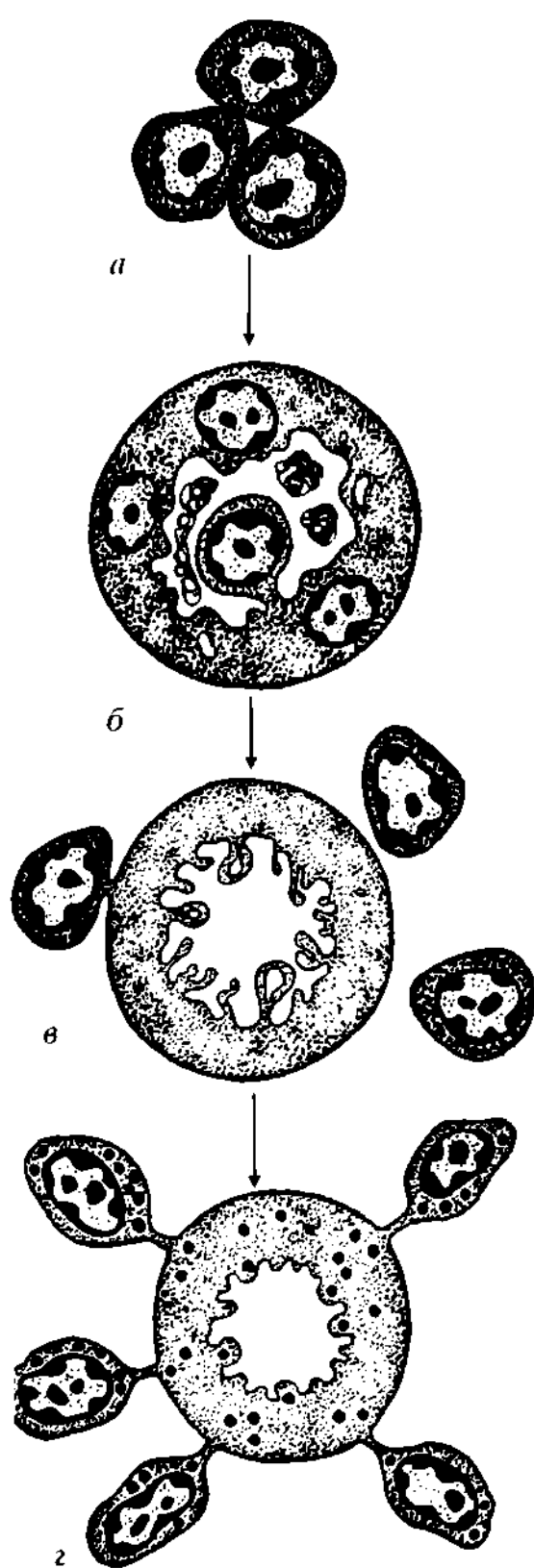
Таким образом, в процессе формирования у цестод дефинитивных систем (покровы, выделительная и половая системы) мы наблюдаем частичную аутофагию или полный автолиз первичных структур и последующую замену их на вторичные за счет пула малодифференцированных элементов [Корнева и др., 1999]. Гетерогенность камбиальных элементов, обнаруженная у цестод на светооптическом уровне [Sulghostovska, 1972; 1974; 1980a, b], подтверждена при автордиографическом изучении процесса дифференцировки половых протоков у *Triaenophorus nodulosus* [Корнева, Давыдов, 1995], когда было установлено существование нескольких различных субпопуляций камбиальных элемен-

тов с собственными параметрами митотического цикла. В пользу гетерогенности элементов полового зачатка свидетельствуют процессы дифференцировки маточной стенки *Caryophyllaeus laticeps* (рис. 31, а–г). Первая клеточная генерация (которая впоследствии полностью элиминируется) ответственна за формирование эпителия репродуктивных органов и протоков, но не обладает способностью к секреции. Необходимость появления железистой активности у среднего отдела матки обуславливает внедрение в синцитиальную стенку второй популяции малодифференцированных клеток, которая обладает потенцией к железистой цитодифференцировке. Можно предположить существование сходной закономерности при метаморфозе процеркоидов, когда покровы в наружном синцитиальном слое содержат гранулы секрета и несут на поверхности микроворсинки, а после выведения секреторного материала, по мере роста личинки в длину, происходят переориентация потребностей и смена первичных покровов [Davydov et al., 1995; Поддубная, 1995; Корнева, Поддубная, 1999]. В данном случае встраивание в тегументальный синцитий малодифференцированных клеток, принадлежащих, по-видимому, к другой субпопуляции, приводит к обновлению покровного синцития и смене поверхностных микроструктур на более длинные микроворсинки, а впоследствии на трофические микротрихии.

Способ цитодифференцировки, обнаруженный нами у цестод и характеризующийся, во-первых, формированием зачаточных структур на основе камбиальных клеток, не только не имеющих приуроченности к определенной системе, но даже четкой локализации в организме, во-вторых, аутофагией первой детерминированной клеточной популяции, участвующей в морфогенезе, а впоследствии сменой ее на другую, обладающую иными потенциями, можно отнести к примитивному [Корнева и др., 1999]. Такой способ, наряду с вышеописанными особенностями, характеризуется избыточным количеством клеточных элементов, вовлекаемых в процессы формирования органов и систем паразита, что выражается в элиминации ядер малодифференцированных клеток не только первой, но частично и второй субпопуляции. Этот факт был обнаружен при изучении процесса формирования дефинитивных покровов у процеркоидов [Корнева, Поддубная, 1999] и исследовании дифференцировки большинства половых протоков [Давыдов и др., 1994; Davydov, Korneva, 2000; Корнева, 2003]. Таким образом, основные процессы цитодифференцировки в онтогенезе цестод протекают по единому цитологическому механизму как во время метаморфоза (после перехода к паразитическому образу жизни), так и на завершаю-

Рис. 31. Схема цитодифференцировки среднего отдела матки у *Caryophyllaeus laticeps* (по: [Корнева и др., 1999])

а – агрегат малодифференцированных клеток первой генерации; б – формирование полости в половом зачатке и выселение ядер; в – слияние малодифференцированных клеток второй генерации с безъядерным синцитием; г – стенка железистого отдела матки с погруженными ядрами



щих стадиях морфогенеза цестод, в частности, при формировании половой системы.

Примитивности процессов морфогенеза у плоских червей и особому способу формообразования, который определяет конструктивные типы органов, типы их анатомических и гистологических систем, посвящено значительное количество работ. Как известно, развитие любого многоклеточного организма – многоступенчатый процесс, направляемый в основном двумя классами детерминант: индукторами-организаторами и морфогенетическими полями. По мнению Ю.С. Миничева [1982], в развитии низших беспозвоночных разделение эмбриональной индукции и морфогенетических полей теряет смысл, и можно лишь говорить о едином индукторе-градиенте, при этом индукторами выступают определенные клеточные агрегаты, в

структуре, топографии и химизме которых и кодируется последовательность стадий морфогенеза. Следовательно, любой отрезок морфогенеза характеризуется определенным клеточным составом, определенным набором и взаимодействием индукторов и полей, но фактором, ответственным за формирование тканей,

отделов тела и других морфологических характеристик, является двигательная активность клеток [Миничев, 1982].

С позиции концепции развития, основанной на представлениях о дифференциальной активности генов, Л.И. Корочкин [1977] рассматривает процесс тканевой дифференциации как свойство клеточной популяции. При этом он обращает внимание на рано возникающую гетерогенность клеточных популяций, создающую предпосылки для сложного взаимодействия клеточных систем, которое лежит в основе формообразовательных процессов.

С точки зрения А.К. и Г.К. Дондуа [1964], для процессов развития важное значение имеет не только генетическая неоднородность клеточных популяций, определяемая различным составом активных генов, но и физиологическая, обусловленная особенностями композиции клеточной популяции, т.е. распределением клеток по возрастным категориям.

В современных генетических моделях морфогенез изображается в виде системы сигнальных путей, ведущих от мембранных рецепторов к генам и обратно [Черданцев, 2003].

Еще одна теория рассматривает как главную движущую силу клеточной дифференцировки и специализации – дефицит метаболитов в организме. По этой теории выделение в тканях репродуктивных участков – камбиев и дифференцированных клеток, составляющих большинство, а также порядок возникновения специализированных органов и тканей определяется их ресурсемкостью. В результате разнообразные механизмы, подавляющие клеточное размножение (внутригеномная репрессия, контактная ингибция, иммунологические и нейроэндокринные воздействия и т.д.), представляются Г.А. Савостьянову [2005] как возникшие на основе общей причины – дефицита метаболитов.

В.Н. Беклемишев [1925], рассматривая пути усовершенствования морфогенезов, выделил два способа: первый из них путь малоклеточности (более примитивный) и второй путь эпителизации, поскольку "...эпителий легче продвигается все движения, ведущие к закладке органов, чем плотная паренхима, как военный отряд маневрирует легче толпы". Второй морфогенетический путь развития более распространен в животном мире и достаточно хорошо изучен. Механизмы морфогенезов на основе эпителиальных пластов подробно разобраны в книге В.Г. Черданцева [2003], который вводит понятие пространственных разверток и описывает с их помощью разнообразные морфогенетические движения отдельных клеток и эпителиальных пластов. Как частный случай морфогенезов по эпителиальному типу А.К. Дондуа [1994] рассматривает процессы гастрюляции и образования заро-

дышневых листков, т.е. формообразование на основе пространственного обособления клеточных пластов. Для плоских червей, по мнению Ю.В. Мамкаева [2004б], характерен более примитивный морфогенетический путь “малоклеточности”, как единственный и универсальный принцип морфогенеза, т.е. сборка органов или их развитие за счет очагов пролиферации, дающих клеточные скопления. “Сугубо эпителиальные органы плоских червей (половые протоки, сосуды выделительной системы, глотки, атрии турбеллярий) образуются путем паренхимного (клеточного, сборочного) морфогенеза”. По его мнению, паренхимная организация плоских червей, развившаяся на низкой морфогенетической основе, – это не только предпосылка к паразитическому образу жизни и особенно к эндопаразитизму в кишечнике, но и причина специфической гистологической организации плоских червей, т.е. их паренхимная организация – результат морфогенезов по клеточному типу [Мамкаев, 2004б]. Это мнение подтверждается при рассмотрении “вынесенного камбия” эпидермиса, который детально изучен в онтогенезе у представителей различных отрядов цестод [Корнева, Поддубная, 1999], а также турбеллярий [Дробышева, 1991]. Наличие камбия, расположенного в толще паренхимы, обуславливает клеточный тип морфогенеза и имеет определенные эволюционные следствия: покровы могут легко сбрасываться и восстанавливаться в процессе онтогенеза. Такое гистологическое строение на основе единой для всего организма диффузной камбиальной системы основано на постоянной миграции камбиальных элементов и встраивании их в эпителиальные структуры, что обуславливает быструю смену морфофункциональной организации при возникновении такой потребности (см. например, обзоры: [Давыдов, 1991; Краснощеков, 1999]). Однако если согласиться, что у турбеллярий морфогенез всегда осуществляется по клеточному типу (либо на основе разрушения клеток) (подробнее см.: [Мамкаев, 2004б]), то необходимо заметить, что у них зачастую отсутствуют эпителиальные стенки протоков, в частности половых. Обратившись к цестодам, мы обнаружим многообразный спектр хорошо развитых эпителиальных выстилок (безъядерный синцитий в большинстве половых протоков; кубический клеточный эпителий в оотипе протеоцефалид; погруженный эпителий в копулятивных структурах). Если рассмотреть процесс формирования половых протоков, например, у *Microsomacanthus* sp. (см. рис. 23 и 24, а, б) [Корнева, 2005а], мы увидим весьма дифференцированный двуслойный зачаток семяпровода или трехслойный зачаток сумки цирруса, которые образованы эпителиальными клетками. При этом эпите-

лиальные клетки зачатков отличаются устойчиво воспроизводимой дифференцировкой своих поверхностей, т.е. у них можно различить апикальные и базальные поверхности, а также зоны контакта с соседними клетками. Формирование данных зачатков весьма сходно с “разверткой первичной эпителизации”, являющейся достаточно редким примером морфогенеза, когда “порядок возникает из хаоса” [Черданцев, 2003], т.е. эпителизация беспорядочно расположенных камбиальных элементов на основе волны морфогенетических перестроек (распространяющихся по направлению к поральному краю членика) приводят к формированию организованного, замкнутого в трубку эпителиального пласта. Как нам представляется, у цестод можно проследить как классические примеры морфогенезов по типу малоклеточности, так и примеры морфогенезов по типу пространственных разверток в процессе эпителизации. Во всяком случае, у цестод можно ожидать наличие всевозможных переходных стадий от одного примитивного типа морфогенеза к другому, более эволюционно продвинутому. В то же время если примитивный способ морфогенеза не препятствует появлению эпителиальных пластов и цестоды успешно решают эту формообразовательную задачу, то в данной ситуации возникает вопрос: что первично? Морфогенезы по клеточному типу обуславливают формирование паренхимной организации или паренхимная организация – одна из причин протекания морфогенетических процессов по типу малоклеточности? Эти две особенности организации плоских червей могут быть настолько взаимосвязаны и взаимообусловлены, что вопрос о первичности одной из них теряет смысл.

В последние десятилетия в ряде статей появилось понятие апоптоза, который рассматривается как тип клеточного самоубийства, кодируемый особыми генами и присущий процессам эмбриогенеза, морфогенеза и интенсивного клеточного обновления [Ormerod, 1993; Seamus, 1993; и др.]. Существование апоптоза у цестод было убедительно продемонстрировано на двух видах – *Taenia solium* и *T. crassiceps*, с использованием нескольких современных методик [Presas et al., 2005]. Характерные морфологические особенности клеток, подвергшихся апоптозу, – отчетливая конденсация хроматина и распад на ограниченные мембранами “апоптозные тела”, содержащие фрагменты клеток или их органоиды. Описанные признаки клеточной гибели характерны для всех изученных нами морфогенетических процессов у цестод. Аутофагические процессы во время морфогенеза обуславливают гибель первой популяции специализированных элементов, закономерно сменяющуюся дифференцировкой второй популяции.

Можно предположить, что в данном случае мы имеем дело с явлением апоптоза или генетически запрограммированной гибелью клеток первой популяции, когда стадия апоптоза становится равноправным этапом развития в морфогенетических процессах у цестод.

По определению академика А.А. Заварзина [1953], "ткань – это филогенетически обусловленная элементарная система, объединенная общей структурой, функцией и камбиальностью (или развитием)". С этой точки зрения имеющиеся в литературе данные о структуре камбиальной системы у цестод свидетельствуют о протканевом примитивном уровне ее организации, поскольку все специализированные элементы обновляются за счет единого камбия, не имеющего четкой локализации в теле и топографически не приуроченного к какой-либо гистологической структуре [Gustafsson, 1990]. Поэтому употребление в морфологических описаниях терминов "ткань" или "органы" весьма удобно для изложения, однако, строго говоря, цестоды еще не достигли тканевого уровня организации (т.е. авторы не задумываются о гистологическом статусе описываемых структур). С другой стороны, во-первых, обнаружено существование полустволовых элементов для каждой субпопуляции специализированных клеток, причем каждая из изученных субпопуляций характеризуется собственной продолжительностью митотического цикла и величиной пролиферативного пула [Корнева, Давыдов, 1995]. Во-вторых, последовательная смена популяций, выявленная в процессе цитодифференцировки различных специализированных систем (органов) у цестод, подтверждает наличие у каждой из этих популяций стойкой детерминации генетического аппарата, что является одной из фундаментальных характеристик тканевой системы. Таким образом, вышеперечисленные факты свидетельствуют о некоторой эволюционной продвинутости камбия цестод, когда каждая ткань еще не обладает собственной камбиальной системой, но у входящих в ее состав полустволовых элементов уже сложились свойственные только им соотношения между процессами репродукции и дифференцировки. Учитывая вышеизложенное, можно сделать вывод о том, что цестоды, находясь на начальных этапах становления тканевой организации, демонстрируют примеры эволюционно прогрессивных изменений. Такие наиболее примитивные черты, которые характерны, например, для камбиальной системы планарий и проявляются в их уникальных для плоских червей регенерационных способностях и возможной тотипотентности камбиальных элементов, не присущи стволовым элементам цестод.

В учебниках гистологии, изданных в последние годы, в определение ткани понятие камбиальности уже не входит, что представляется нам принципиальным отличием. Например, “ткань – система клеток и их производных, специализированная на выполнении определенных функций” [Быков, 1998]. По нашему мнению, такая формулировка приводит к размыванию понятия ткани, тогда как без возникновения тканей не представляется возможным появление истинно многоклеточных животных. Конечно, у сложно организованных животных конкретная эволюционная динамика каждого типа тканей может быть весьма разнообразной. Однако мы полностью разделяем мнение А.А. Заварзина [2000], что общность принципов морфологии, функции и развития в качестве основного критерия ткани остается полностью справедливой для животных, находящихся на этапе становления тканевой организации.

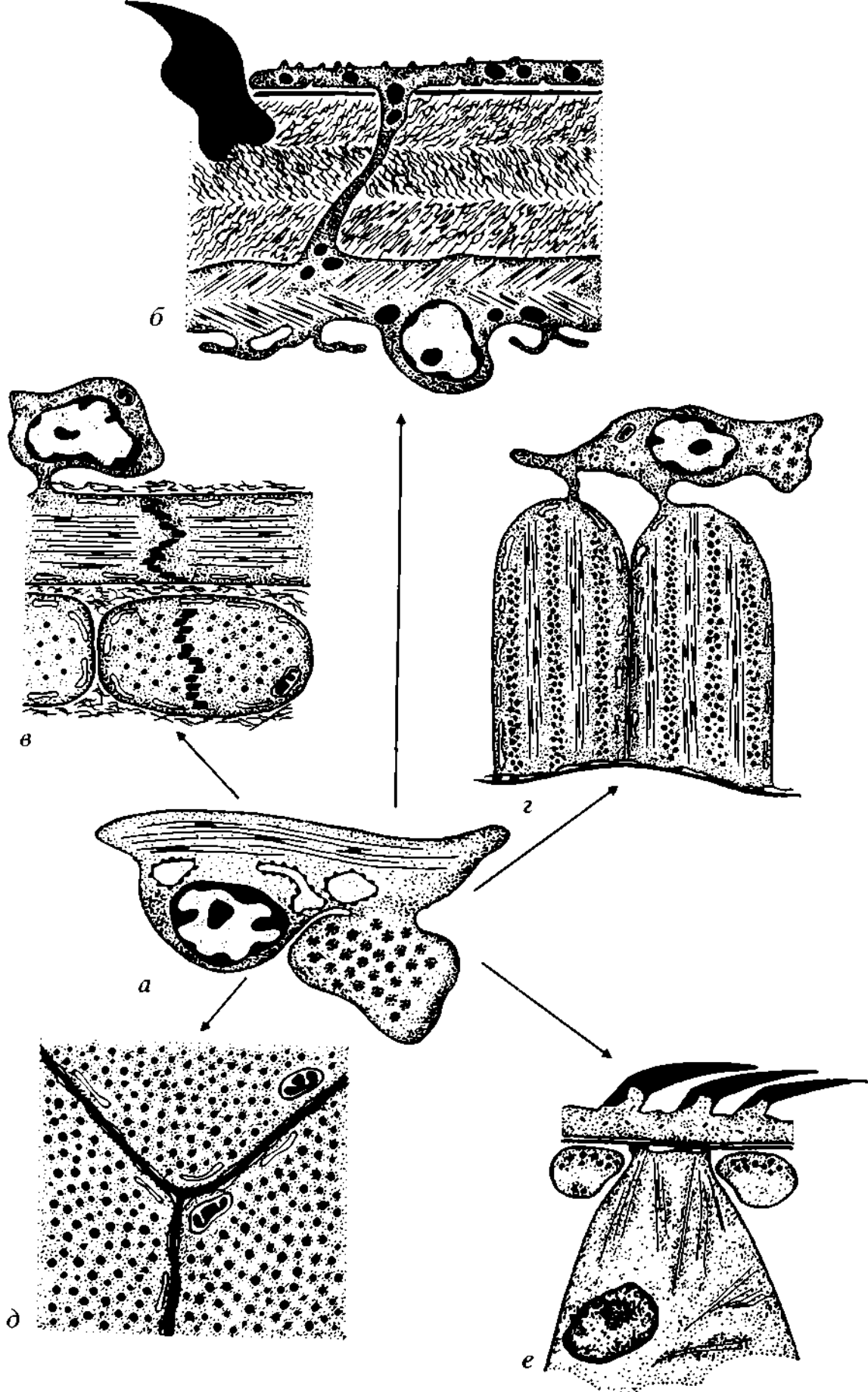
Существует еще одна концепция тканевой организации, которая предполагает, что не только органы, но и ткани построены не из клеток как таковых, а из клеточных группировок – модулей. Эти группировки возникают из отдельных клеток в результате разделения функций, специализации и интеграции и являются элементарными единицами многоклеточности, а также элементарными морфофункциональными единицами тканей. Такие единицы (по терминологии автора – гистионы) представляют собой самостоятельный и пока упускаемый уровень биологической организации, расположенный между уровнями клеток и тканей [Савостьянов, 2005]. Автор считает, что формирование тканей происходит на основе процесса полимеризации гистионов, которые располагаются закономерным образом и обуславливают симметрию тканевого строения. Такие предпосылки позволяют автору рассматривать пространственную организацию эпителиев и создавать семейства топологических и геометрических моделей, включающих существующие и теоретически прогнозируемые варианты тканевой организации. К сожалению, этот интересный подход практически не применим к цестодам, у которых абсолютное большинство эпителиальных выстилок имеет симпластическое или синцитиальное строение. При такой организации симметричное расположение каких бы то ни было гистионов невозможно увидеть на микрофотографиях, тогда как основным методом, которым автор подтверждает свои теоретические выкладки, – визуальный.

ТКАНЕВАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ

Как свидетельствуют исследования камбиальной системы и тканевой организации, цестоды находятся на протканевом, т.е. очень примитивном, уровне. В то же время на основе многолетних исследований ультраструктурной организации различных систем и аппаратов у цестод накопилось большое количество фактов, свидетельствующих о высокой тканевой пластичности этих паразитов, способных в отдельных случаях демонстрировать примеры сложных гистологических образований и достигать уровня организации высших первичноротых и даже вторичноротых. Например, при исследовании прикрепительных аппаратов были обнаружены варианты преобразования типичных гладкомышечных клеток, на основе которых у некоторых цестод произошло формирование поперечно-полосатой мускулатуры (см. обзор: [Lumsden, Hildreth, 1983]). При изучении репродуктивной системы были описаны уникальные для плоских червей плацентоподобные отношения между эпителием матки и развивающимися зародышами [Davydov, Korneva, 2000]. Целенаправленное изучение покровов привело к открытию специфической симбионтной микрофлоры, колонизирующей поверхность тегумента и принимающей активное участие в процессах пищеварения не только паразита, но и хозяина [Извекова, Лаптева, 2002; Извекова, 2003]. Чтобы оценить масштабы проявления тканевых адаптаций, увидеть, в каких случаях они возникают и чем обусловлены, мы рассмотрим некоторые примеры гистологической пластичности подробнее. В заключительном разделе мы постараемся обобщить имеющиеся факты и оценить эволюционную выгоду, которую получили цестоды, используя данную особенность своей организации.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ГЛАДКОЙ МУСКУЛАТУРЫ

Для соматической мускулатуры цестод характерны следующие ультраструктурные особенности: в мышечных клетках отчетливо выражены ядродержащая и сократимая части, каждая из которых способна образовывать выросты, накапливающие запасные питательные вещества [Lumsden, Specian, 1980; Lumsden, Hildreth, 1983]. Сократимые элементы представлены тонкими (диаметр до 5 нм) и толстыми (диаметр до 30 нм) протофибриллами, обычно расположенными параллельно продольной оси мышечного волокна. Тонкие протофибриллы стабилизируются хорошо развитыми плотными телами, толстые протофибриллы свободно лежат в гиалоплазме. Тонкие протофибриллы обычно не образуют правильных окружностей вокруг толстых (рис. 32, а и 33). Общее соотношение протофибрилл, вычисленное для одной клетки, составляет 12:1 [Lumsden, Specian, 1980; Lumsden, Hildreth, 1983]. По своим ультраструктурным характеристикам гладкая мускулатура цестод соответствует “медленным” мышцам, которые извлекают энергию, необходимую для сокращения в процессе анаэробного гликолиза, и содержат незначительное количество митохондрий в мышечных клетках. Мускулатура такого типа способна к сокращению длительное время с малыми затратами энергии, поскольку основная функция соматической мускулатуры (в особенности продольной) в противостоянии перистальтике кишечника хозяина [Lumsden, Specian, 1980]. Прикрепительные и копулятивные органы цестод, осуществляющие достаточно сложные движения, имеют более высоко организованную мышечную систему, интенсивно иннервированные мышечные слои которой претерпевают по сравнению с гладкой мускулатурой кожно-мышечного мешка значительные цитоморфологические и гистологические изменения. Исследованию мышечных клеток у цестод в разное время уделялось большое внимание [Lumsden, Byram, 1967; Wikgren, Gustafsson, 1967; Lumsden, Specian, 1980; Lumsden, Hildreth, 1983; Бисерова, Куперман, 1983; Ward et al., 1986; Бисерова, 1986; 1991а; Поддубная и др., 1986; Jones, 1989; 2000; Jones, Beveridge, 1998; 2001; Поддубная, 2002б; и др.]. Если систематизировать все многообразие мускулатуры цестод по особенностям



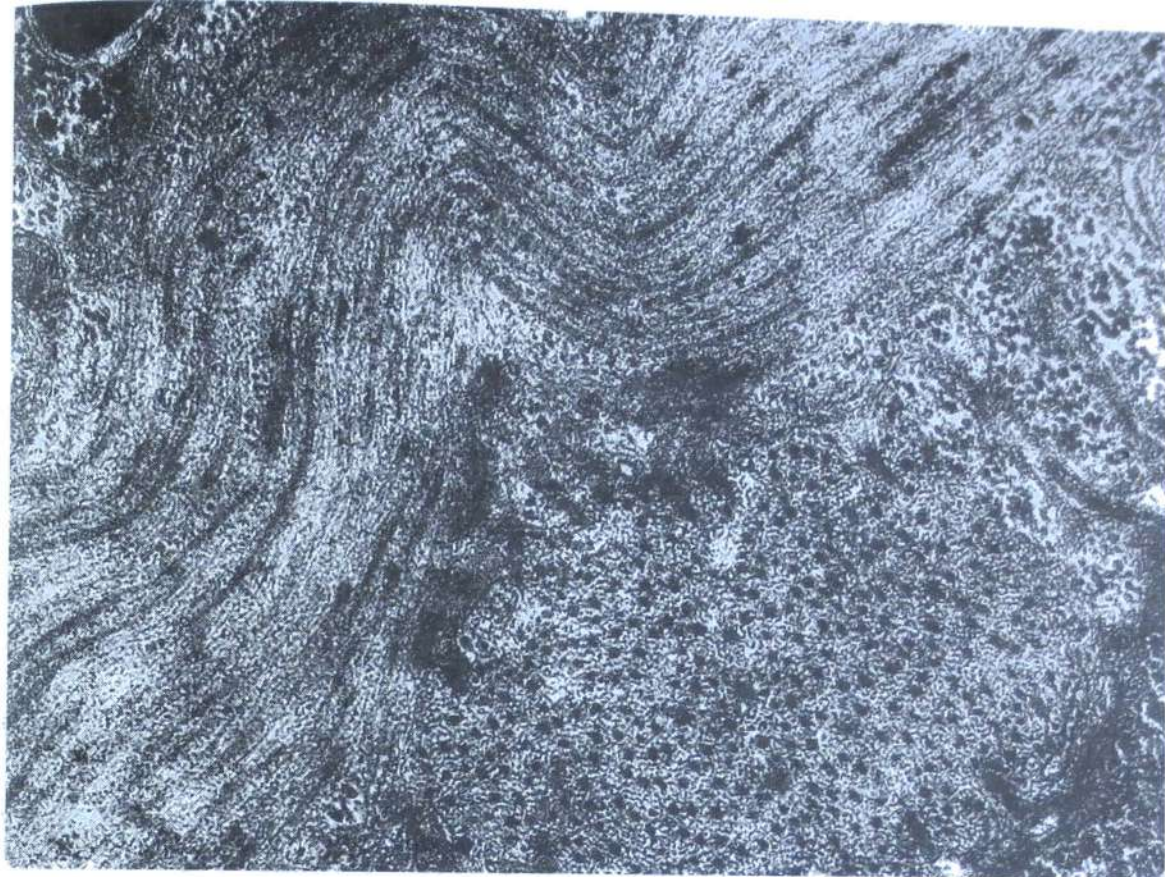


Рис. 33. Продольные и поперечные волокна гладкой мускулатуры кожно-мышечного мешка *Triaenophorus nodulosus*

ультраструктурной организации, можно проследить основные направления ее преобразования и выявить условия, заставляющие изменяться гладкомышечную клетку.

6.1. Мускулатура фиксаторных структур сколекса

Органы прикрепления цестод обеспечивают их фиксацию в кишечнике хозяина. В процессе эволюции возникли разнообразные фиксаторные структуры сколекса: ботрии, ботридии, присоски, хоботки с крючьями и т.п. Сравнительное изучение ультра-



Рис. 32. Схема ультраструктурной организации мышечных волокон в прикрепительных аппаратах различных цестод (по: [Корнева, Бисерова. 2005])

a – типичная гладкомышечная клетка цестод; *б* – эпителиально-мышечная клетка стенки хоботка у *Grillotia erinaceus* (отряд Трупанорхynchа); *в* – поперечно-полосатые волокна мышечных бульбусов у *Grillotia erinaceus* (отряд Трупанорхynchа); *г* – “продольно-кольцевые” волокна, образующие мускулатуру хоботкового бульбуса, у *Sobolevicanthus gracilis* (отряд Cyclophyllidea); *д* – волокна, окруженные гипертрофированной базальной пластинкой, в мускулатуре сфинктера *Nippotaenia mogurnda* (отряд Nippotaeniidea) и хоботкового бульбуса *Echinobothrium tyus* (отряд Diphyllidea); *е* – деградировавшие мышечные клетки присосок у *Gastrotaenia dogieli* (отряд Cyclophyllidea)

структурной организации мышечных клеток в этих органах прикрепления наглядно демонстрирует, что гладкомышечные клетки в филогенезе цестод обладают высокой морфологической пластичностью и в зависимости от той или иной функциональной нагрузки приобретают черты других видов мышечных тканей (рис. 32, б–г). Рассмотрим цитоморфологию мышечных волокон у нескольких представителей филогенетических отдаленных групп цестод.

6.1.1. *Grillotia erinaceus* (отряд Trypanorhyncha)

У *Grillotia erinaceus* на сколексе имеются четыре, сложно дифференцированных субапикальных хоботковых аппарата. Роль гидропротрактора в хоботковом аппарате выполняет мощный мускульный бульбус [Fuhrmann, 1931; Гуляев, 1997]. При сокращении мышц бульбуса происходит резкое уменьшение объема его полости, заполняющая жидкость поступает в хоботковое влагалище, обладающее прочными неэластичными стенками, что приводит к выворачиванию хоботка. Стенки субагикального хоботка трипаноринх подвижны и имеют сложную многослойную структуру (рис. 32, б и 34, а). На поверхности находится подостланый базальной мембраной тонкий синцитиальный слой эпителия, который содержит продолговатые секреторные гранулы. Этот эпителиальный слой цитоплазматическими отростками соединен с погруженными ядерными участками, а между наружным эпителием и его ядерными участками находится мощная трехслойная соединительнотканная пластина, которая выполняет опорную функцию для хоботковых крючьев, погруженных в нее своими широкими основаниями, и обеспечивает некоторую эластичность вооруженным хоботкам. Сократимая часть эпителиально-мышечного пласта содержит два слоя мышечных фибрилл, направленных под углом друг к другу, за счет чего мышечные волокна опоясывают хоботок двумя противоположно закрученными спиралями, обеспечивая его выворачивание и вворачивание в хоботковое влагалище. Сократимый мышечный слой лежит сразу под опорной пластиной, ядра клеток залегают глубже и обращены базальной поверхностью в полость хоботка [Бисерова, 1986]. Микроскопическими и иммуноцитохимическими методами было установлено отсутствие в хоботках каких-либо чувствительных или моторных нервных элементов [Бисерова, 2004; Корнева, Бисерова, 2005].

Движения вооруженного хоботка цестод обеспечивают мышечные волокна, образующие стенки различных структур хо-

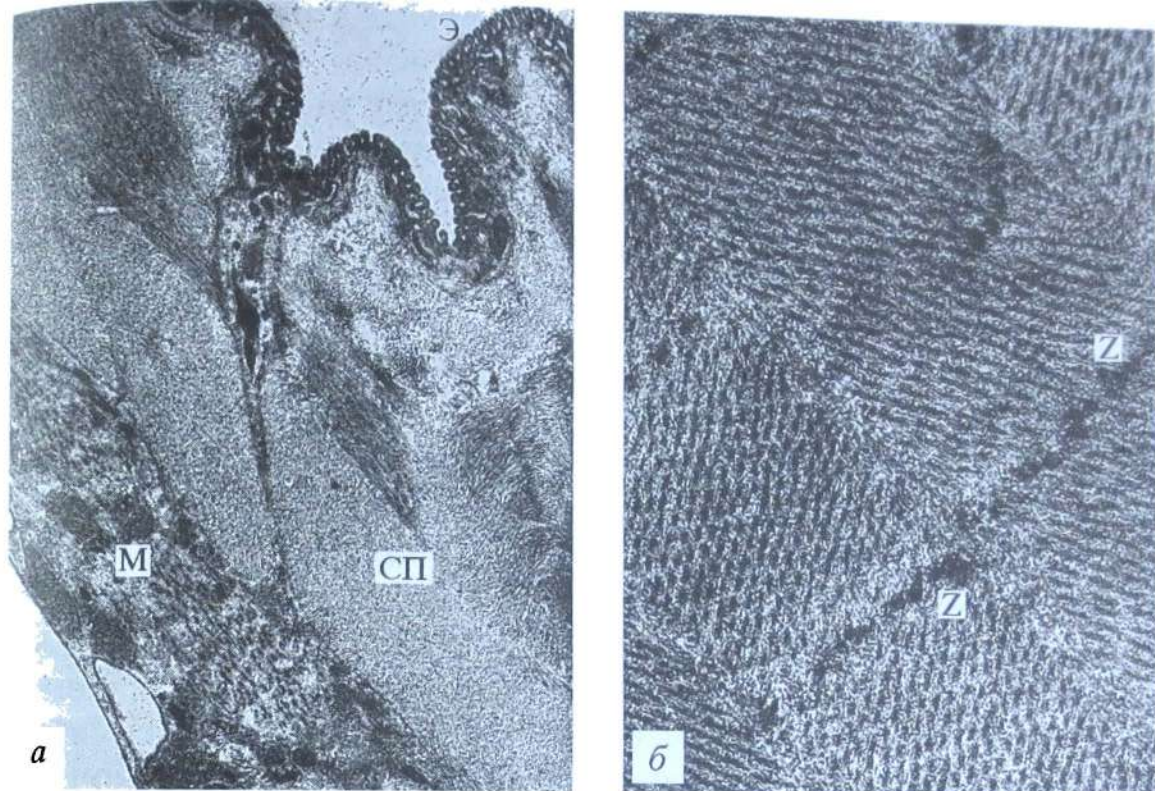


Рис. 34. Тонкая организация мускулатуры прикрепительного аппарата *Grillotia erinaceus*

а – стенка субапикального хоботка (ориг. фото Н.М. Бисеровой); *б* – поперечно-полосатая исчерченность мышечного волокна в хоботковых бульбусах (ориг. фото Н.М. Бисеровой). М – мышечные фибриллы; СП – трехслойная соединительнотканная пластина; Э – синцитиальный слой эпителия; Z – Z-диски поперечно-полосатой мускулатуры

боткового аппарата. Эта функциональная задача решается гельминтами весьма различными способами. У *Callitetrarhynchus gracilis* (отряд Трупанорхинча) [Rees, 1988], *Nybelinia queenslandensis* (отряд Трупанорхинча) [Jones, Beveridge, 1998] и *Otobothrium mugilis* (отряд Трупанорхинча) [Jones, 2000] мускулатура сосредоточена в специализированной *pars bulbosa*, образованной чередующимися мышечными волокнами, в каждом из которых располагаются поперечные ряды плотных тел, сходные с Z-дисками. Такая структура мышечного волокна напоминает поперечно-полосатую исчерченность, однако между собой “саркомеры” различаются по длине. В мышечных бульбусах *Grillotia erinaceus* (отряд Трупанорхинча) [Бисерова, 1986; Ward et al., 1986] мышечные волокна расположены под углом друг к другу, каждое из них ограничено собственной плазматической мембраной. Кроме того, хоботковые бульбусы *Grillotia erinaceus* богато иннервированы, и для них характерно периодичное распределение полос плотного материала, напоминающего Z-диски поперечно-полосатой мускулатуры. Однако, в отличие от типичных Z-дисков, в дисках у

Grillotia erinaceus полосы прерывисты (рис. 32, в и 34, б). Тем не менее мускулатура хоботковых бульбусов, по нашему мнению, приближается к поперечно-полосатому типу мышечных тканей, где каждое мышечное волокно иннервируется собственной тонкой нервной терминалью из состава бульбарных нервов и обладает способностью генерировать более мощное напряжение, т.е. возникает там, где нужны быстрые и организованные сокращения [Корнева, Бисерова, 2005].

Аналогичную ультраструктурную организацию имеет мускулатура простого хоботкового аппарата у *Echinobothrium chisholmae* (Diphyllidea), в ростеллуме (rostellum) которого прерывистые Z-линии отделяют саркомеры длиной 1,6 мкм, что позволяет авторам называть данные мышцы поперечно-полосатыми [Jones, Beveridge, 2001]. Как известно, от размеров саркомера зависят частота и сила сокращений: в коротких саркомерах сила сокращения больше, а развиваемое напряжение меньше, чем в мышцах с длинными саркомерами. Указанная длина саркомера у *Echinobothrium chisholmae* очень близка к таковой позвоночных животных, где она составляет от 1,8 до 2,8 мкм. В то же время длина саркомеров, например, у мечехвоста может достигать 13 мкм [Заварзин, 1985], что позволяет отнести саркомеры *Echinobothrium chisholmae* к коротким, а мускулатуру хоботковых бульбусов в целом к быстрым и мощным.

6.1.2. *Sobolevicanthus gracilis* (отряд Cyclophyllidea)

Уникальная структура гладких мышц обнаружена в стенке хоботкового влагалища апикального соболевиكانтоидного сложного хоботкового аппарата цестоды *Sobolevicanthus gracilis* (Cyclophyllidea; Hymenolepididae) – паразита кишечника утиных птиц (рис 35, а). В очень крупных мышечных волокнах перпендикулярные друг другу миофибриллы правильно чередуются, а плазмалемма окружает единое “продольно-кольцевое” волокно [Корнева, Давыдов, 1998]. Каждое волокно содержит от трех до семи чередующихся под прямым углом миофибрилл, одни из которых ориентированы как кольцевая мускулатура, а перпендикулярные им функционируют как поперечные мышцы хоботкового влагалища прочих гименолепидид (рис. 32, г и 35, б). Немногочисленные ядерные участки мышечных клеток расположены в центре хоботкового влагалища, где тонкие цитоплазматические отростки связывают каждый ядродержащий участок с несколькими мышечными волокнами. Вышеописанные мышцы принимают участие в накоплении запасного субстрата энергетического

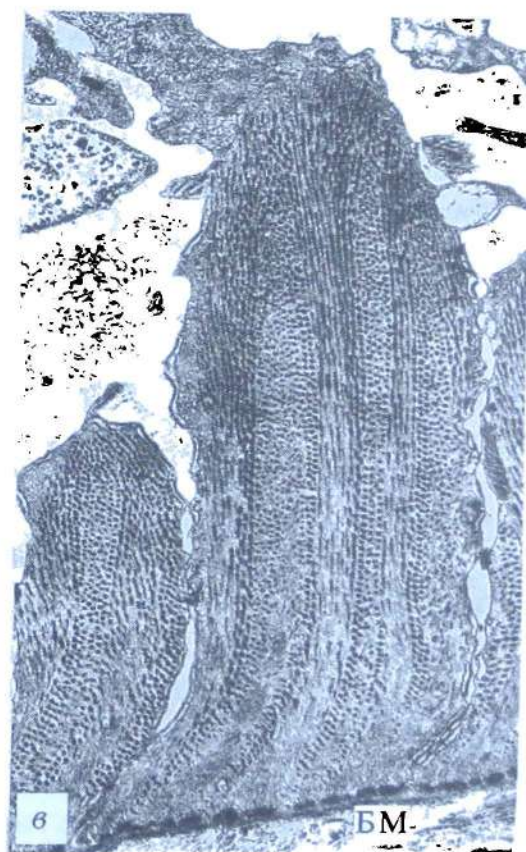
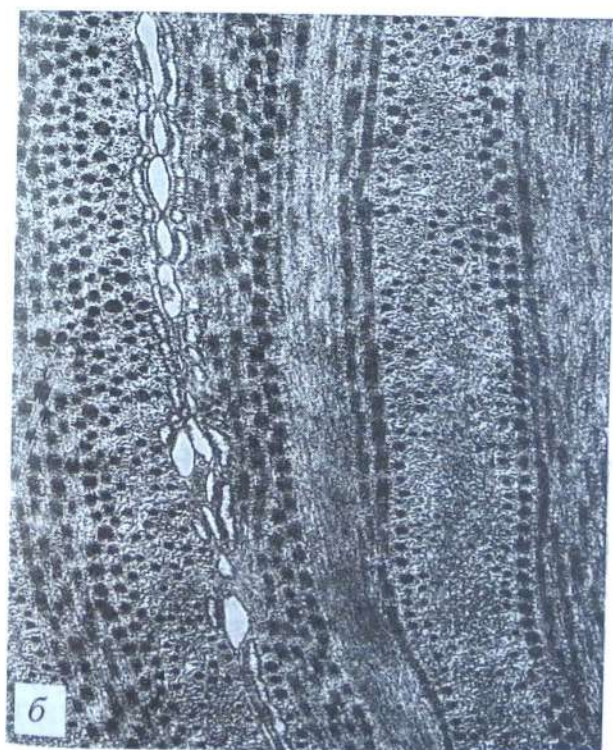
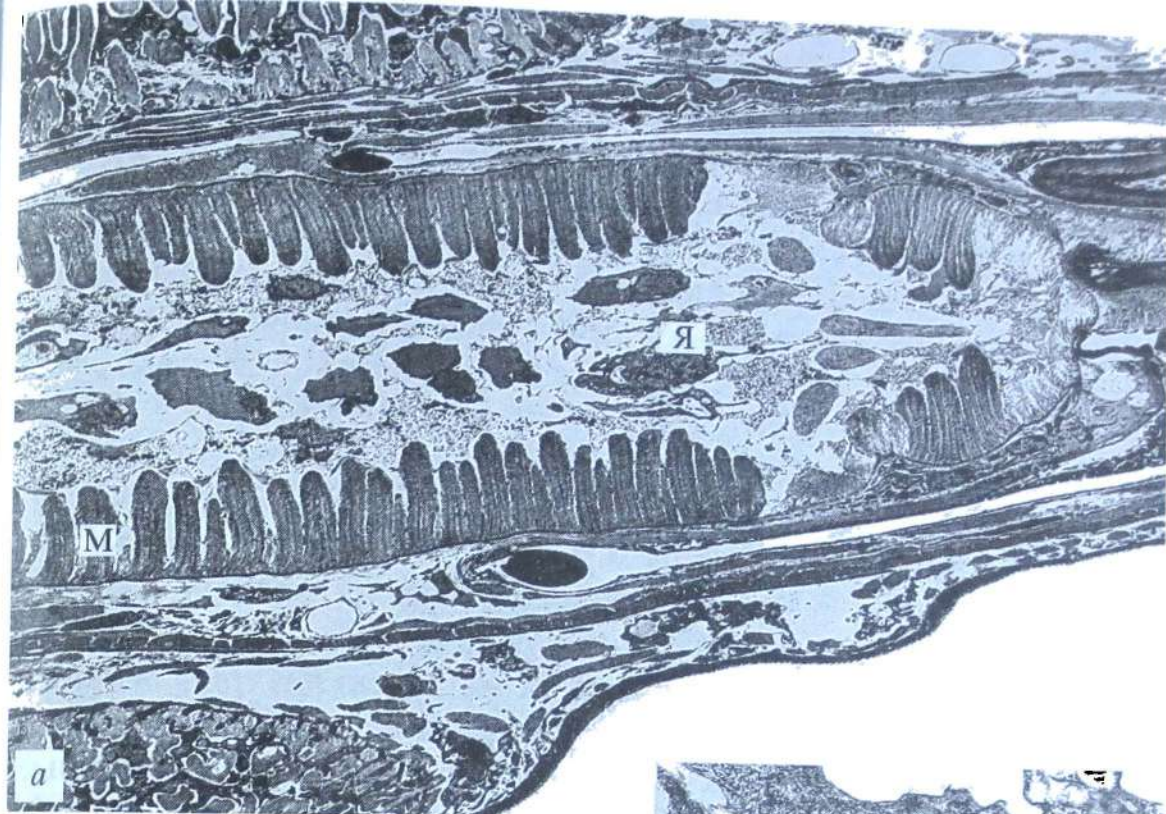


Рис. 35. Тонкая организация мускулатуры прикрепительного аппарата *Soblelevicanthus gracilis* (по: [Корнева, Давыдов, 1998])

а – общий вид влагалища апикального хоботкового аппарата; *б* – взаимное расположение продольных и поперечных миофибрилл в хоботковом аппарате; *в* – полудесмосомы, прикрепляющие мышечные волокна к базальной пластинке. БМ – базальный матрикс; М – мышечные волокна; Я – ядерная часть мышечных волокон

обмена – гликогена. Мышечные волокна ограничены только плазмалеммой, без участия какой-либо соединительнотканной оболочки над плазматической мембраной. Каждое волокно прикрепляется к базальной мембране хоботка многочисленными полудесмосомами, расположенными практически вплотную (рис. 35, в). Между собой волокна соединяются плотными контактами, причем отдельные контакты имеют значительную протяженность. Многочисленные актиновые протофиламенты не формируют правильных окружностей вокруг миозиновых, что позволяет говорить об отсутствии закономерности в их расположении относительно друг друга. Диаметр миозиновых протофибрилл изменяется от 60 до 20 нм, свидетельствуя, что толстые нити располагаются со смещением, как в косоисчерченных мышечных тканях. Поскольку максимальная толщина миозиновых протофибрилл, достигающих у *S. gracilis* 60 нм, в 2 раза превышает толщину протофибриллы соматической мускулатуры, по-видимому, в центре миозиновых протофибрилл цестоды располагается парамиозиновый стержень. Аналогичное строение мышечных волокон, в которых миофибриллы располагаются перпендикулярно друг другу под общей плазмалеммой, обнаружено в стенках массивного хоботка у *Sobolevicanthus spasskii* (до десяти миофибрилл в одном волокне) и у *Dichoanotaenia clavigera* (Cyclophyllidae; Dilepididae) (до восьми миофибрилл в одном волокне) [Поспехова, 2001].

6.1.3. *Nippotaenia mogurnda* (отряд Nippotaeniidea)

Иная цитоморфологическая организация обнаружена у гладкомышечных клеток сфинктера апикальной присоски *Nippotaenia mogurnda* – паразита ротана-головешки (рис. 36, а). Сфинктер апикальной присоски, являющейся в отличие от хоботковых аппаратов органом поверхностной фиксации, представляет собой пучок кольцевой мускулатуры, каждое мышечное волокно которого окружено хорошо развитой базальной пластинкой, достигающей 16 нм толщины. Отдельные волокна в пучке примыкают друг к другу вплотную. Актиновые протофибриллы не образуют правильных окружностей вокруг миозиновых. Диаметр последних варьирует, что позволяет предположить смещение толстых протофибрилл относительно друг друга, как это имеет место в косоисчерченных мышечных тканях многих первичноротых (рис. 32, д и 36, б) [Корнева и др., 1998].

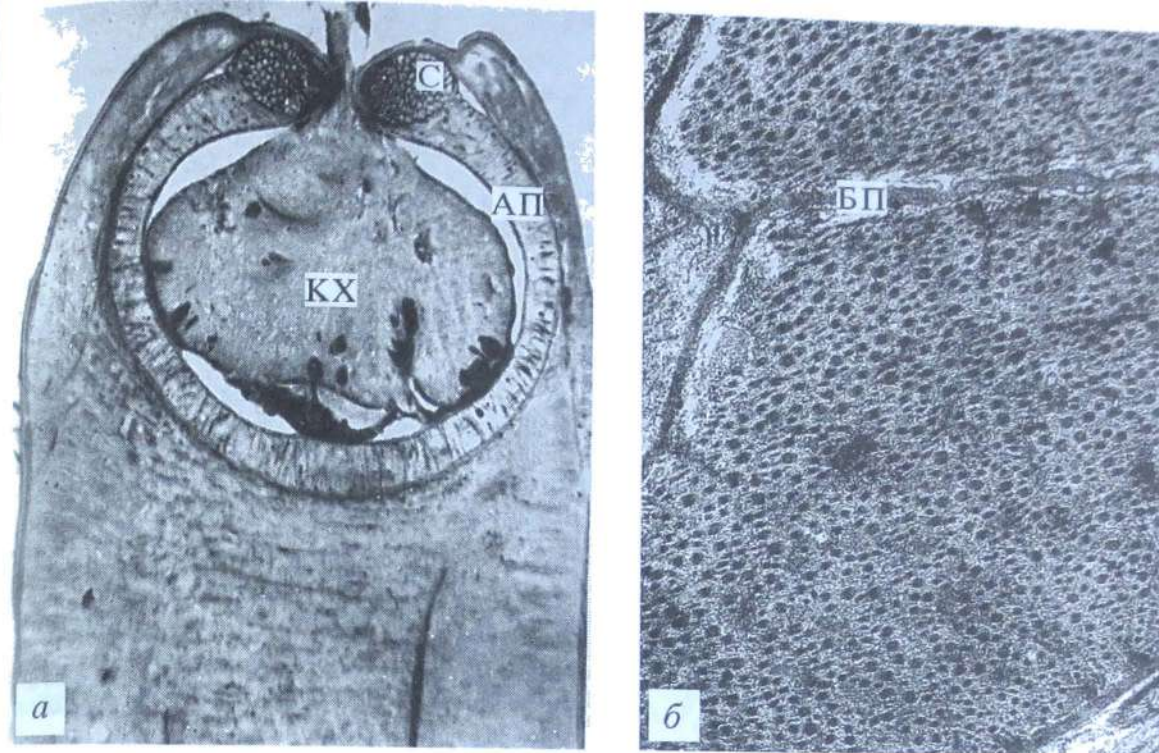


Рис. 36. Тонкая организация мускулатуры прикрепительного аппарата *Nippotaenia mogurndae* (по: [Корнева и др., 1998])

а – прикрепление *Nippotaenia mogurndae* к кишечнику хозяина при помощи апикальной присоски; *б* – поперечный срез мышечных волокон сфинктера. АП – апикальная присоска; БП – базальная пластинка; КХ -- участок кишечника хозяина; С – сфинктер

6.1.4. *Echinobothrium typus* (отряд Diphyllidea)

У *Echinobothrium typus* из спирального клапана скатов сходным образом организована мускулатура ростеллюма, которая изменяет его форму и обеспечивает движение двух рядов крючьев. Каждое мышечное волокно окружено базальной пластинкой. В цитоплазме мышечных волокон наблюдаются многочисленные плотные тела, связанные с плазматической мембраной, а также лежащие свободно. Тонкие протофибриллы образуют правильные окружности вокруг толстых, причем их суммарное соотношение, вычисленное для волокна в целом, составляет 1:(3–4). Подобное взаимное расположение актиновых и миозиновых протофибрилл свидетельствует об очень высокой эффективности их взаимодействия [Корнева и др., 1998]. Несмотря на некоторые ультраструктурные отличия, схема организации мышечных клеток и их соединение в мышечный пучок едины для апикальной присоски *Nippotaenia mogurnda* и ростеллюма *Echinobothrium typus* (рис. 32, д и 37).

В мускулатуре ботридий *Phyllobothrium* sp. кроме хорошо развитой базальной пластинки, окружающей каждое мышечное во-

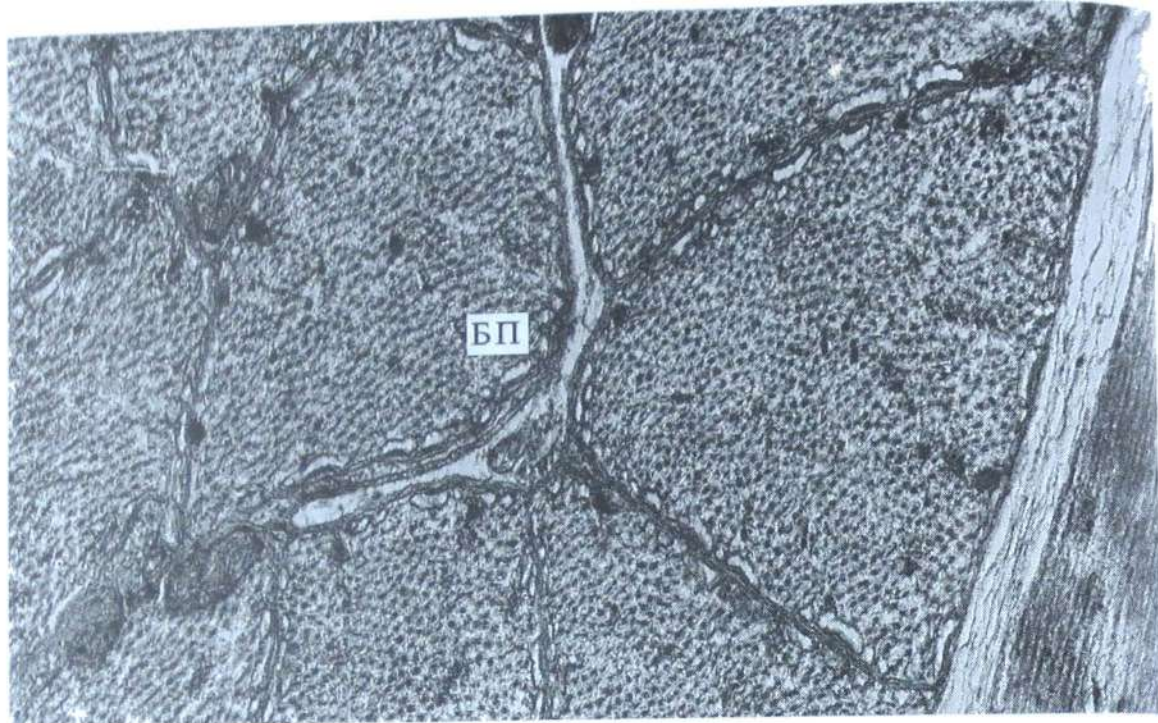


Рис. 37. Поперечный срез мышц хоботкового бульбуса *Echinobothrium typus* (по: [Корнева и др., 1998])

БП – базальная пластинка

локно, обнаружены чрезвычайно гипертрофированные плотные тела, распределяющиеся в миофибриллах лабиринтообразно, что обеспечивает мышцам дополнительную мобильность и силу сокращения [Lumsden, Wyam, 1967].

6.1.5. *Lineolepis scutigera* (отряд Cyclophyllidea)

В прикрепительном аппарате *Lineolepis scutigera* обращает на себя внимание гипертрофированная базальная пластинка хоботка, в которую погружены некрупные кольцевые мышечные волокна. Толщина базальной пластинки в среднем составляет около 1,5 мкм, хотя в отдельных местах достигает 2,8 мкм. В состав базальной пластинки входят два отчетливых, перпендикулярных слоя фибриллярного материала. Тонкие фибриллы межклеточного вещества параллельны друг другу в пределах каждого из слоев (рис. 38). Мускулатура ростеллюма *Lineolepis scutigera* имеет строение, аналогичное описанному нами для *Sobolevicanthus gracilis*, однако картина расположения миофибрилл не такая отчетливая, а сами мышечные волокна менее крупные.

Как известно, базальная пластинка способна выполнять цементирующую роль, скрепляя волокна в единый мышечный пучок [Заварзин, 1985], и осуществляет питание и взаимодействие мускулатуры с нервной системой [Хэм, Кормак, 1983]. На этом



Рис. 38. Базальная пластинка хоботка в прикрепительном аппарате *Lineolepis scutigera*

БП – базальная пластинка

основании можно предположить, что значительное развитие базальной пластинки в органах фиксации цестод позволяет гладкомышечным клеткам находиться продолжительное время в состоянии интенсивного сокращения, обеспечивая надежное прикрепление червей к стенке кишечника позвоночных.

Возникшая в эволюции потребность в прочной фиксации паразита привела к перестройке цитоморфологической организации гладкомышечных клеток, поскольку типичные гладкомышечные клетки, характерные для кожно-мускульного мешка цестод, не способны обеспечить требуемые мощность и длительность сокращения. Таким образом, происходит формирование мышечных пучков, где каждое волокно окружено хорошо развитой базальной пластинкой, а соотношение актиновых и миозиновых протофибрилл уменьшается до 1:3, как это происходит у *Nippotaenia mogurnda* и *Echinobothrium typus*, либо гипертрофия базальной пластинки, которая, по-видимому, компенсирует слабое развитие мускулатуры хоботка у *Lineolepis scutigera*.

6.1.6. *Gastrotaenia dogieli* (отряд Cyclophyllidea)

Вышесказанное хорошо согласуется с реорганизацией структуры мышечных клеток прикрепительных аппаратов, обусловленной редукцией этих структур. Аберрантная цестода *G. dogieli*

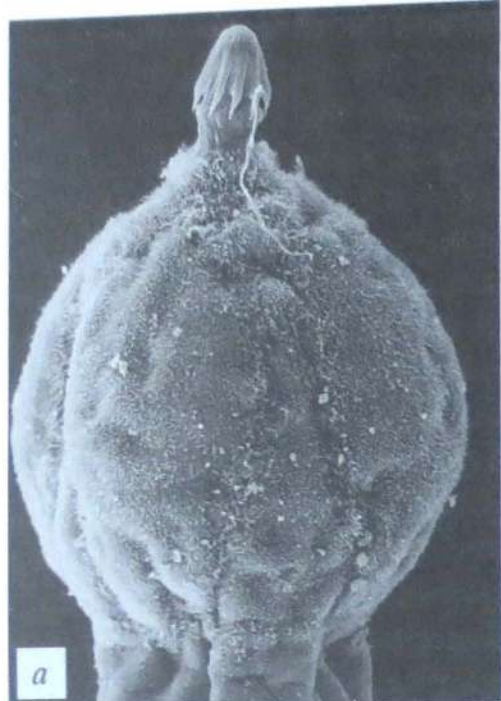


Рис. 39. Прикрепительный аппарат *Gastrotaenia dogieli*

a – общий вид сколекса (ориг. фото В.Г. Давыдова); *б* – фрагмент присоски с деградирующей мускулатурой (по: [Корнева и др., 1998]). М – мышечное волокно

во взрослом состоянии паразитирует в мускулатуре и под кутикулой мускульного желудка птиц, что приводит к редукции присосок [Давыдов и др., 1990] (рис. 39, *a*). У этого вида в мышечных клетках присосок в значительной степени уменьшается содержание актиновых и миозиновых протофибрилл, а также нарушается их взаимная параллельность, что ослабляет их взаимодействие между собой. Встречаются участки, где протофиламенты расположены хаотично (рис. 32, *e* и 39, *б*). Параллельность и максимальное количество толстых и тонких протофибрилл сохраняются вблизи мест прикрепления мышечного волокна к базальной пластинке тегумента, где также сконцентрировано значительное число цитоплазматических плотных тел, которые стабилизируют актиновые филаменты. Вместе с тем в центральной части мышечных волокон *G. dogieli* как цитоплазматические, так и мембранные плотные тела встречаются крайне редко. Основной объем саркоплазмы мышечных клеток в присосках не содержит клеточных органоидов, в гиалоплазме наблюдаются только хаотически расположенные фибриллярные структуры цитоскелета. По-видимому, отсутствие необходимости синтезировать белки для воспроизводства актин-миозиновых протофибрилл делает клетки синтетически малоактивными. Картина деградации мышечных волокон, наблюдаемая у *G. dogieli*, демонстрирует доминирующее влияние функциональной нагрузки, при исчезновении

которой система, утратившая свое значение, структурно дезорганизуется [Корнева и др., 1998].

Таким образом, на примере мышц прикрепительных аппаратов цестод можно проследить, как на основе неспециализированной гладкомышечной клетки возникает широкий спектр структурно-функциональных модификаций. Каждой разновидности мускулатуры присущи свои специфические особенности (рис. 32, *a–e*). Так, вокруг каждого из мышечных волокон формируется базальная пластинка (*Nippotaenia mogurnda*, *Echinobothrium typus*); возникает саркомерная организация (хоботковые бульбусы *Grillotia erinaceus*); появляются сложные полифункциональные эпителиально-мышечные клетки, образующие стенку хоботка (*Grillotia erinaceus*); формируется уникальное сочетание пространственно разнонаправленных миофибрилл в одном и том же мышечном волокне (*Sobolevicanthus gracilis*). Приведенные выше примеры свидетельствуют о высокой эволюционной пластичности гладкой мускулатуры, способной к разнообразным структурно-функциональным преобразованиям в филогенезе, что, вероятно, обусловлено многообразием способов фиксации гельминтов. По сравнению с соматическими мышцами, мускулатура активно функционирующих прикрепительных аппаратов цестод обладает более высокой степенью упорядоченности и специализации сократимых элементов.

6.2. Мускулатура мужского копулятивного аппарата

Мужской копулятивный аппарат цестод – бурса, или сумка цирруса, представляет собой совокупность мышечных, эпителиальных, нервных, железистых и соединительнотканых элементов. Мускулатура бursы цирруса принимает активное участие в процессах копуляции, обеспечивая выворачивание мужского совокупительного органа – цирруса, а также способствуя фиксации его в вагине. Копулятивный аппарат у представителей разных таксонов Eucestoda обладает различной организацией, которая у высших цестод зачастую усложняется дополнительными копулятивными структурами (стилеты, сфинктеры, наружное и внутреннее тельце Фурмана). Однако существует единый морфофункциональный план строения, в основе которого лежит сумка цирруса – мешковидный мышечный орган с инвагинированным циррусом и семяпроводом, а у некоторых цестод расположенными внутри или в непосредственной близости от сумки цирруса

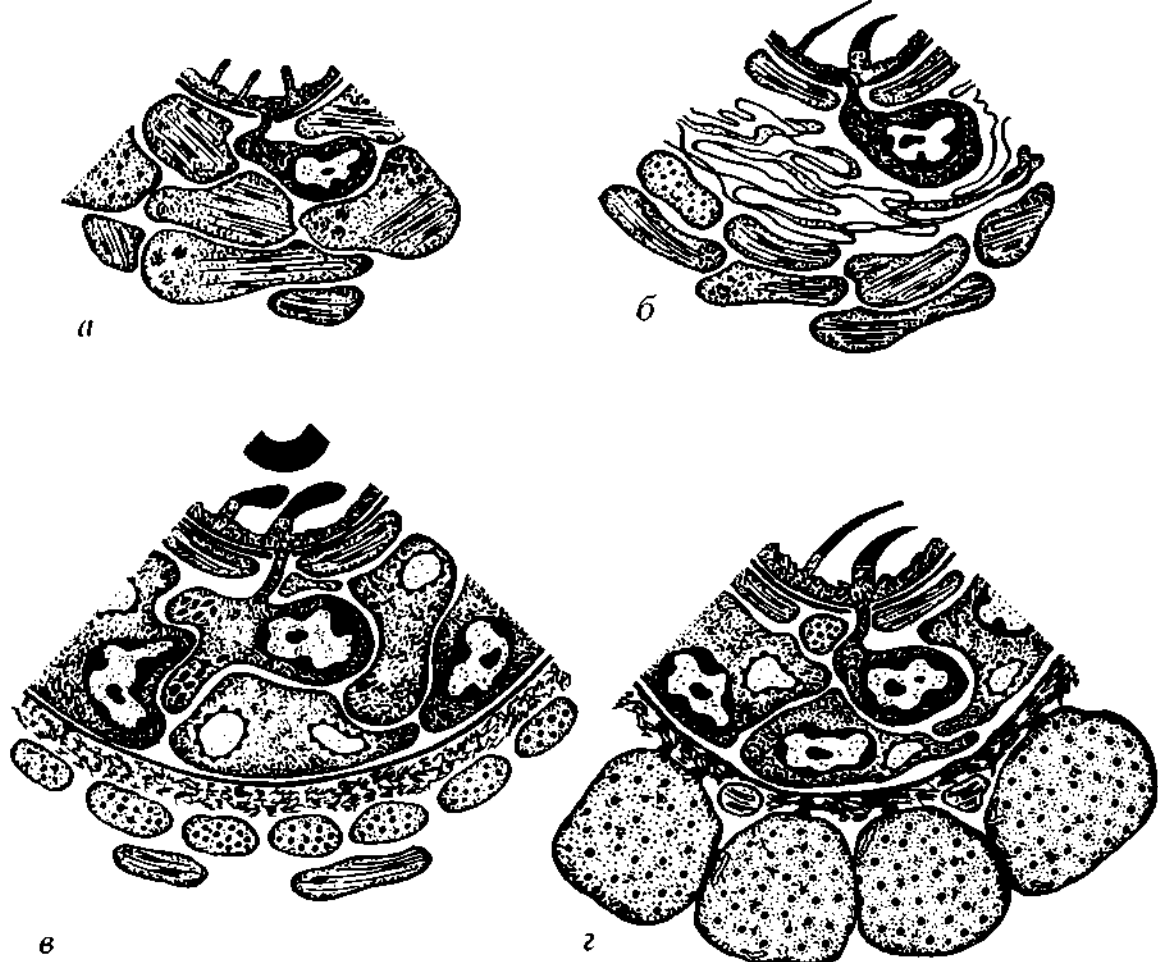


Рис. 40. Схема пространственного расположения мышечных волокон в копулятивных аппаратах различных цестод (по: [Корнева, Бисерова, 2005])

a – хаотично расположенные мышечные волокна, формирующие сумку цирруса *Caryophyllaeus laticeps* (отр. Caryophyllidea) (по: [Давыдов и др., 1994]); *б* – неупорядоченные мышечные волокна, образующие внешнюю стенку сумки цирруса у *Proteocephalus exiguus* (отр. Proteocephalidea); *в* – внешняя стенка сумки цирруса *Sobolevicanthus gracilis* (отр. Cyclophyllidea), образованная базальной пластинкой и упорядоченными слоями мускулатуры; *z* – внешняя стенка сумки цирруса *Microsomacanthus* sp. (отр. Cyclophyllidea), образованная базальной пластинкой и упорядоченными слоями мускулатуры, волокна продольной мускулатуры гипертрофированы

простатическими железами (рис. 40, *a–z*). Рассмотрим несколько характерных примеров организации мышечных и соединительнотканых элементов, входящих в состав сумки цирруса различных цестод.

6.2.1. *Sobolevicanthus gracilis* (отряд Cyclophyllidea)

У представителя высших цестод *S. gracilis* стенка цирруса подстлана хорошо развитой волокнистой соединительнотканной базальной пластинкой, толщина которой составляет 1–1,2 мкм. Под базальной пластинкой эпителия семяизвергательного канала

кроме широко распространенного у цестод слоя кольцевой мускулатуры формируется тонкий слой продольных мышц. Пространство между циррусом и стенкой сумки заполнено погруженными ядросодержащими участками эпителия семяизвергательного канала и мышечными клетками с многочисленными отростками. Сумка цирруса отграничена от окружающей паренхимы толстой (2–2,5 мкм) волокнистой соединительнотканной пограничной пластинкой, к которой снаружи прилегают волокна кольцевой и продольной мускулатуры (рис. 26, г и 40, в) [Давыдов, Корнева, 2002].

6.2.2. *Microsomacanthus* sp. (отряд Cyclophyllidea)

У *Microsomacanthus* sp. – другого представителя циклофиллидных цестод, мускулатура сумки цирруса развита значительно интенсивнее. Под эпителием репродуктивного протока расположены слои кольцевой и продольной мускулатуры. С внешней стороны сумки цирруса находится своеобразный мощный слой продольной экстрамуральной мускулатуры, отделяющий копулятивный аппарат от окружающей паренхимы (рис. 40, г и 41). Ядерные участки этих продольных мышечных пучков располагаются вне сумки цирруса, соединяясь с сократимыми участками тонкими цитоплазматическими отростками. В экстрамуральных мышечных волокнах наблюдаются многочисленные характерные плотные тела, в которых закреплены актиновые протофибриллы. Мышечные клетки, образующие наружные продольные пучки, и мышечные клетки, заполняющие основной объем сумки цирруса, в обширных округлых цистернах ШЭПР с двух сторон синтезируют протофибриллы, из которых формируется толстая базальная пластина. В наружном мышечном слое между толстой базальной пластиной и пучками экстрамуральных мышечных волокон развивается дополнительный слой кольцевой мускулатуры. Развитие экстрамуральных мышечных пучков и дополнительные слои мускулатуры свидетельствуют о том, что копулятивный аппарат *Microsomacanthus* sp. подвергается значительным нагрузкам. С этим связано и формирование мощной базальной пластины, которая выполняет не только пограничную и поддерживающую функции, а также осуществляет питание и взаимодействие мускулатуры с нервной системой. По-видимому, благодаря значительному развитию базальной пластины гладкомышечные клетки способны к более продолжительному и интенсивному сокращению, необходимому для успешной копуляции *Microsomacanthus* sp. Усложнение мускулатуры у *Microsomacanthus* sp. происходит как на анатомическом (формируются два

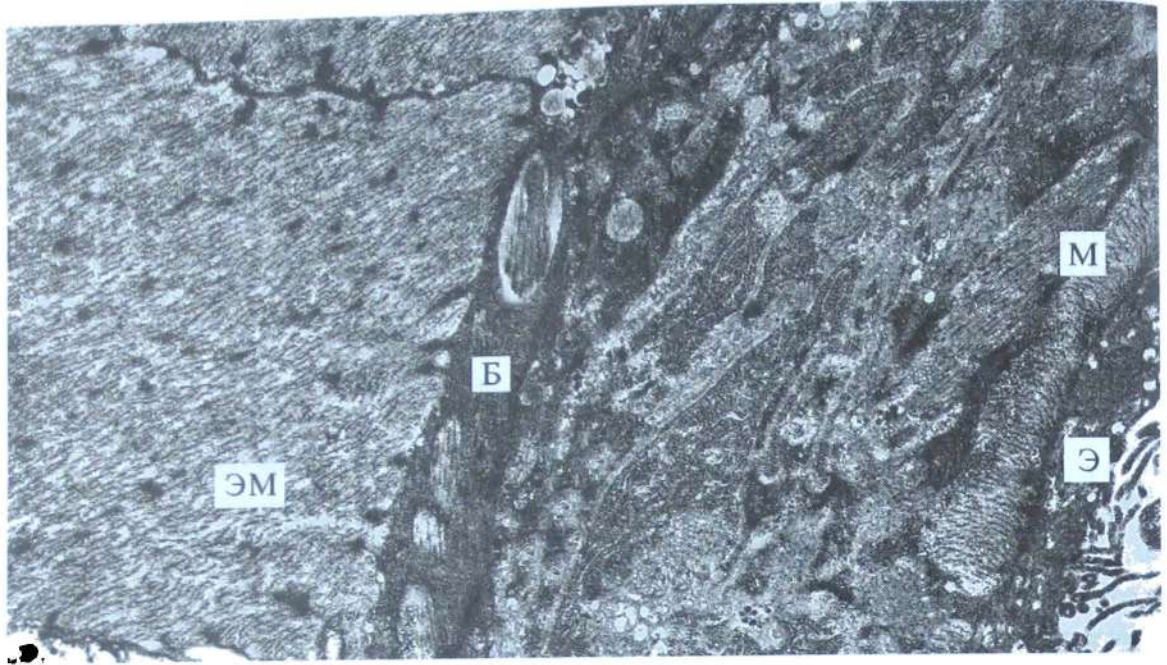


Рис. 41. Организация сумки цирруса *Microsomacanthus* sp. (по: [Корнева, 2005a])
Б – базальная пластина; М – мышечные волокна, Э – эпителий цирруса; ЭМ – волокна экстрамуральной мускулатуры

дополнительных мышечных слоя), так и на ультраструктурном уровнях (в саркоплазме появляются многочисленные плотные тела и аналоги L-каналов), что свидетельствует о более высоком уровне организации этих мышц по сравнению с гладкой мускулатурой половых протоков низших цестод [Корнева, 2005a].

6.2.3. *Proteocephalus exiguus* (отряд Proteocephalidea) и *Triaenophorus nodulosus* (отряд Pseudophyllidea)

У протеоцефалидных и псевдофиллидных цестод мышечные слои непосредственно под базальной пластинкой эпителия в копулятивных аппаратах развиты в неодинаковой степени, достигая наибольшей толщины у *P. exiguus* (отряд Proteocephalidea) (рис. 40, б и 42, а). Мышечная стенка сумки цирруса, отделяющая ее от окружающей паренхимы, сформирована различно ориентированными и богато иннервированными многочисленными мышечными слоями. Пространство между мышечной стенкой сумки цирруса и мускулатурой, подстилающей эпителий внутрибурсального участка семяпровода и циррус, заполнено многочисленными уплощенными отростками мышечных клеток, цитоплазматический матрикс которых крайне беден и содержит только отдельные фибриллы цитоскелета (рис. 42, а, б). Когда циррус свернут внутрь тела, закономерного расположения этих отростков не наблюдается, либо параллельные слои отростков форми-

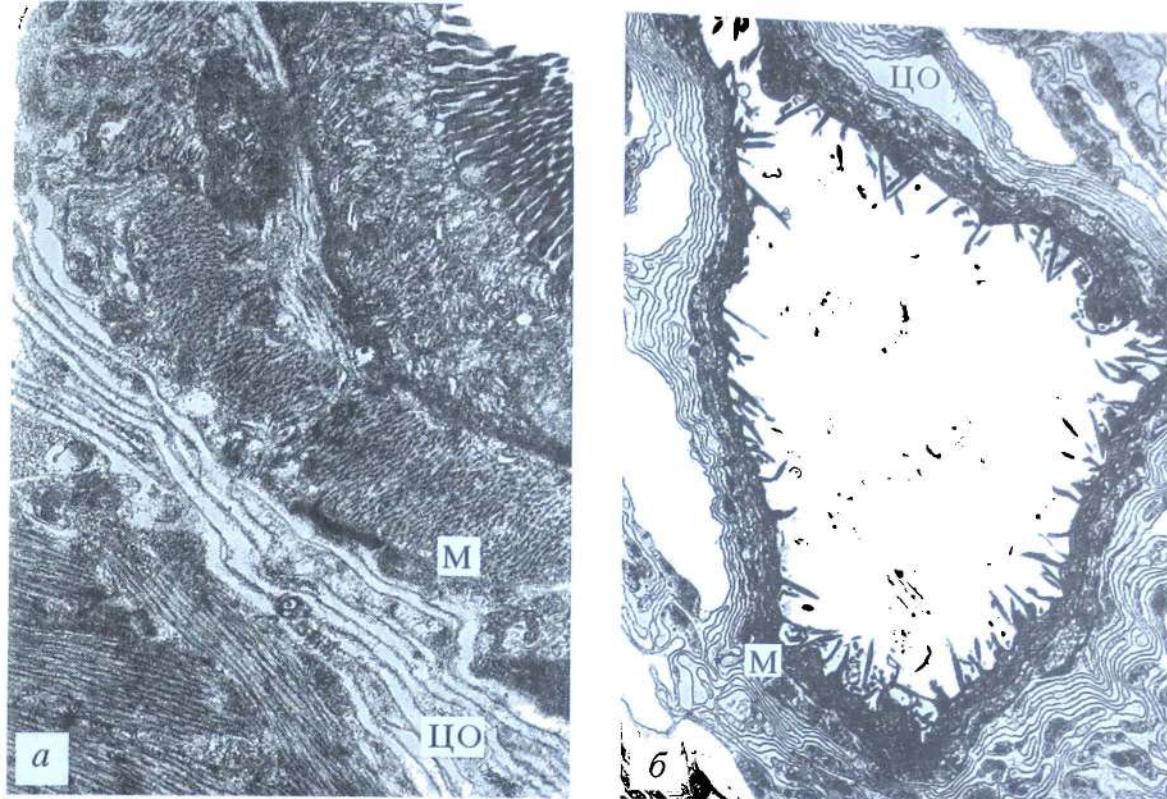


Рис. 42. Организация сумки цирруса протеоцефалидных и псевдофиллидных цестод

a – *Proteocephalus exiguus* (по: [Корнева, Давыдов, 2001a]); *б* – *Triaenophorus nodulosus* (по: [Корнева, 2002a]). М – мышечные волокна, ЦО – цитоплазматические отростки мышечных клеток

ругуют многочисленные складки и изгибы. Однако удалось проследить, что при эвагинации цирруса *Gangesia parasiluri* отростки распрямляются и сближаются, образуя упорядоченные стопки параллельных мембран [Корнева, Давыдов, 2001a]. Ядросодержащие участки мышечных клеток немногочисленны и приурочены к слоям сократимых мышечных волокон. В мышечных клетках наблюдаются уплощенные и иногда расширенные цистерны ШЭПР, где, по-видимому, осуществляется синтез предшественников межклеточных фибрилл.

Чтобы охарактеризовать весь спектр организации сумок цирруса у цестод из различных таксонов, сравним наши данные с имеющимися в литературе. Организация сумки цирруса монозоичных цестод отличается от вышеописанной у *S. gracilis* и *Microsomacanthus* sp. Так, сумка цирруса *Caryophyllaeus laticeps* (отряд Caryophyllidea) представляет собой плотную мышечную массу, окружающую циррус и семенной пузырек (рис. 40, *a*) [Давыдов и др., 1994]. Мышечные волокна не образуют выраженных слоев, а сумка в целом не отграничена от окружающей паренхимы какими-либо соединительнотканными образованиями.

Напротив, у *S. gracilis* мышечная система мужского копулятивного аппарата развита достаточно слабо, но организована в отчетливо выраженные слои кольцевых и продольных мышечных волокон, локализованных под стенкой цирруса и вокруг пограничной пластинки сумки. На наш взгляд, слабое развитие мышечной системы компенсируется возникновением мощных опорных образований в виде толстых соединительнотканых базальных пластинок.

У *Diplocotyle olrikii* мышечные слои сумки цирруса достаточно хорошо развиты, ориентированы в продольном и кольцевом направлениях, и сумка цирруса отграничена от окружающей паренхимы тонкой соединительнотканной пограничной пластинкой [Давыдов и др., 1997], отсутствующей у всех изученных представителей псевдофиллидных [Корнева, 2002а; Поддубная, 2002а], протеоцефалидных [Корнева, Давыдов, 2001а] и ниппотениидных [Корнева, 2002б] цестод, у которых внешней стенкой сумки цирруса служат слои мышечных волокон. Таким образом, тенденция структурно-функциональных преобразований мускулатуры копулятивного аппарата цестод заключается в упорядочении сократимых элементов мышечной системы, идущем параллельно развитию соединительнотканых базальных пластин.

Промежуточное положение в сравнительно-морфологическом ряду, демонстрирующем организацию сумки цирруса цестод, занимают отдельные представители высших ленточных червей, например *Cylindrotaenia hickmani* (отряд Cyclophyllidea; Nematotaeniidae) [Jones, 1989], и большинство представителей низших цестод, в частности *Proteocephalus exiguus*, *P. torulosus* и *Gangesia parasiluri* (отряд Proteocephalidea) [Корнева, Давыдов, 2001а], *Archigetes sieboldi* (отряд Caryophyllidea) [Поддубная, 2003] и *Diplocotyle olrikii* (отряд Spathebothriidea; Acrobothriidae) [Давыдов и др., 1997].

6.3. Основные направления морфологической эволюции гистологических структур на основе гладкой мускулатуры

Копулятивные и прикрепительные аппараты являются наиболее сложно устроенными и интенсивно иннервированными структурами цестод. Разнообразные модификации гладкой мускулатуры в этих аппаратах у цестод из различных систематических групп демонстрируют способность как к увеличению мышечных пучков в размерах – гипертрофию, так и к увеличению в числе – гиперплазию. При этом типичная гладкомышечная клет-

ка демонстрирует многообразные модификации строения, позволяющие добиться более сильных, быстрых и координированных действий мускулатуры, необходимых в процессах прикрепления и копуляции. Приведенные варианты строения эпителиально-мышечных прикрепительных и копулятивных аппаратов цестод – яркий пример морфологической радиации или внутригруппового разнообразия. В сравнительном морфофункциональном аспекте и мышечный бульбус хоботка, и бурса цирруса служат для выворачивания в одном случае прикрепительного хоботка, во втором случае цирруса. Эти различные по биологическому значению органы имеют сходный механизм действия: сокращение мышечных волокон увеличивает давление внутри бульбуса хоботка или бursy цирруса, которое и обеспечивает выворачивание функциональной единицы. У этих аппаратов совпадают принципы работы и, соответственно, базовые схемы, число которых невелико вследствие ограничений, обусловленных жесткими рамками физико-химических законов. По мнению Ю.В. Мамкаева [1987], степень тождества исходного материала в данном случае должна обуславливать степень сходства исследуемых структур. В приведенном выше морфологическом спектре прикрепительных и копулятивных структур для строительства во всех случаях используется один и тот же “кирпичик” – гладкомышечная клетка (и ее производные, например фибриллы межклеточного вещества). Однако при сравнении ультраструктурных особенностей мышечных волокон обращает на себя внимание тот факт, что мускулатура прикрепительных аппаратов претерпевает качественное усложнение, при котором гладкомышечные клетки по своим характеристикам могут приближаться к поперечно-полосатой мускулатуре (как у *Grillotia erinaceus* и *Echinobothrium chisholmae*), либо приобретать уникальное “продольно-кольцевое” строение (как у *Sobolevicanthus gracilis*). В то же время преобразования мускулатуры копулятивных аппаратов носит скорее количественный характер, при котором происходит механическое утолщение базальной пластинки и/или увеличение числа и размера мышечных слоев, ограничивающих бурсу цирруса. Это явление легко объяснимо. Если структурное усложнение гладкой мускулатуры прикрепительных аппаратов обеспечивает большую силу ее сокращения и более высокую степень подвижности хоботков, то резкое сокращение половой бursy при эвагинации цирруса было бы лишним или даже вредным, так как вооруженный мощными конусовидными микротрихиями циррус мог бы повредить стенку атриума или вагины. Кроме того, прикрепительный аппарат испытывает постоянные функциональные

нагрузки в течение всего существования паразита в кишечнике хозяина, тогда как копулятивный аппарат прсглоттид, по-видимому, является однократно функционирующей структурой [Корнева, Бисерова, 2005]. Иначе говоря, несмотря на единство использованного “строительного материала” и механизма действия (для достижения эвагинации), направленность морфологических изменений у прикрепительных и копулятивных структур под влиянием конкретных условий их функционирования оказывается разной. Описанные способы усложнения ультраструктурной организации гладкой мускулатуры или микроанатомической организации сумок цирруса и хоботковых бульбусов демонстрируют морфологический спектр, отражающий внутригрупповое многообразие гистологических структур и реализующий большинство теоретически возможных морфофункциональных вариантов, в зависимости от возникших в процессе эволюции потребностей организма.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МАТОЧНОГО ЭПИТЕЛИЯ С РАЗВИВАЮЩИМИСЯ ЗАРОДЫШАМИ

У монозоичных и некоторых низших цестод, жизненные циклы которых осуществляются в водной среде, развитие онкосферы протекает под защитой толстой и твердой яйцевой оболочки, что обуславливает относительную независимость эмбриона от материнского организма. В этом случае оплодотворенная яйцеклетка получает энергию для развития за счет множества желточных клеток, что приводит к необходимости формирования полилецитальных яиц. У представителей протеоцефалидных, ниппотениидных и циклофиллидных цестод развитие зародыша осуществляется в матке, и соответственно питание онкосферы должно происходить за счет материнского организма. Поэтому массивная защитная яйцевая скорлупа в процессе эволюции сменяется тонкой проницаемой яйцевой капсулой. Вынашивание яиц до достижения ими инвазионного состояния на основе формирования более тесных взаимоотношений со стенкой матки сыграло важную роль в эволюции цестод, позволяя адаптироваться к новым хозяевам и развивать наземные жизненные циклы. Следовательно, формирование твердой яйцевой скорлупы и создание запаса питательных веществ для развивающегося эмбриона потеряли свою функциональную значимость, что привело к утрате основных функций, исходно свойственных желточным клеткам. Результатом этого стало сокращение числа желточных клеток, участвующих в формировании сложного яйца, и уменьшение количества желточного материала в каждой желточной клетке [Swiderski, Xylander, 2000]. Таким образом, переориентация зародыша на питание непосредственно за счет материнского организма привела к формированию яиц олиголецитального типа (оплодотворенную яйцеклетку питают одна-две желточных клетки). При более подробном рассмотрении взаимоотношений маточно-го эпителия и зародышевых оболочек становится очевидным, что взаимоотношения эти многообразны, возникали в процессе эволюции неоднократно и демонстрируют различную степень зависимости яиц от трофической поддержки матки. В то же время присущая цестодам гистологическая пластичность позволила маточному эпителию сформировать не только разновариантные контакты с оболочками зародышей, но и привела к появлению нескольких разновидностей самой матки.

В молодых члениках *C. acheilognathi* матка представляет собой узкую изогнутую трубку, которая расширяется в мускулистый маточный мешок, в котором и накапливаются яйца. В самой матке они встречаются крайне редко. В зрелых члениках матка очень растянута, поскольку наряду с маточным мешком тоже обильно заполнена яйцами и занимает практически все пространство между желточниками. Однако на протяжении всей стробилы в полости маточной трубки яйца располагаются свободно, тогда как в маточном мешке яйца, оказавшиеся вблизи маточного эпителия, тесно контактируют с его многочисленными ламеллярными выростами и оказываются как бы окруженными или полуокруженными мощными прядями этих цитоплазматических выростов.

На ультраструктурном уровне стенка маточной трубки *C. acheilognathi* представляет собой синцитиальный эпителиальный слой, в толще которого располагаются немногочисленные ядра. На поверхности эпителия находятся тонкие недлинные цитоплазматические выросты, с противоположной стороны эпителия расположен базальный матрикс и многочисленные, но не крупные мышечные волокна (рис. 43, а). Стенка маточного мешка отличается более мощным развитием базальной пластинки и мускулатуры, которая представлена многочисленными разнонаправленными слоями мышечных волокон. Маточная пора образуется путем слияния стенки маточного мешка и небольшого впячивания наружных покровов. Маточная пора не имеет собственного сфинктера. Выход яиц, по-видимому, регулируется сокращением мускулатуры маточного мешка. Поверхность эпителия в различных отделах маточного мешка имеет различную структуру. Если вблизи стенки яйца отсутствуют, поверхность идентична поверхности маточного эпителия и несет длинные цитоплазматические выросты. Если вблизи эпителия располагаются яйца, у которых начинается процесс образования яйцевой скорлупы, цитоплазматические выросты длинными мощными прядями, формирующими своеобразную сеть, контактируют с оболочкой яйца (рис. 43, б и 44). Контакт между эпителием маточного мешка и яйцами, с полностью сформированной яйцевой скорлупой, постепенно ослабевая, сохраняется до окончания процессов склеротизации скорлупки, что изменяет ее электронную плотность и, очевидно, проницаемость (рис. 43, в и 44). Такие яйца оказываются вблизи стенки маточного мешка в своеобразных капсулах, образованных пластами тонких цитоплазматических

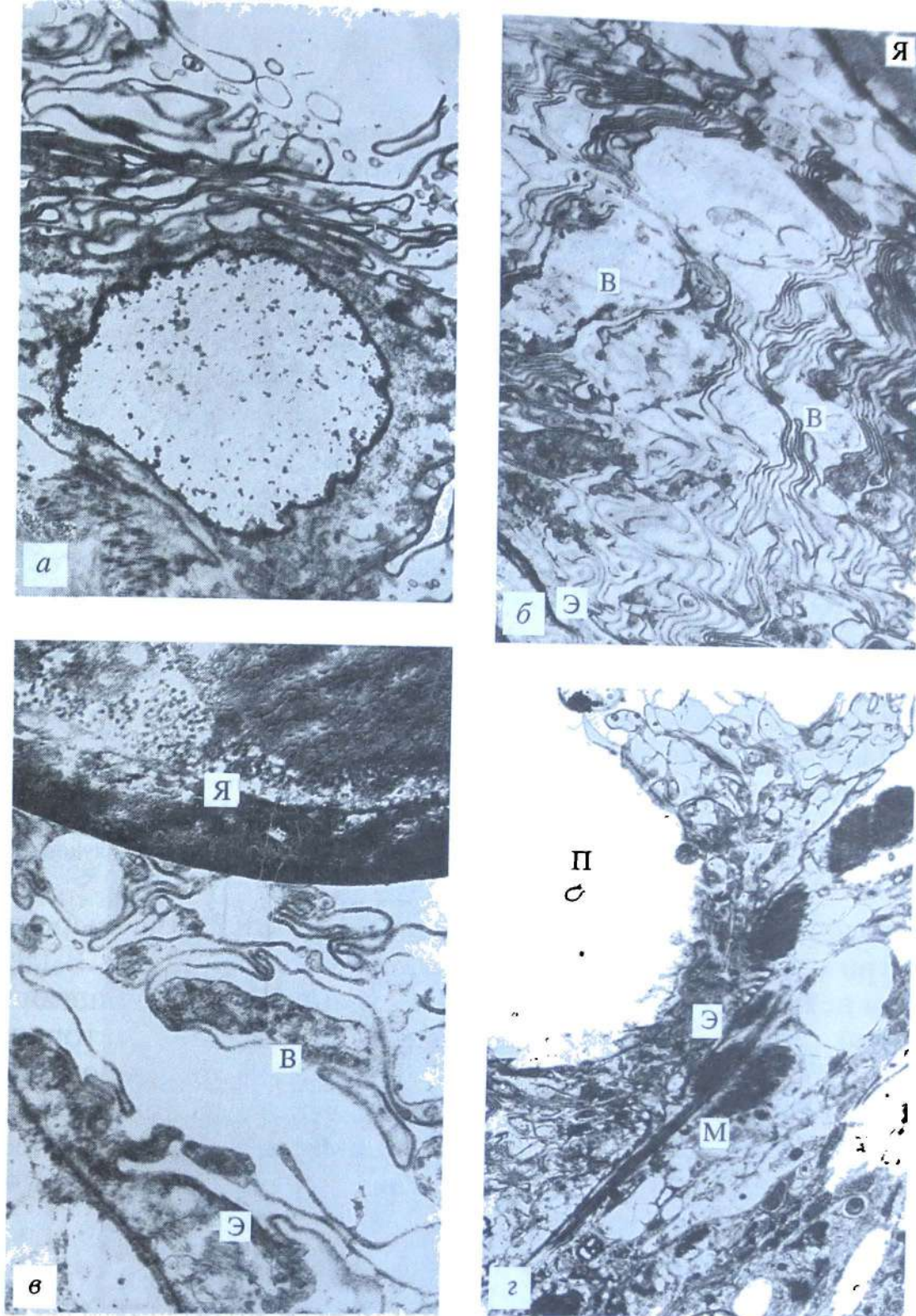


Рис. 43. Ультраструктурная организация эпителия матки у *Clestobothrium acheilognathi* (по: [Корнева, 20056])

а – ядро эпителия маточной трубки; *б, в* – контакт эпителия маточного мешка со скорлупой яйца в процессе склеротизации; *г* – общий вид эпителия маточного мешка после открепления полностью сформированных яиц. В – цитоплазматические выросты эпителия; М – мускулатура; П – полость маточного мешка; Э – эпителий; Я – яйцо

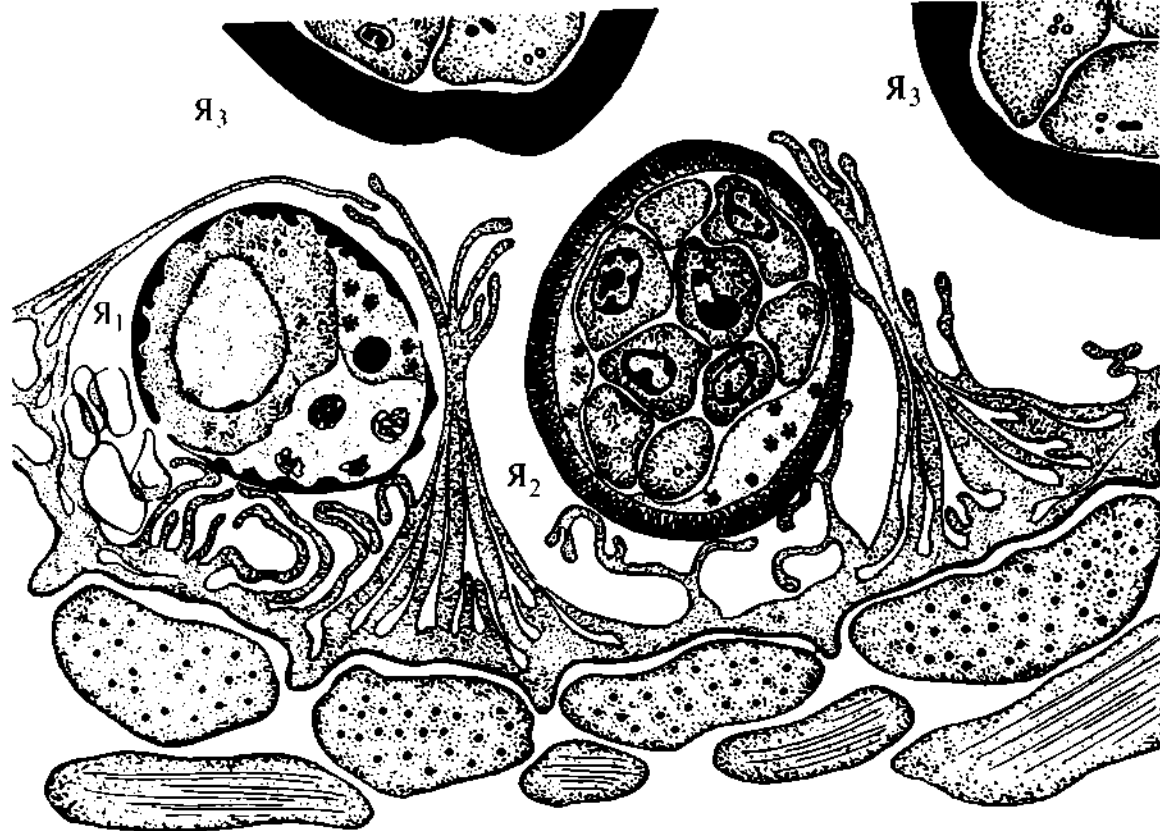


Рис. 44. Схема взаимоотношений плацентарного типа у *Clestobothrium acheilognathi* на разных стадиях формирования яйцевой скорлупы (по: [Корнева, 20056])

Я₁ – яйцо с формирующейся скорлупой; Я₂ – яйцо со сформированной, но не склеротизированной скорлупой; Я₃ – яйцо со сформированной склеротизированной скорлупой

выростов эпителия. Отдельные цитоплазматические выросты внутри капсул сохраняют контакты с яйцевой скорлупой. Вместе с тем некоторые яйца окружены капсулами, охватывающими их только с одной стороны, обращенной к эпителию маточного мешка. Большинство яиц с толстой, полностью сформированной и склеротизированной скорлупой локализуются свободно в полости маточного мешка, а на месте их бывшего прикрепления в эпителиальных выростах остаются углубления (рис. 43, 2 и 44) [Корнева, 20056].

7.2. *Proteocephalus thymalli* и *P. torulosus* (отряд Proteocephalidea)

Стенка матки протеоцефалид образована типичным для цестод синцитиальным эпителием, содержащим в толще немногочисленные ядра. Выраженный базальный матрикс отсутствует, тонкие мышечные волокна, подстилающие эпителий матки, встречаются редко. Эпителию *P. thymalli* присуща синтетическая активность: в цитоплазме синтезируется, а затем выводится в по-

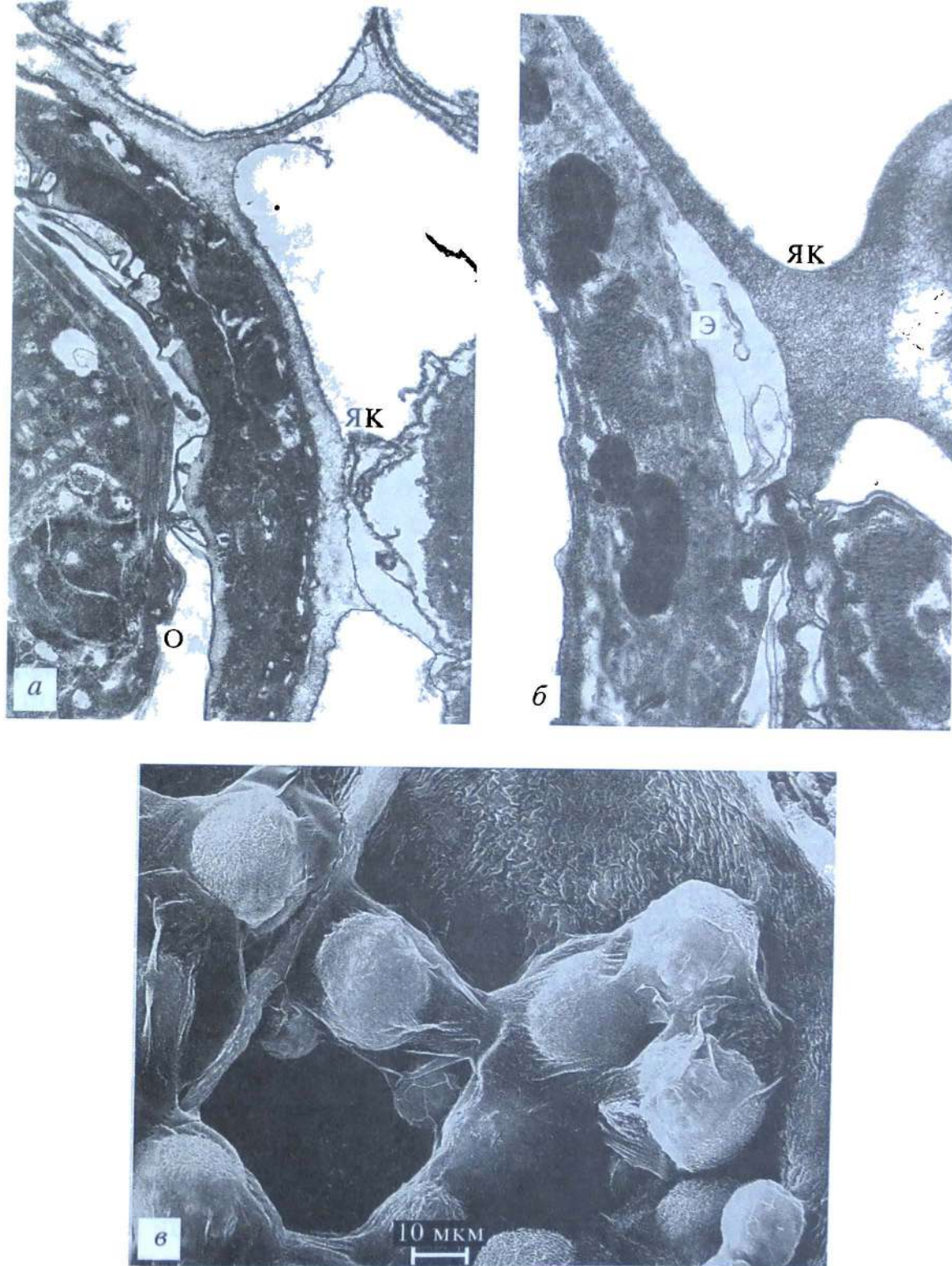


Рис. 45. Взаимоотношения плацентарного типа у *Proteocephalus thymalli* (а, б) и *P. torulosus* (в) (по: [Корнева, 2005б])

а – контакт двух онкосфер; б – контакт маточного эпителия и выростов яйцевой капсулы; в – общий вид взаимоотношений стенки матки и яйцевых оболочек. О – онкосфера; Э – эпителий; ЯК – яйцевая капсула

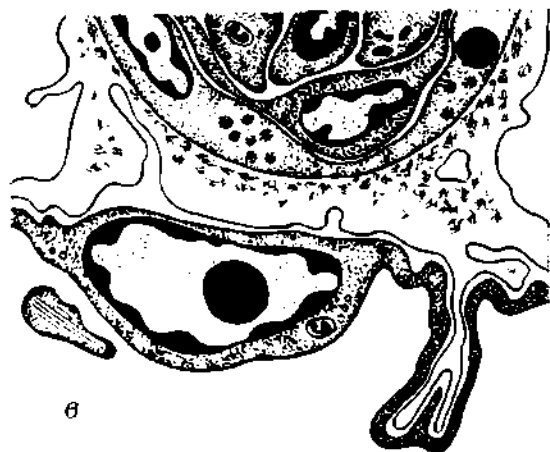
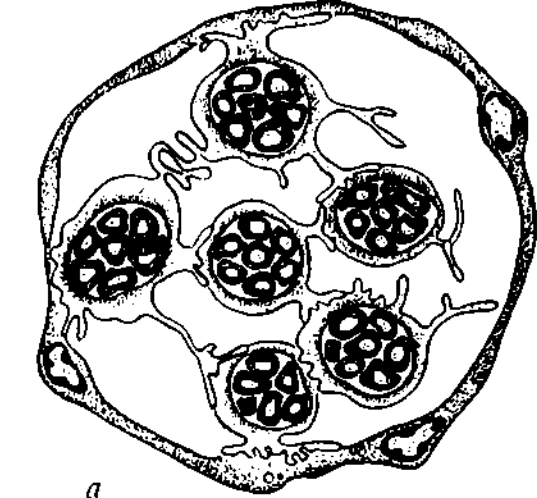


Рис. 46. Схема плацентарных взаимоотношений у *Proteocephalus thymalli* и *P. torulosus* (по: [Корнева, 20056])

а – общий вид матки с развивающимися зародышами; *б* – контакт двух яйцевых капсул; *в* – контакт яйцевой капсулы и эпителия матки

лость электронно-плотный секрет, имеющий концентрическую слоистость, а для ультраструктурной организации маточного эпителия *P. torulosus* характерно присутствие крупных липидных капель, что свидетельствует об активном трофическом взаимодействии организма червя и развивающихся эмбрионов. На апикальной поверхности эпителия матки наблюдаются тонкие цитоплазматические выросты.

При попадании яйца в матку его капсула вступает в контакт с яйцевыми капсулами соседей, в результате чего формируется единая питающая оболочка, охватывающая все зародыши в полости матки, что, по-видимому, способствует более тесному их взаимодействию и формирует единую функциональную систему снабжения яиц питательными веществами (рис. 45, *а–в* и рис. 46, *а, б*). Зародыши, расположенные вблизи маточного эпителия, формируют с ним контакт: выросты яйцевой капсулы тесно переплетаются с ламеллами маточной стенки (рис. 45, *б* и 46, *в*) [Корнева, 20056].

7.3 *Nippotaenia mogurndae* (отряд Nippotaeniidea)

Маточному эпителию *N. mogurndae* присущи глубокие инвагинации, на апикальной поверхности находятся крупные цитоплазматические выросты и многочисленные ламеллы. В цитоплазме синцитиального маточного эпителия присутствует гликоген, под базальной мембраной концентрируются волокна межклеточного матрикса, формируя рыхлую базальную пластинку, которую подстилает слой мускулатуры. Отходящие от ее сократимых участков цитоплазматические выросты внедряются в инвагинации базальных отделов эпителия, что плотно связывает эпителий стенки матки и мышечный слой в единую функциональную систему.

Развивающиеся яйца *N. mogurndae*, попадая в матку, оказываются прикрепленными к ее стенке. В особенности это явление характерно для маточных дивертикулов. При этом цитоплазматические и тонкие ламеллярные выросты эпителия матки оказываются тесно переплетенными с выростами яйцевой капсулы (рис. 47, а, б), причем ее выросты образуются на любом участке поверхности и не приурочены к какому-либо полюсу зародыша (рис. 48). Подобное явление связано с активным трофическим обменом между организмом червей и развивающимися в нем яйцами, на что указывает, во-первых, плотный плацентарный контакт между маткой и яйцами, во-вторых, тонкая капсула яиц, через которую, очевидно, возможен активный метаболический обмен, в-третьих, присутствие значительных количеств гликогена в эпителиальной стенке, в-четвертых, что служит наиболее важным доводом, в тесных взаимоотношениях с маткой оказываются только яйца с развивающейся онкосферой. По нашим наблюдениям, плацентарный контакт яиц со стенкой матки сохраняется до начала формирования у зародыша (онкосферы) специализированных структур (желез, крючьев и др.), после чего яйца открепляются и оказываются свободно расположенными в полости матки [Davydov, Korneva, 2000].

7.4. *Microsomacanthus* sp. (отряд Cyclophyllidea)

Маточный эпителий *Microsomacanthus* sp. представляет собой ядерный симпласт, содержащий в толще цитоплазмы многочисленные рибосомы, что свидетельствует о его синтетической активности и способности активно взаимодействовать с развивающимися зародышами. Зародыши располагаются в основном в полости матки, контактируя между собой тонкой наружной капсу-

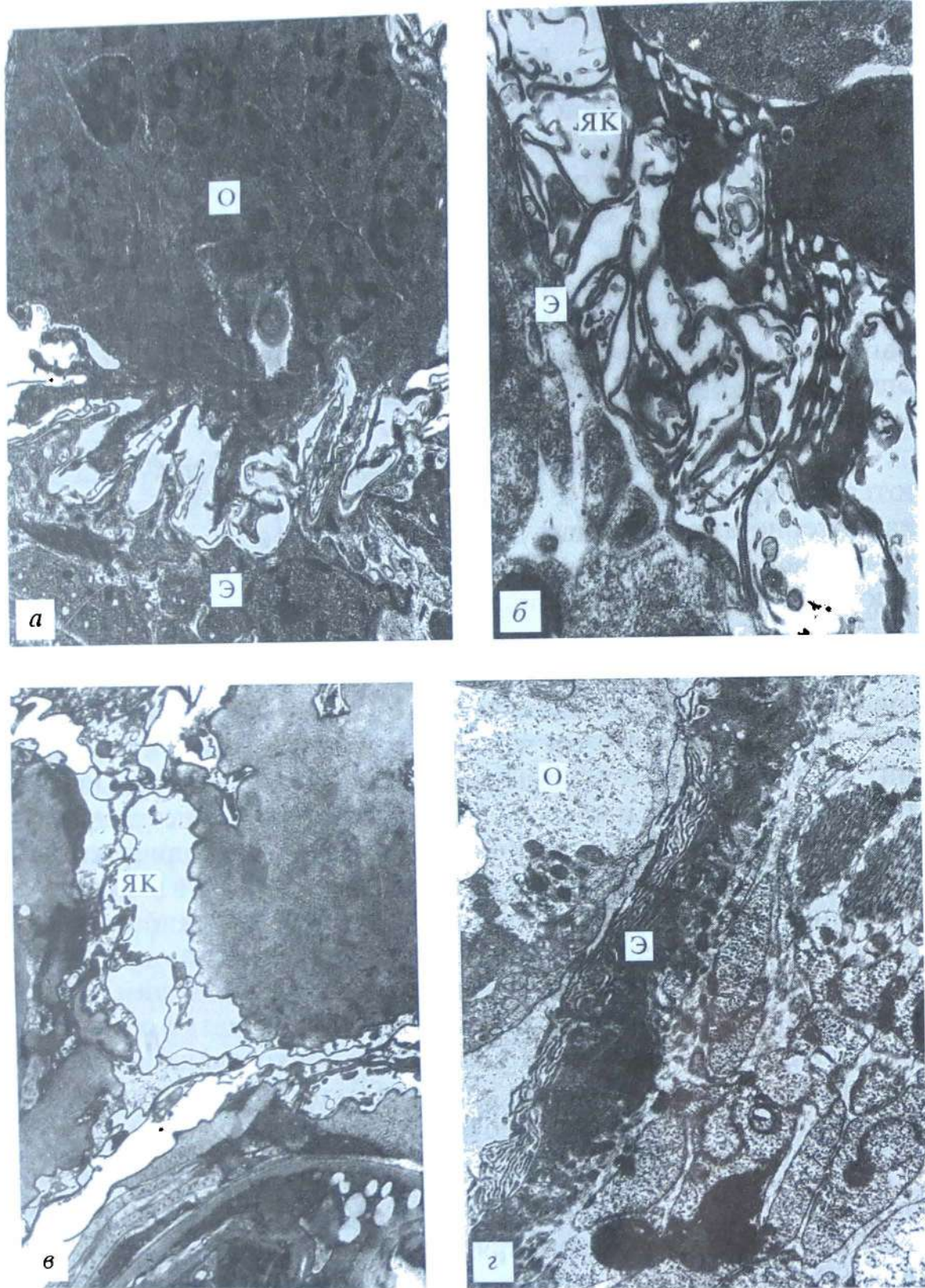


Рис. 47. Взаимоотношения маточной стенки и развивающихся зародышей

а – общий вид контакта зародыша и маточного эпителия у *Nippotaenia mogurndae*; *б* – переплетение маточных ламелл и выростов яйцевой капсулы у *Nippotaenia mogurndae* (по: [Davydov, Korneva, 2000]); *в* – контакт яйцевых капсул у *Microsomacanthus* sp.; *г* – контакт зародыша и маточного эпителия у *Microsomacanthus* sp. О – онкосфера; Э – эпителий матки; ЯК – яйцевые капсулы

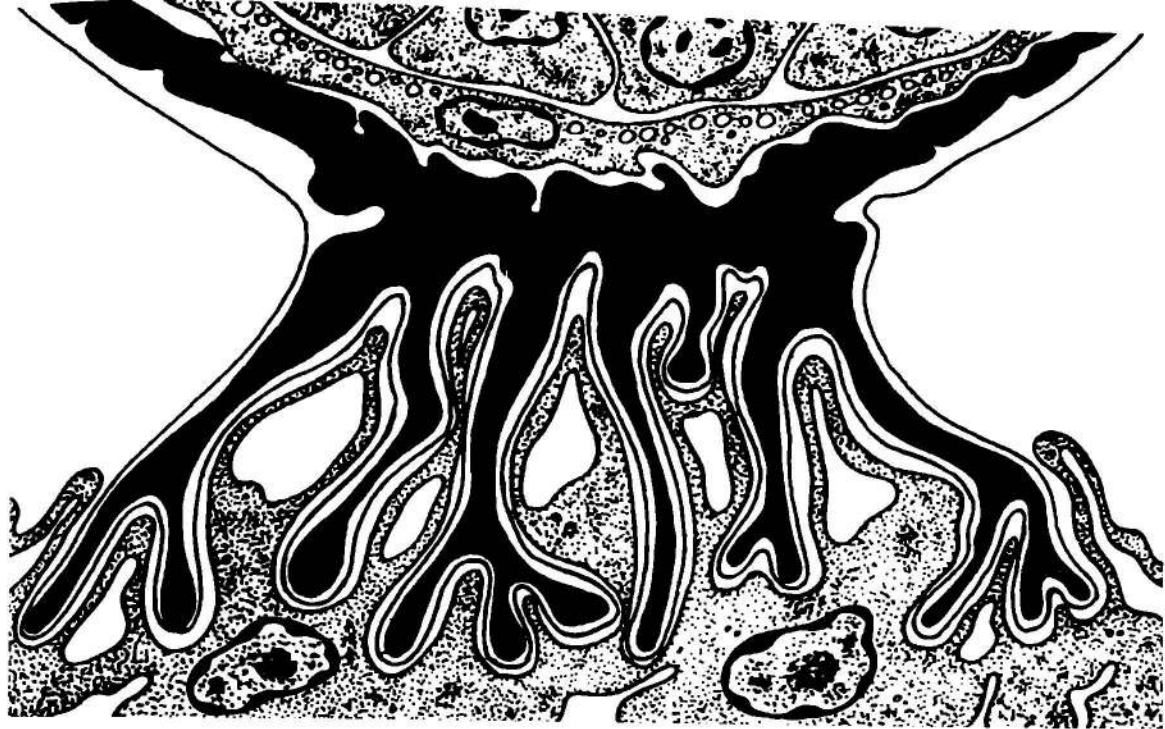


Рис. 48. Схема взаимоотношений плацентарного типа у *Nippotaenia mogurndae* (по: [Davydov, Korneva, 2000])

лой, которая образует длинные выросты (рис. 47, в). Маточный эпителий формирует недлинные ламеллярные структуры, к которым прилегают развивающиеся зародыши, расположенные вблизи стенки матки (рис. 47, г). В результате все зародыши в полости матки оказываются соединенными между собой и через посредничество краевых личинок с маточным эпителием. Формируется единая трофическая система материнский организм–многочисленное потомство, которая обеспечивает равномерное распределение питательных веществ между всеми зародышами, в каком бы месте матки они ни находились, как бы далеко от источника пищи ни располагались.

7.5. Эволюционные тенденции развития матки у цестод

У большинства изученных цестод с полилецитальным типом формирования яиц (представители отрядов Caryophyllidea и Pseudophyllidea) и у некоторых паразитов из отряда Proteocephalidea эпителий матки образован ядерным синцитием, несущим на поверхности редкие цитоплазматические выросты [Давыдов и др., 1994; Корнева, Давыдов, 2001б; Корнева, 2001]. Исключением является организация среднего отдела матки у *Caryophyllaeus laticeps* и *Diplocotyle olrikii*, эпителий которого преобразуется в на-

стоящее секреторное образование. Продуцируемый им секрет адсорбируется на поверхности яйцевой скорлупы, защищающей зародыш при прохождении по пищеварительному тракту хозяина [Давыдов, Поддубная, 1988; Давыдов и др., 1997]. У большинства представителей отряда *Pseudophyllidea* яйца окружены плотной скорлупой и накапливаются в полости матки (или маточного протока и маточного мешка). Так, появление первых, способных к дальнейшему развитию яиц в матке *Triaenophorus nodulosus* зарегистрировано в начале января, однако массовая откладка яиц происходит в мае–начале июня [Куперман, 1973]. Безусловно, полугодовой срок накопления и сохранения зрелых яиц требует наличия хотя бы минимальных процессов обмена с материнским организмом. Как было показано на *Diphyllobothrium latum*, полилецитальные яйца, окруженные склеротизированной яйцевой скорлупой, проницаемы для газов [Grabiec et al., 1964], причем газообмен зависит от толщины скорлупы, а также количества и глубины ямок на поверхности скорлупы, которые различаются, например, у морских и пресноводных ботриоцефалид [Куперман, 1988; Berrada-Rkhami, Gabrion, 1990]. Однако обнаруженное нами разрушение плацентарного взаимодействия после склеротизации яйцевой скорлупы у *Cleistobothrium acheilognathi* свидетельствует об ухудшении проводимости скорлупы и неэффективности обмена в данных условиях. Можно предположить, что плацентарные взаимоотношения у *C. acheilognathi*, развитие онкосферы которого происходит во внешней среде, ограничены во времени и пространстве. Во-первых, относительно небольшое количество яиц вовлекается во взаимодействия плацентарного типа. Особенно это становится очевидным при массовой яйцепродукции, когда маточный проток заполняется свободно локализованными яйцами и лишь некоторые яйца в маточном мешке контактируют с разросшимися ламеллами эпителия. Во-вторых, наиболее тесный контакт с максимальным количеством цитоплазматических выпячиваний от стенки маточного мешка наблюдается у яиц с не полностью сформированной яйцевой скорлупой и несколько менее интенсивный контакт с яйцами, у которых еще не завершились процессы склеротизации. По-видимому, процессы фенольного задубливания изменяют проницаемость скорлупы и делают плацентарные взаимоотношения либо невозможными, либо малоэффективными, и в данном случае мы наблюдаем не доведенную до логического конца и не способную осуществить свое предназначение (наилучшее взаимодействие зародыша с организмом матери) попытку формирования плацентарных взаимодействий.

Переход от нематочного к внутриматочному типу эмбрионального развития, который имеет место в эволюции цестод, неизбежно должен был привести к более интенсивному обмену между зародышами и маточным эпителием и появлению новых морфофункциональных разновидностей матки. Этому способствует тонкая несклеротизированная яйцевая капсула олиголецитальных яиц, которая не препятствует проникновению питательных веществ. У цестод формируются многообразные варианты взаимоотношений. У *Nippotaenia mogurndae* возникли взаимоотношения плацентарного типа, где онкосферы вплоть до достижения определенного уровня развития (до формирования крючьев, желез проникновения и т.д.) оказываются прикрепленными к маточному эпителию, когда выросты их тонкой яйцевой капсулы, подобно переплетающимся пальцам, контактируют с выростами маточного эпителия. Яйца с полностью сформированной онкосферой открепляются и локализуются в полости матки свободно как в зрелых задних члениках червя, так в передвигающихся внутри хозяина оторвавшихся члениках [Davydov, Korneva, 2000]. У *Proteocephalus thymalli* и *P. torulosus* взаимодействия между маткой и яйцами усложнились таким образом, что контакт плацентарного типа возник на двух различных уровнях. На первом уровне осуществляется взаимодействие между выростами маточного эпителия и тонкой яйцевой капсулой тех яиц, которые лежат вплотную к маточной стенке. Следующий уровень – формирование контакта между соседними яйцевыми капсулами, что позволяет образовать единую функциональную систему и распределять питательные вещества между всеми развивающимися зародышами, в том числе расположенными глубоко в полости матки [Корнева, 2005б].

Таким образом, возникновение взаимоотношений плацентарного типа происходило неоднократно, в филогенетически отдаленных группах цестод, поскольку такой способ снабжения зародышей питательными веществами оказался самым эффективным. Помимо общих ультраструктурных признаков (тесный контакт цитоплазматических выростов маточного эпителия и наружной яйцевой оболочки) в каждом отряде наблюдаются характерные особенности организации. У *Clestobothrium acheilognathi* (отряд Pseudophyllidea) продолжительному контакту препятствует процесс склеротизации яйцевой скорлупы, а у *Nippotaenia mogurndae* (отряд Nippotaeniidea) отношения плацентарного типа прерываются после достижения онкосферой инвазионности. В то же время тонкая яйцевая капсула позволяет *Proteocephalus thymalli*, *P. torulosus* (отряд Proteocephalidea) и *Nippotaenia mogurndae*

(отряд Nippotaeniidea) формировать длинные выросты этой капсулы, которые тесно переплетаются с выпячиваниями маточной стенки (или соседних капсул в случае протеоцефалидных цестод и *Microsomacanthus* sp.). Активная секреция характерна только для маточного эпителия *P. thymalli*, хотя выведение электронно-плотных концентрических секреторных гранул приурочено в основном к маточным дивертикулам, а у *Nippotaenia togurndae* для цитоплазмы маточного эпителия характерны активные процессы белкового синтеза, о чем свидетельствуют крупные концентрические цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулюма (ШЭПР).

У циклофиллидных цестод процесс формирования более тесных взаимоотношений зародышей со стенкой матки происходит несколькими различными путями. У *Pseudhymenolepis redonica* [Tkach, Swiderski, 1997] и представителей рода *Oochoristica* [Conn, Etges, 1984; Свидерский, Ткач, 1998] матка очень рано распадается на однойцевые маточные капсулы. При этом маточный эпителий вплоть до стадии зрелых онкосфер сохраняет ядра и многочисленные органеллы, т.е. представляет собой фрагментированную, но активно функционирующую матку. У изученных четырех представителей гименолепидид [Conn, Forman, 1993; Conn, 1993b] эпителий матки формирует мощные складки, каждая из которых образует широкие и длинные выросты, а те, в свою очередь, – тонкие пальцеобразные выпячивания. В результате матка оказывается подразделенной на ячейки, в каждой из которых содержится одно или несколько яиц, однако каждое яйцо контактирует со стенками ячейки. Маточный эпителий содержит интенсивно функционирующий синтетический аппарат (ШЭПР и свободные рибосомы) и синтезирует электронно-плотные сферические тельца.

Помимо вышеописанных разнообразных маточных структур у циклофиллидных цестод в процессе эволюции сформировались разнообразные яйцезащитные образования паренхиматозного происхождения: парутеринные органы, паренхиматозные и парутеринные капсулы, в каждой из которых содержится по несколько яиц [Swiderski, Tkach, 1997b; Свидерский, Ткач, 1998]. На примере *Mesocestoides lineatus* [Conn et al., 1984; Conn, 1987] было показано, что первоначально развитие яиц осуществляется в матке, в которой можно выделить трубчатую часть и маточный мешок. Именно в передней части матки происходит формирование парутеринного органа, эпителий которого является продолжением эпителия маточного мешка. Возможно, формирование тесных взаимоотношений яиц и эпителия маточного мешка (до форми-

рования парутеринного органа) в данном случае осуществляется так же, как у *Clestobothrium acheilognathi*.

Таким образом, одной из основных эволюционных тенденций, связанных с совершенствованием репродуктивной функции цестод, является видоизменение матки для формирования более тесных взаимоотношений между ее стенкой и зародышевыми оболочками при переходе от внEMATОЧНОГО к внутриматочному типу эмбрионального развития. Вероятно, матка у цестод с полилецитальным типом яиц служит в большей степени резервуаром и выполняет накопительную функцию, тогда как у цестод с олиголецитальными яйцами матка приобретает новую функцию – интенсивное снабжение питательными веществами развивающихся зародышей. В результате интенсификация снабжения зародышей питательными веществами у цестод протекает несколькими различными способами. Во-первых, формируются разнообразные, более или менее продолжительные взаимоотношения плацентарного типа. Во-вторых, у циклофиллидей возникают многочисленные модификации маточного эпителия, например, в виде разветвленных выростов, разбивающих пространство матки на отдельные ячейки, или распада матки на активно функционирующие яйцевые капсулы. Такие конструкции приводят к увеличению площади поверхности и позволяют обеспечить всем яйцам контакт с маткой и предоставить им равные условия для развития.

СИМБИОНТНАЯ МИКРОФЛОРА ТЕГУМЕНТА

Полифункциональная природа покровов у плоских червей открыта давно и подробно изучена на разных этапах жизненных циклов [Куперман, 1988; Галактионов, Добровольский, 1998; и др.]. Однако в последние годы было установлено, что выполнение тегументом функций отсутствующей пищеварительной системы привело покровный (по гистологическим признакам) эпителий к приобретению ряда специфических особенностей, характерных для пищеварительно-транспортных поверхностей [Taylor, Thomas, 1968; Аркинд, Раева, 1971; и др.]. Оказалось, что цестоды, лишенные собственной пищеварительной системы, обладают механизмами мембранного пищеварения и активного транспорта, что позволяет им использовать не только диету хозяина, но также и ферменты хозяина, адсорбированные на поверхности их тела [Кузьмина и др., 2000]. Хотя активность пищеварительных ферментов цестод в 2–4 раза ниже, чем у рыб, в то же время интенсивность транспортных процессов гельминтов значительно выше, чем у их хозяев, и по эффективности близка к таковой у высших позвоночных [Izvekova et al., 1997]. Таким образом, тегумент цестод в процессе эволюции приобрел характеристики истинного кишечного эпителия, что служит ярким примером проявления тканевой пластичности. Более того, было показано, что тегумент цестод обладает собственной симбионтной микрофлорой, которая является необходимым элементом в многоэтапном процессе пищеварения [Izvekova et al., 1997].

Хорошо известно, что симбионтная микрофлора, обитающая в кишечнике, эволюционно закреплена и необходима для существования большинства многоклеточных организмов [Уголев, 1985], поскольку микроорганизмы, заселяющие кишечник, обладают набором специфических ферментов и активно участвуют в процессе пищеварения, гидролизуя субстраты, недоступные ферментам хозяина [Уголев, Кузьмина, 1993]. В результате жизнедеятельности кишечной микрофлоры синтезируются витамины и другие незаменимые вещества. Таким образом, микроорганизмы, населяющие пищеварительный тракт макроорганизма, обуславливают наличие в нем “эндоэкологии” [Кузьмина и др., 2000].

Однако признание того факта, что тегумент цестод является очень сложной системой, обладающей собственной симбионтной микрофлорой, привело к появлению нового многообещающего

направления исследований, которое было начато на теплокровных животных [Arne et al., 1983]: изучение взаимоотношений между микрофлорой кишечника и микрофлорой гельминтов, обитающих в пищеварительном тракте. Аналогичные исследования были проведены на холоднокровных животных – рыбах, в результате было установлено, что со слизистой поверхностью кишечника хозяина и с тегументом паразита с различной степенью прочности также ассоциируется значительное количество бактерий [Hansen, Olafsen, 1999; Извекова, Лаптева, 2002]. При этом в кишечнике рыбы гельминт и симбионтная микрофлора формируют микробиоценоз, где не только ферменты хозяина, но и бактериальные протеолитические и амилалитические ферменты участвуют в процессах пищеварения как хозяина, так и его паразита [Извекова, 2003; Извекова, Лаптева, 2004]. Ферменты бактерий способны гидролизовать углеводы различной сложности – от полисахарида крахмала до дисахаридов сахарозы и мальтозы, что снижает энергетические затраты макроорганизмов на их гидролиз [Извекова, 2005]. Установлено, что симбионтная микрофлора обладает широким спектром гидролаз и синтезирует внеклеточные протеиназы, способные гидролизовать белковые субстраты [Лубянскене и др., 1989; Сафонова и др., 1999]. В периплазматическом пространстве грамотрицательных бактерий была выявлена активность кислой фосфатазы [Чернов и др., 1984].

С использованием методов сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии было убедительно показано, что не только слизистая кишечника рыб, но и поверхность паразитов покрыта многочисленными и разнообразными бактериями. Например, у *Triaenophorus nodulosus* (отряд Pseudophyllidea) было описано восемь морфотипов бактерий, колонизирующих поверхность тегумента [Корнева, Плотников, 2006]. Бактерии-ассоцианты колонизируют в основном апикальные части специализированных поверхностных структур (микроворсинки кишечника и микротрихии тегумента цестоды), однако часть бактерий в значительно меньших количествах выявляется в более глубоких слоях: между микротрихиями и микроворсинками и в их основании. Морфологические и ультраструктурные характеристики поверхностной и глубинной популяций микроорганизмов существенно отличаются. Также значительно различаются бактерии, колонизирующие слизистую кишечника и тегумент паразитов.

Литература, посвященная симбионтной кишечной микрофлоре, содержит описания микроорганизмов обычных размеров, т.е. более микрона. Между тем, концевые отделы микротрихий у паразитов и апикальные части микроворсинок кишеч-

ника у рыб-хозяев колонизированы значительным количеством одиночных наннобактерий и микроколониями этих прокариотических клеток. Поверхностная микрофлора у паразитов, представителей отрядов *Pseudophyllidea* и *Proteocerphalidea*, состоит из преобладающих в бактериальном сообществе звездчатых микроколоний, кокков и мелких палочек, а также коккопалочек, относящихся к группе наннобактерий, поскольку их размеры существенно меньше микрона и составляют 200–500 нм (рис. 49, а–г). При исследовании аналогичных объектов посредством трансмиссионной электронной микроскопии наннобактерии наблюдались лишь случайно, утрачиваясь в процессе обработки материала. В литературе сложилось мнение, что наннобактерии (обнаруженные на геологических образцах и в почве) образуются из обычных бактерий, которые обитали в среде с лимитированными питательными субстратами в ранней логарифмической фазе своего роста (см. обзор: [Вайнштейн, Кудряшова, 2000]). По нашим наблюдениям, наннобактерии, образующие биопленку на пищеварительно-транспортных поверхностях рыб и цестод и обитающие преимущественно в условиях изобилия питательных веществ, составляют нормальную симбионтную микрофлору, сосуществующую с традиционно изучаемыми бактериями. Возможно, именно эта многочисленная группа бактерий синтезирует большую часть протеолитических и амилолитических ферментов, которые принимают участие в процессах пищеварения как хозяина, так и паразита. Выраженная колонизационная способность наннобактерий, очевидно, указывает на их автохтонное происхождение, обеспечивает их участие в формировании мукозной биопленки и регуляции функциональной активности этой пленки.

Глубинная популяция бактериальных симбионтов характерна не для всех цестод, и у отдельных видов представлена в очень незначительном количестве. Среди глубинной микрофлоры цестод отмечены кокки; всевозможные тонкие и толстые, короткие и длинные палочки; спириллы; цепочки бактериальных клеток, дисковидные и булавовидные формы и т.д. (рис. 50, а–в). Симбионтную микрофлору цестод составляют и грамположительные и грамотрицательные клетки.

Глубинная симбионтная микрофлора, обнаруженная между микротрихий кариофиллидных цестод, представлена тремя морфотипами бактерий, два из которых прикрепляются к поверхности тегумента при помощи тонких филаментов и более прочных фимбрий [Poddubnaya, Izvekova, 2005]. У *Eubothrium rugosum*, представителя отряд *Pseudophyllidea*, поверхность тегумента ко-

лонизируют три морфотипа микроорганизмов, как грамположительные, так и грамотрицательные: палочки с заостренными концами, цепочки палочковидных клеток и кокки [Поддубная, 2005], которые, по нашей классификации, также составляют глубинную микрофлору. Эти бактерии не имеют специализированных структур для прикрепления к поверхности тегумента.

Заселение бактериальными клетками тегумента цестод происходит постепенно, на основе микрофлоры пищи хозяина, поэтому наименьшее количество бактерий и разнообразие их морфотипов наблюдаются у паразитов из молоди рыб, увеличиваясь по мере взросления рыбы-хозяина. Состав бактериальной микрофлоры рыб-хозяев может изменяться в зависимости от возраста и пищевого статуса, а также в зависимости от условий окружающей среды [Ringo et al., 2003], что сказывается и на биоразнообразии микрофлоры паразита, поскольку к автохтонной (собственной) микрофлоре присоединяются аллохтонные (временные) представители бактериальных клеток. Поскольку существуют адаптации ферментных систем микрофлоры пищеварительного тракта к биохимическому составу пищи рыб [Лубянскене и др., 1989], существенную разницу в морфологическом составе микрофлоры, колонизирующей тегумент, можно объяснить различным типом питания и местообитания их хозяев.

Многочисленная микрофлора с высокой ферментативной активностью, сформировавшаяся в процессе коэволюции паразита и хозяина, обеспечивает гельминта всем набором питательных веществ для его жизнедеятельности. В соответствии с концепцией совместной эволюции бактериальной микрофлоры и ее хозяев [Lee, 1980], клетки хозяина (в данном случае тегумент цестоды) в итоге приобретают такую структуру, которая обеспечивала бы высокую возможность прикрепления к ним симбиотических бактерий. Эта точка зрения подтверждается высоким морфологическим сходством микроворсинок кишечника и микротрихий тегумента.

Таким образом, можно констатировать наличие у цестод нормальной симбионтной микрофлоры, обитающей на поверхности тегумента, обладающей специфическими морфологическими особенностями и обеспечивающей гомеостаз гельминта и сбалансированность отношений в системе паразит–хозяин.

Можно предположить существование аутохтонной микрофлоры и у других плоских червей. Наше мнение подтверждается исследованиями покровов трематоды *Gyliauchen nahaensis*, где на поверхности обнаружено семь морфологических разновидностей микроорганизмов [Hughes-Stamm et al., 1999]. С поверхности тегу-

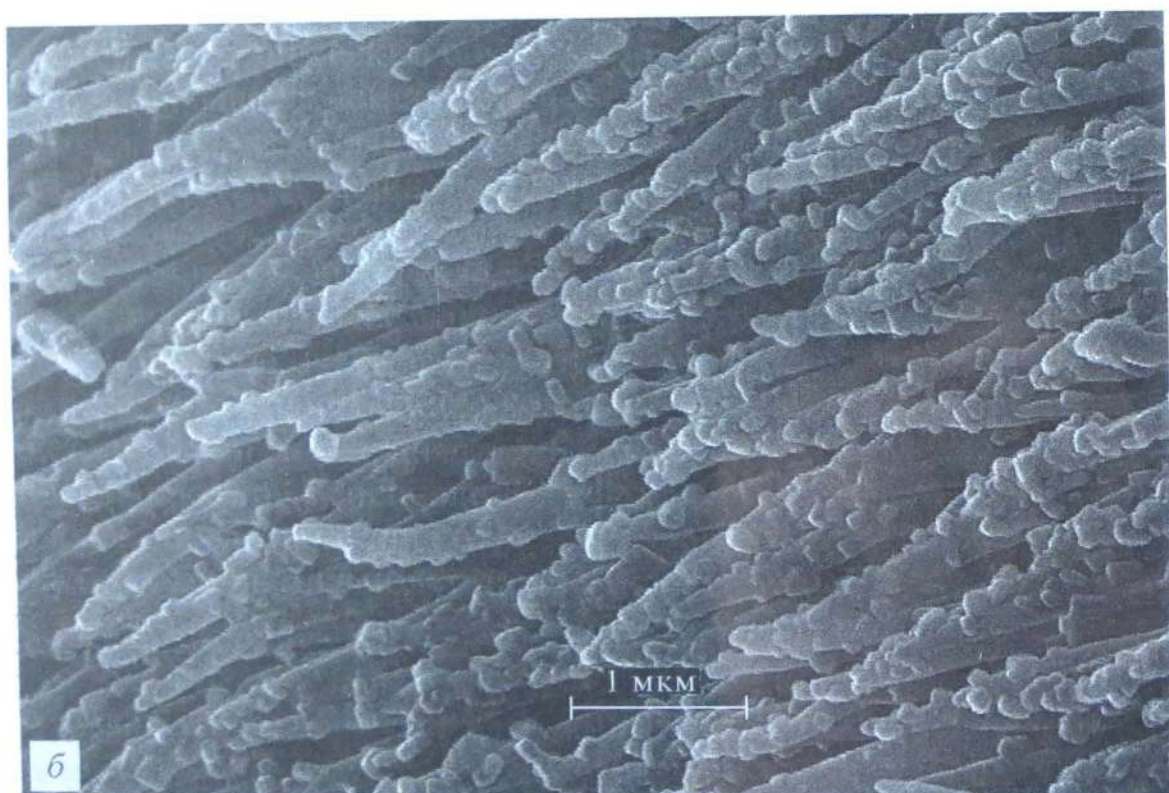
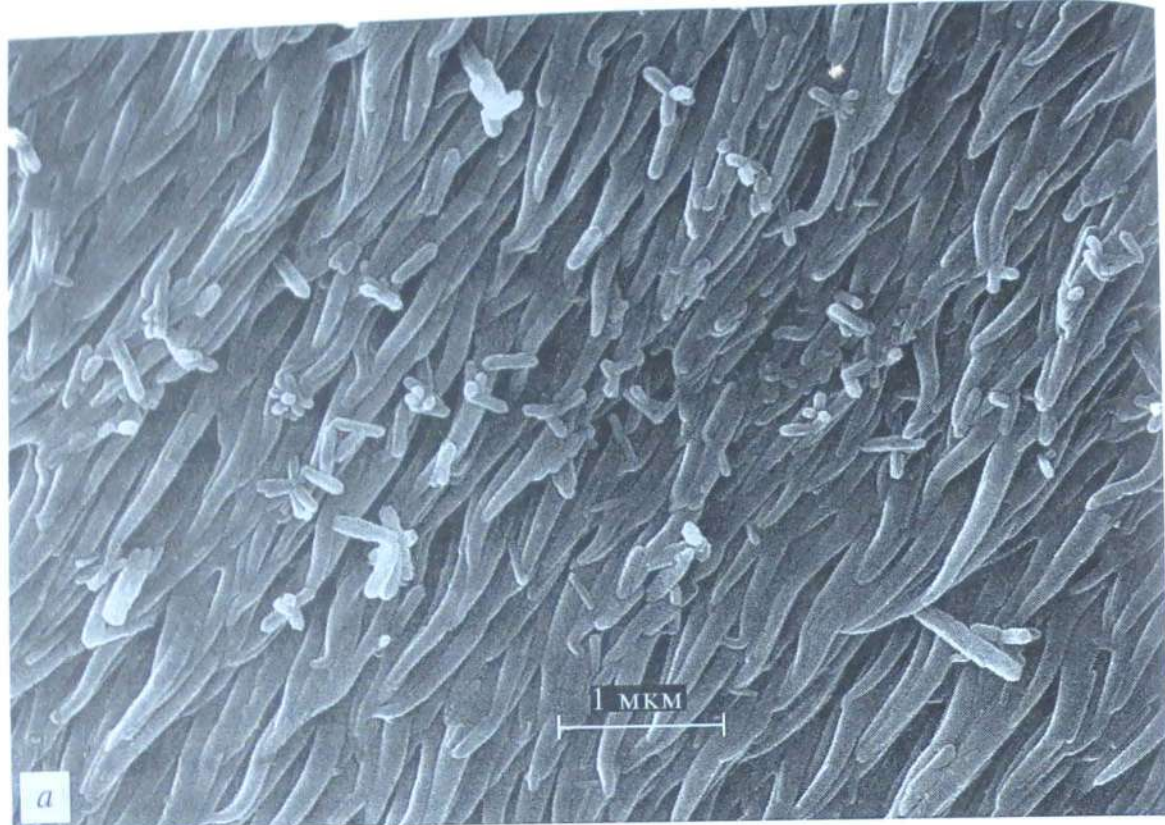


Рис. 49. Симбионтная микрофлора тегумента цестод

Наннобактерии поверхностной популяции на апикальных отделах микротрихий *Triaenophorus nodulosus* (а, б) и *Proteocephalus percae* (в, г)

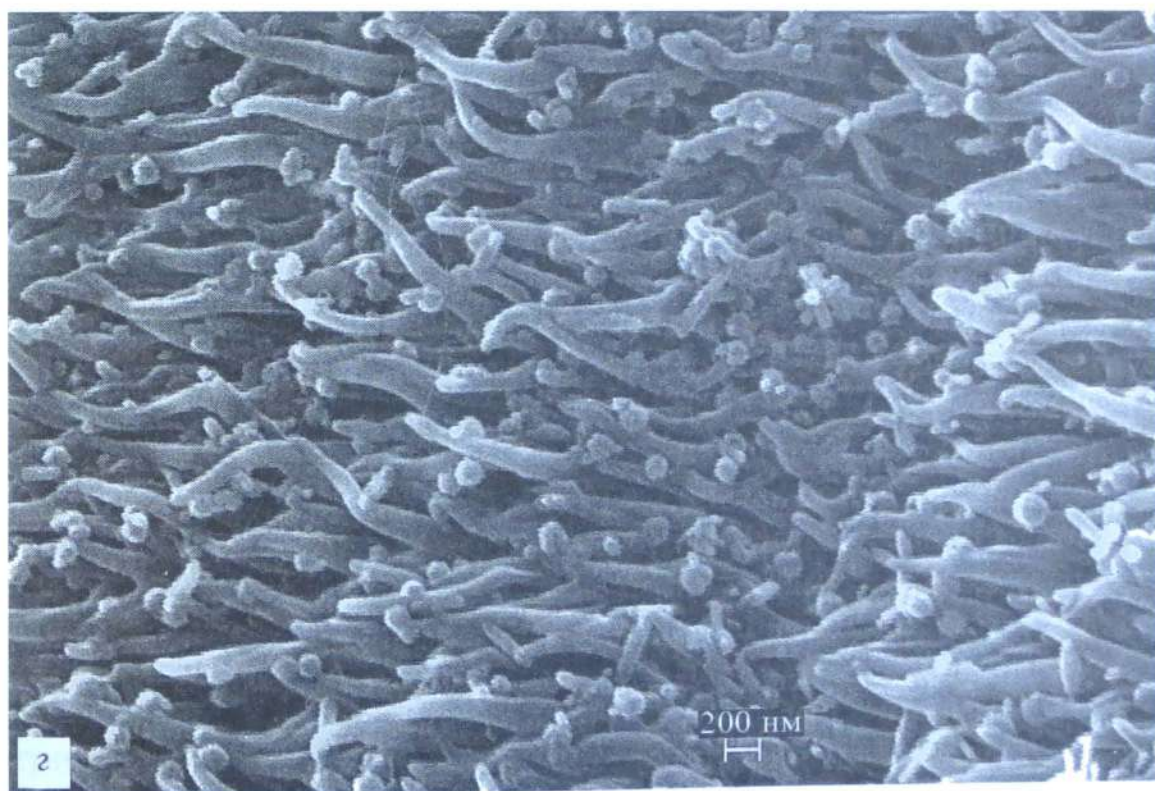


Рис. 49 (окончание)

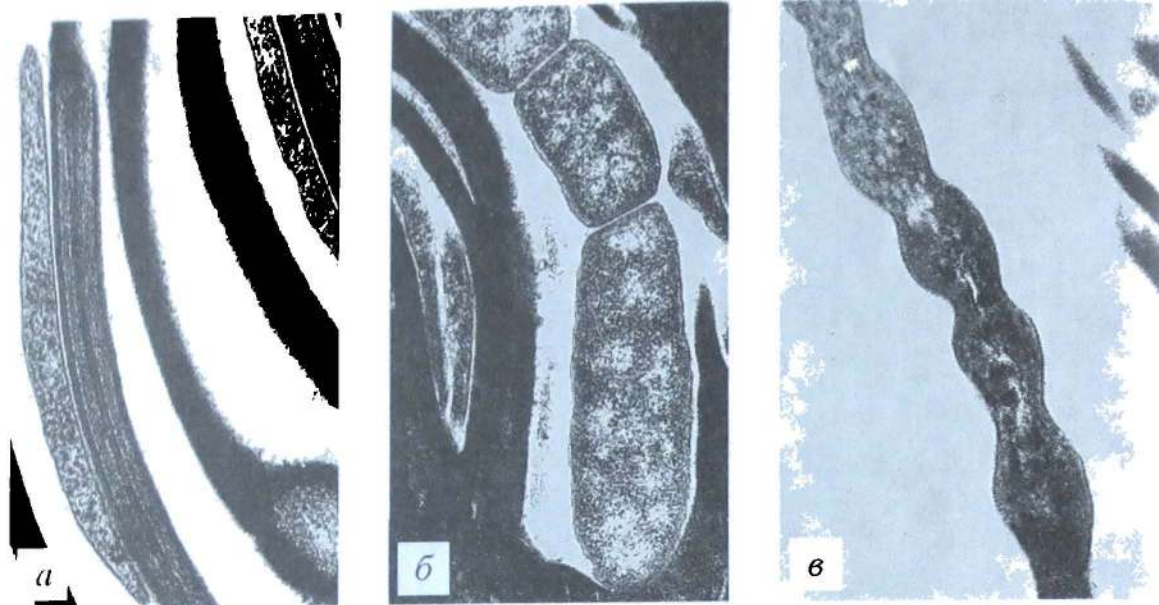


Рис. 50. Некоторые морфотипы бактерий глубинной популяции

а, б – бактерии на поверхности тегумента *Triaenophorus nodulosus*; *в* – бактерии над поверхностью тегумента *Proteocephalus percae*

мента трематоды *Clinostomum marginatum* высеяли шесть культур микроорганизмов [Aho et al., 1991]. Никаких изменений в структуре тегумента при наличии микрофлоры и ее отсутствии не наблюдалось, что также свидетельствует в пользу симбионтной природы обнаруженных бактериальных клеток. Поскольку тегумент марирует участвует в процессах транспорта питательных веществ наряду с пищеварительной системой [Pappas, 1988], можно предположить, что микрофлора, обнаруженная на поверхности тегумента трематод, также принимает участие в процессе пищеварения и вступает в конкурентные отношения за питательные вещества с паразитом и хозяином. Однако реальный вклад тегумента, как пищеварительно-транспортной поверхности, у трематод до сих пор не оценен, и физиологических характеристик микрофлоры трематод нами в литературе не найдено.

ТКАНЕВАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ КАК МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ЦЕСТОД

Различные специализированные системы и аппараты у цестод демонстрируют многочисленные примеры морфофункциональных преобразований эпителиев; спектры модификаций мышечной ткани со своими специфическими особенностями в каждом случае; примеры метаплазии, когда одна ткань берет на себя функции другой, отсутствующей у цестод ткани; а также примеры мозаичной комбинаторики “древних” и более “молодых” признаков тканевой организации. Все эти многообразные адаптационные изменения возникают независимо в различных таксонах и на разных этапах жизненного цикла при появлении функциональной необходимости.

Эпителиальные выстилки цестод при участии различных гистологических структур и на разных стадиях оогонеза формируют сложные синцитиальные образования. В обзорной работе, описывающей многообразие организации эпителиев у цестод, Джонс утверждает, что синцитиальные половые и экскреторные протоки не имеют контактов в местах соединения с эпителиями другого типа, в том числе с тегументом [Jones, 1998]. Стенки мужских половых протоков *Cylindrotaenia hickmani* образованы единым синцитиальным слоем, который начинается от семенников и в половом атриуме переходит непосредственно в эпителий тегумента, кроме того, у некоторых видов циклофиллид отсутствуют контакты при соединении тегумента и экскреторных протоков (Jones, личное сообщение). Наши данные подтверждают эти наблюдения. Так, эпителий маточной поры у псевдофиллидных цестод *Triaenophorus nodulosus* и *Clestobothrium acheilognathi* является единым целым с покровами паразита и непрерывно продолжается, выстилая всю полость матки. У циклофиллидных цестод *Lineolepis scutigera* и *Sobolevicanthus gracilis* выстилки полового атриума также непосредственно соединяются с тегументом.

Интересным представляется выявленная у процеркоида *Triaenophorus nodulosus* синцитиальная связь между железами проникновения второго типа (отличается от первого удлинённой формой секреторных гранул и их меньшими размерами) и продольной паренхимной мускулатурой. Нам не удалось детально проследить гистогенез этих желез, но можно предполагать, что

железисто-мышечный синцитий возникает не в результате дифференцировки мышечных клеток в направлении синтеза секреторных гранул, а путем функционального объединения уже дифференцированных элементов (железистых и мышечных клеток), как это имеет место при формировании футляра стилета *Sobolevicanthus gracilis* (см. раздел 3.4.2). В пользу такого способа дифференцировки свидетельствует выраженная разграниченность двух элементов, соединяющихся лишь тонкими цитоплазматическими мостиками, а также появление желез второго типа только на завершающих стадиях морфогенеза процеркоидов, когда основные структуры личинок (в частности, мышечная система) уже вполне дифференцированы [Давыдов, Корнева, 1997].

Примером сложного синцитиального образования, состоящего из трех гистологических структур, на стадии плероцеркоида и взрослого паразита служат стенки хоботка *Grillotia erinaceus* [Бисерова, 1986; Корнева, Бисерова, 2005] (см. раздел 6.1.1). Стенки образованы эпителием, соединенным в единую структуру с мышечными и железистыми элементами. Следовательно, способность к формированию синцитиальных образований, в которых принимают участие клеточные элементы различной тканевой принадлежности, присуща цестодам из разных, филогенетически далеко отстоящих групп: эпителиально-железисто-мышечное образование возникает независимо в копулятивном аппарате представителя высших цестод и в прикрепительном аппарате представителя трипаноринх; синцитиальное соединение концевых отделов половых протоков и тегумента характерно как для высших, так и для псевдофиллидных цестод. Такие явления, вероятно, можно объяснить относительной гистологической примитивностью цестод, которые находятся в процессе становления тканевого уровня организации [Корнева, 2001], что резко увеличивает их адаптивную пластичность и обуславливает отсутствие жестких причинно-следственных связей между репродукцией и специализацией клеток.

У цестод описаны многообразные варианты тканевой пластичности. С одной стороны, клеточные элементы различной тканевой принадлежности образуют всевозможные синцитиальные структуры, этот тип пластичности иллюстрируют приведенные выше примеры. С другой стороны, различные участки единой тканевой принадлежности, чаще всего эпителиальные слои, дифференцируются в разных направлениях, в результате, территориально располагаясь по соседству, они начинают синтезировать разные секреторные продукты. Самым ярким примером таких преобразований могут служить покровные эпителии

Triaenophorus nodulosus и *Caryophyllaeus laticeps*, у которых при необходимости защиты от иммунного пресса хозяев часть тегументальных цитонов в составе общего пласта дифференцируется “в специфическом железистом направлении” [Давыдов, 1991].

Эпителий выделительных каналов у *Triaenophorus nodulosus*, помимо выполнения своих основных функций, формирует выросты, одни из которых принимают участие в накоплении запасного субстрата энергетического обмена – гликогена [Корнева et al., 1998], другие уже на стадии процеркоида внедряются между отростками нервных клеток и нервных пучков [Бисерова, Корнева, 2006], а на стадии раннего плероцеркоида формируют полноценные оболочки аналогичные глии, окружая церебральные ганглии и главные латеральные стволы и полностью изолируя их от окружающей паренхимы [Бисерова, Сальникова, 2002; Бисерова, 2004]. В данном случае мы сталкиваемся с явлением метаплазии, когда эпителий экскреторной системы образует глиаподобные нервные оболочки, защищая и питая нервные элементы. Последнее свойство вполне допустимо, поскольку экскреторная система выполняет функцию распределения питательных веществ в организме цестод [Куперман, 1988]. Ультраструктурные наблюдения подтверждаются иммуногистохимическими исследованиями, в результате которых в центральной нервной системе плероцеркоидов *Ligula intestinalis* было показано наличие S 100b – маркера глиальных клеток позвоночных животных [Бисерова, 2004].

Рассматривая преобразования эпителиальных структур у цестод, необходимо упомянуть специфическую особенность, которая впервые была описана при анализе онтогенезов особей гермафродитного поколения трематод, но, несомненно, характерна также и для цестод. Речь идет о явлении, которое авторы предложили назвать хронополифункциональностью, т.е. исполнением одним и тем же соматическим органом (структурой) различных функций на разных этапах онтогенеза [Galaktionov, Dobrovolskij, 2003]. Наиболее ярким примером проявления хронополифункциональности служит тегумент развивающихся церкарий, находящихся внутри спороцист, который участвует в адсорбции питательных веществ, затем превращается в резервуар секрета тегументальных желез, который расходуется в период свободной жизни церкарии и при ее инцистировании, а во время морфогенеза метацеркарии тегумент опять играет определяющую роль в обеспечении паразита питательными веществами [Галактионов, Добровольский, 1998]. Аналогичные морфофизиологические преобразования испытывает тегумент процеркоидов, в частности псевдофиллидных и карофиллидных цестод, в процессе мор-

фогенеза, которые выражаются в синтезе и выведении специфических гранул и в последовательной смене поверхностных микроструктур (коротких и длинных микроворсинок, а затем микротрихий), что отражает смену приоритетов в функциональной нагрузке тегумента [Корнева, Поддубная, 1999].

Другим ярким примером хронополифункциональности у трематод служит морфологическая организация мочевого пузыря. У церкарий он выполняет осморегуляторную функцию, у метацеркарий может вначале функционировать как железистый орган, синтезируя цистогенный секрет, а затем нейтрализует и аккумулирует метаболиты, и, наконец, у марит обеспечивает выведение из организма экскретов. Кишечник, прежде чем приступить к исполнению характерных для него функций, нередко испытывает специализацию как железистый орган, когда продуцируемый им секрет у некоторых метацеркарий необходим для осуществления процесса эксцистирования, а у молодых марит *Fasciola hepatica* способствует разрушению клеток хозяина и облегчает проникновение паразита через стенку кишечника в брюшную полость [Galaktionov, Dobrovolskij, 2003]. Таким образом, в описанных примерах эпителиальной хронополифункциональности мы наблюдаем последовательную смену синтетической активности эпителиальных выстилок (синтеза железистого секрета), которая обусловлена функциональной потребностью организма. Однако авторы считают, что явление хронополифункциональности подразумевает наличие передифференцировок и, соответственно, могло возникнуть на базе относительно простой тканевой организации, присущей плоским червям. Это утверждение вызывает ряд возражений. Во-первых, именно на примере морфофункциональных изменений покровов у процеркоидов карิโอфиллидных и псевдофиллидных цестод было установлено, что перестройки тегумента сопровождаются, с одной стороны, появлением в нем малодифференцированных клеток, встраивающихся в покровный синцитий, с другой – процессом элиминации наружного цитоплазматического слоя. Именно малодифференцированные клетки, мигрирующие из подлежащей паренхимы и формирующие дефинитивный синцитий тегумента, меняют морфологическую картину покровов [Поддубная, 1995; Корнева, Поддубная, 1999]. Участие новой популяции малодифференцированных клеток было обнаружено в процессе сложного двухэтапного морфогенеза у *Caryophyllaeus laticeps* [Давыдов, Колесникова, 1992], когда происходит перестройка центральной части матки, приобретающей в результате железистую функцию. Примеры, иллюстрирующие участие новых субпопуляций

малодифференцированных клеток в морфогенезе провизорных и дефинитивных структур у цестод, можно продолжить. Во-вторых, само явление передифференцировки, описанное в литературе не в качестве предположений и теоретических посылок, а на основе тонких экспериментов, подразумевает передифференцировку не специализированных, а стволовых клеток. Например, в ряде работ описывается регенерация скелетной мускулатуры из суспензии стволовых клеток костного мозга [de Naan, 2002] или формирование клеток печени из нейтральных стволовых клеток у облученной мыши [Theise et al., 2000]. Однако нельзя исключить вероятность того, что в суспензии клеток, используемых в эксперименте, может присутствовать небольшой процент тотипотентных стволовых клеток [Weismann, 2000], дифференцировка которых и создает видимость передифференцировки. В-третьих, на турбелляриях в серии тщательно выполненных экспериментов показано, что регенерация осуществляется исключительно за счет необластов [Baguna et al., 1989], а не на основе передифференцировки клеток, как считалось ранее. Таким образом, нам представляется, что все морфогенетические процессы у плоских червей, в том числе и протекающие при хронополифункциональных изменениях гистоструктур, имеют в своей основе камбиальные элементы.

В последние годы была обнаружена еще одна особенность тегумента, позволяющая ему наряду с пограничной функцией максимально эффективно выполнять функцию пищеварительной системы: покровы цестод обладают собственной симбионтной микрофлорой, которая вступает с гельминтом в конкурентные отношения за питательные вещества и в то же время является необходимым элементом в многоэтапном процессе пищеварения [Izvekova et al., 1997] и влияет на иммунную устойчивость макроорганизмов, препятствует колонизации слизистой аллотонными, в том числе и патогенными микроорганизмами, и тем самым поддерживает гомеостаз [Таппоск, 1999].

Однако, хотя тегументу у цестод присуща полифункциональность, с гистологической точки зрения никаких глобальных изменений организации не происходит: например, наблюдается наличие или отсутствие апикальных микроструктур, варьируют особенности их строения, меняется секреторная активность цитонов и вместе с ними некоторых участков эпителия, входящих в состав общего синцитиального пласта. Если же рассматривать преобразования, которым способна подвергаться гладкомышечная клетка, то обнаруживаются не только многочисленные модификации на внутриклеточном уровне (например, меняется соот-

ношение тонких и толстых протофибрилл, вычисленное на клетку, или происходит гипертрофированное развитие плотных тел, к которым крепятся протофибриллы), но и кардинальное усложнение мышечной организации. Гладкая мускулатура у цестод принимает участие в формировании различных структур, причем в сложных прикрепительных аппаратах она претерпевает значительные изменения, касающиеся глубоких признаков внутриклеточной и системной организации, в соответствии со стоящими перед организмом задачами при разнообразных способах фиксации гельминтов. Так, в стенках субапикальных хоботков у *Otobothrium mugilis* [Jones, 2000] и в ростеллюме *Echinobothrium chisholmae* [Jones, Beveridge, 2001] гладкомышечные клетки по своим характеристикам приближаются к поперечно-полосатой мускулатуре. У *Sobolevicanthus gracilis* мышечные волокна в стенке хоботкового влагалища приобретают уникальное строение, когда перпендикулярные друг другу миофибриллы правильно чередуются, а плазмалемма окружает единое “продольно-кольцевое” волокно [Корнева, Давыдов, 1998]. Функционально на основе “медленной” гладкой мускулатуры цестод, стоящих на низкой ступени эволюционной лестницы, возникают элементы, по сложности ультраструктуры достигающие высоты аннелид и насекомых, что позволяет добиться высокой скорости и силы сокращения, необходимых для успешного прикрепления к кишечнику хозяина. Иначе говоря, прикрепительные аппараты цестод демонстрируют разнообразие вариантов усложнения гладкой мускулатуры и спектр возможных преобразований мышечной клетки в процессе эволюции.

Сложные формообразовательные процессы, протекающие на основе волокон гладкой мускулатуры, наблюдаются в процессе морфогенеза мужского копулятивного аппарата *Sobolevicanthus gracilis*, когда происходит, во-первых, формирование сложной синцитиальной трехчленной эпителиально-мышечно-железистой структуры, во-вторых, формирование склеротизированного стилета. Очевидно, в последнем случае цестоды используют гипертрофированный синтетический аппарат, характерный для мышечных клеток. Подобный способ формирования склеротизированных копулятивных структур был нами обнаружен у *Tetraonchus monenteron* (Monogenea), что свидетельствует о полифункциональности мышечных клеток у плоских червей различных таксонов.

Примером сложных эпителио-мезенхимных органов, в образовании которых принимают участие модифицированные мышечные клетки и фрагментированный, но активно функциониру-

ющий эпителий матки, служат маточные капсулы у *Oochoristica agatae* [Свидерский, Ткач, 1998] и *O. anolis* [Conn, Etges, 1984]. Мышечные клетки, видоизмененные и уплощенные до мембранно-подобных оболочек, формируют парутеринные органы у *Mesocestoides lineatus* [Conn, 1988] и парутеринные капсулы у *Nematotaenia dispar* [Свидерский, Ткач, 1998] и берут на себя функцию защиты онкосфер от пересыхания при освоении цестодами наземных промежуточных хозяев. Продление срока выживания яиц во внешней среде, которому способствуют описанные выше структуры эпителиального и, в большей степени, мышечного происхождения, повышают вероятность успешного завершения жизненного цикла цестод. Иначе говоря, модификации мышечных клеток в данном случае обеспечивают одну из важных адаптаций ряда групп цестод к условиям циркуляции.

Спектр взаимоотношений между маточными эпителиями и развивающимися зародышами достаточно разнообразен (см. раздел 7.5). Цестоды одни из немногих среди беспозвоночных животных, кто формирует в матке контакты плацентарного типа, позволяющие максимально интенсифицировать трофические взаимоотношения между родительским организмом и эмбрионом. Хотя у некоторых прямокишечных турбеллярий обнаружены соприкосновения между микровиллями маточного эпителия и ресничками личинок, а также метаболическая активность маточной стенки, что свидетельствует о трофике молоди за счет материнского организма [Мамкаев, 2001; 2004a], однако описанные взаимоотношения менее специализированы, чем плацентоподобные контакты высших цестод.

Отсутствие циркуляторных систем и специализированных паренхимных элементов у цестод приводит к необходимости адекватной замены. Роль отсутствующих элементов внутренней среды берут на себя гладкомышечные клетки. Во-первых, развитый синтетический аппарат мышечных клеток позволяет им синтезировать фибриллы базальных и межклеточных матриц [Lindroos, 1984; Conn, 1988; Pedersen, 1991; Корнева, 2001], обеспечивая структурное взаимодействие между различными специализированными системами, а также функцию транспорта питательных веществ, ионов и метаболитов [Conn, 1993a]. Во-вторых, возникновение у мышечных клеток многочисленных специализированных выростов, накапливающих гликоген, позволяет гладкой мускулатуре выполнять запасающую функцию [Lumsden, 1965; 1966; Reissig, Colucci, 1968; Bonsdorff et al., 1971; Давыдов, 1979; Lumsden, Hildreth, 1983; Conn, Etges, 1984; Conn, 1988; 1993a; Корнева, 2001]. Исследования взрослых цестод показали,

что именно мышечные клетки составляют основной объем паренхимы, поэтому мускулатура несет основную нагрузку в накоплении запасных питательных веществ (см. раздел 2.4).

Вышеприведенные примеры видоизменения мышечных клеток и краткий перечень дополнительных функций, которые они берут на себя, позволяют сделать вывод, что клетки гладкой мускулатуры у цестод служат одним из основных полифункциональных элементов, многообразное использование которых позволяет цестодам при минимуме средств добиться максимума результатов. Причиной столь многообразных преобразований мышечных элементов является способность многоклеточных организмов в ходе эволюции регулировать на клеточном и на системном уровнях работу генетического аппарата [Заварзин, 1985]. У всех исследованных представителей цестод обновление популяций специализированных клеток (в том числе и мышечных) происходит за счет дифференциации камбиальных элементов [Wikgren, Gustafsson, 1967; 1971; Wikgren et al., 1971; Bonsdorff et al., 1971; Gustafsson, 1973; 1976a,b; 1990]. Для них характерны мультипотентные камбиальные клетки, которые способны к цитодифференцировке в направлении любой из специализированных систем (мышечной, эпителиальной, нервной и т.д.) [Gustafsson, 1990]. Тем самым цестоды, не обладая собственным камбиальным элементом для каждой из специализированных клеточных систем, находятся на начальных этапах становления тканевой организации [Корнева, 2001]. Поскольку у плоских червей тканевая структура не жестко детерминирована, как у более высокоорганизованных беспозвоночных, все вышеописанные факты иллюстрируют способность этих паразитов управлять процессами дифференцировки мышечных клеток в соответствии со стоящими перед организмом функциональными задачами.

Принимая во внимание многообразные примеры тканевой пластичности у цестод, необходимо учитывать, что морфогенезы у них протекают по примитивному сценарию [Корнева и др., 1999; Мамкаев, 2004б], разнообразие клеточного состава невелико [Gustafsson, 1990; Корнева, 2001], однако цестоды, по нашему мнению, являются прогрессивной группой. В публикациях последнего времени данное мнение преобладает, и оценивая прогрессивные морфофункциональные изменения в организации цестод, разные авторы расходятся только в определении типа морфологической эволюции: признавая основным и наиболее часто встречающимся путем эволюции теломорфоз [Поздняков, 1994] или эпектоморфоз [Мамкаев, 2005]. Цестоды способны решать встающие перед организмом задачи, виртуозно используя имею-

щийся в наличии небогатый арсенал и достигая при этом таких высот морфофункциональной организации, которые известны не только для эволюционно продвинутых групп животных, но и для высших вторичноротых (как, например, это происходит в случае с возникновением плацентарных взаимоотношений между стенкой матки и развивающимися гексакантами или формированием поперечно-полосатой мускулатуры). Отдельные примеры тканевой пластичности, описанные нами для цестод, обнаружены также и у трематод. Самым ярким примером такого параллелизма является способность эпителиальных структур цестод и трематод к хронополифункциональности [Galaktionov, Dobrovolskij, 2003]; формирование поперечно-полосатой мускулатуры происходит в хвостовом отделе большинства церкарий [Czubaj, Niewiadomska, 1997; Галактионов, Добровольский, 1998]; существуют упоминания о синцитиальности эпителия пищеварительной системы и тегумента у особей гермафродитного поколения трематод [Галактионов, Добровольский, 1987] и т.д. Однако, как нам кажется, цестоды и трематоды, достигшие значительного прогресса в эволюции (расселение, многообразие видов и хозяев и т.д.), пришли к существующему состоянию различными путями. Трематоды пошли по пути усложнения своих жизненных циклов и на этом поприще превзошли всех плоских червей, поскольку приобретение партеногенетического способа размножения – важнейшая адаптация, обеспечившая им явный эволюционный успех. Цестоды к процветанию шли иным путем, и несмотря на то что каждый план строения организмов имеет свои эволюционные ограничения и “потолок”, цестоды максимально используют отпущенные им возможности преобразования гистологических структур. С одной стороны, происходит смена функций одной и той же структуры (например, выделительная система у личиночных стадий цестод выполняет функцию осморегуляции, а у половозрелых стадий – функцию экскреции [Куперман, 1988]), с другой – практически все специализированные системы цестод (за исключением нервной системы) выполняют наряду со своими прямыми функциями еще и второстепенные. Например, выделительная система по совместительству выполняет обязанности глиаподобных элементов; мышцы берут на себя функции отсутствующих клеточных элементов внутренней среды; покровы, помимо барьерной и осморегуляторной функций, активно используют ферменты симбионтной микрофлоры и принимают участие не только в транспорте питательных веществ, но и в процессе пищеварения; и, наконец, все системы, кроме нервной, принимают участие в накоплении запасных питательных веществ. Цестоды

ярко демонстрируют интенсификацию функций в процессе эволюции опорно-скелетной системы, прикрепительного аппарата, железистых систем и аппарата питания. В отдельных случаях (как, например, при модификации прикрепительных аппаратов) проявляется полный морфологический спектр возможных прикрепительно-хватательных устройств (подробнее см. обзор: [Мамкаев, 2005]). Эти данные позволяют говорить о том, что прогрессивное развитие цестод в процессе эволюции на морфологическом уровне происходило за счет активного развития и преобразования имеющихся гистологических структур, при этом цестоды продемонстрировали огромное многообразие морфофункциональных решений и многочисленные примеры тканевой пластичности.

Накопленные в последние десятилетия факты позволяют оценить гистологическую организацию цестод несколько по-иному, взглянуть на привычные характеристики этих паразитов под другим углом зрения. Поэтому, подводя итоги, хочется еще раз подчеркнуть самые важные выводы, вытекающие из рассмотренного материала.

По устоявшимся представлениям, цестоды принадлежат к паренхимным животным, т.е. предполагается, что пространство между специализированными системами (выделительной, нервной и др.) плотно заполнено паренхимными клетками и фибриллами межклеточного матрикса. Существование этих клеток не вызывало сомнения, варьировали только описания их морфологии: звездчатая у них форма или сильно вакуолизированная. Эра электронной микроскопии положила конец разногласиям. Стало ясно, что основная масса паренхимы представляет собой переплетение многочисленных клеточных отростков, цитоплазма которых активно накапливает гликоген. Кроме того, было обнаружено, что основная часть отростков принадлежит мышечным клеткам [Сопп, 1993а]. Однако многие исследователи по-прежнему уверены в существовании паренхимных клеток, основная функция которых – запасание углеводов. Специальные исследования паренхимы, сделанные нами на представителе низших цестод *T. nodulosus*, показали, что на всех стадиях жизненного цикла специализированных паренхимных клеток у него нет. Функцию накопления питательных веществ и синтеза межклеточных фибрилл выполняют мышечные элементы, т.е. они берут на себя основную нагрузку тканей внутренней среды. Но в формирование “паренхимной организации” вовлечена не только мышечная система. Цитоплазматические отростки, накапливающие гликоген, образуют все системы паразита, за исключением нервной, т.е. в накоплении гликогена принимают участие эпителий выделительных канальцев, цитоны тегумента и железистые клетки. В результате паренхимная организация, по крайней мере

некоторых цестод, формируется без участия специальных паренхимных клеток. Получается парадоксальная ситуация, когда паренхима есть, а паренхимных клеток нет. Поэтому для цестод под термином "паренхима" мы предлагаем понимать совокупность межклеточного вещества и всех малодифференцированных и специализированных клеточных элементов. Сложнее решить вопрос о наличии у цестод тканей внутренней среды: включают ли они только межклеточные структуры или клеточные элементы тоже? В отличие от большинства животных, обладающих специализированными клетками – механоцитами – для синтеза межклеточного вещества и опорных структур, у цестод таких клеток не оказалось, так же как не оказалось специализированных клеток для накопления запасных питательных веществ. Получается, что доведенный до крайней степени проявления процесс метаплазии, т.е. замены не существующих паренхимных клеток другими клеточными элементами, приводит к отсутствию клеток, которые мы могли бы отнести к тканям внутренней среды.

Изучение закономерностей морфогенетических механизмов во время метаморфоза модельного вида *T. nodulosus* позволило описать процессы дегенерации и резорбции всех провизорных систем, функционирующих до перехода к паразитическому образу жизни, и формирование этих систем заново, после проникновения в первого промежуточного хозяина. Исключение составила только нервная система, которая в исследуемый период продолжает активно развиваться и интегрироваться. Полученные данные позволяют говорить о существовании "катастрофического метаморфоза", протекающего под руководством формирующейся нервной системы. Поскольку плоские черви не обладают истинными экзокринными железами и циркуляторными системами, то активную гормоноподобную функцию способны выполнять нейросекреторные (или нейропептидные) субстанции, и нейросекрет должен активно влиять на ход метаморфоза.

Для сравнения морфогенетических закономерностей на разных этапах жизненного цикла были изучены формирование и развитие зачатков на примере протоков и аппаратов репродуктивной системы. Анализ этих процессов у цестод из разных отрядов позволил обратить внимание на тот факт, что в пределах отряда Syclophyllidea увеличивается разнообразие путей морфогенеза, в результате чего формирование половых протоков лишь частично напоминает процессы, наблюдаемые у низших цестод. Во-первых, наряду с формированием полостей по аутофагическому типу в клеточных многорядных тяжах можно обнаружить другие разнообразные способы, например расхождение клеток в

центральной части зачатка. Во-вторых, закладка половых зачатков становится пространственно более высоко организованной, т.е. на самых ранних этапах зачатки состоят из оформленных внутреннего (будущего эпителиального) и внешних мышечных слоев. Необходимо заострить внимание на таком важном факте, что слои, составляющие зачаток, сохраняются на всем протяжении морфогенеза половой структуры, а эпителиальные клетки очень рано приобретают выраженную дифференцировку своих поверхностей на апикальные, базальные и боковые. В-третьих, формирование полости полового протока не сопровождается выделением и элиминацией ядер из эпителиального пласта, и, по-видимому, по этой причине не происходит встраивание в эпителиальный пласт второй популяции малодифференцированных клеток. По нашему мнению, у высших цестод прослеживаются различные переходные этапы от примитивного клеточного морфогенеза к более эволюционно продвинутым эпителиальным разветвлениям, т.е. на примере одного отряда цестод наблюдается эволюция механизма закладки и развития зачатков, прогрессивная эволюция морфогенезов.

Следующее направление наших исследований касалось состояния камбиальной системы цестод и уровня их тканевой организации. Цестоды, относящиеся к истинным Metazoa, вместе с тем обладают так называемым вынесенным камбием, т.е. их недифференцированные клетки расположены в основном в центральной части тела и не образуют каких-либо отчетливых скоплений. Формирование гистологических структур происходит за счет миграции и агрегации недифференцированных клеток в области зачатка и частично за счет их деления непосредственно на месте. Как показали исследования по включению меченого предшественника синтеза ДНК, популяция стволовых клеток цестод, несмотря на то что она едина для всех специализированных элементов, в то же время состоит из субпопуляций полустволовых клеток с собственными параметрами митотического цикла, например, для тегумента, матки, желточников и т.д. [Корнева, Давыдов, 1995]. Этот факт позволяет трактовать существующую гистологическую ситуацию у цестод, как большой шаг в направлении формирования истинных тканей, обладающих не только общими функциями, но и собственным камбием. По существу собственный камбий с ограниченными потенциями к дифференцировке уже есть, только локализован не в составе гистологической структуры, а диффузно рассеян. В данном случае можно говорить о протканевом уровне организации, переходном между примитивным дотканевым (присущем, например, вольвоксу,

когда многоклеточное существо состоит из независимых клеток, не делающих попыток сформировать специализированные ткани) и истинно тканевым уровнем организации.

Несмотря на протканевой уровень организации, диффузное состояние единой для всего организма камбиальной системы и примитивность морфогенетических процессов, цестоды являются процветающей группой, чему в немалой степени способствует великолепно развитая тканевая пластичность, различные варианты которой мы постарались проанализировать.

Изучение взаимоотношений маточного эпителия с капсулами (или скорлупой) развивающихся зародышей позволило проследить ряд неоднократных переходов развития зародышей от получения энергии за счет эндогенных источников к питанию за счет материнского организма. Способы получения зародышами питательных веществ от эпителия матки также весьма разнообразны. У *Clesthobothrium acheilognathi* контакт временный, он ослабевает и полностью прекращается по мере склеротизации яйцевой скорлупы. У *Nippotaenia mogurndae* и *Proteocephalus thymalli* внедрение выростов яйцевой капсулы в маточный эпителий формирует картину плацентоподобных отношений. Различие состоит в том, что в первом случае с эпителием матки контактируют только развивающиеся зародыши, которые впоследствии открепляются и лежат в полости матки свободно, а во втором случае между собой контактируют все элементы системы: ближайшие зародыши контактируют с эпителием матки и все остальные с непосредственными соседями, перераспределяя питательные вещества. Сходные взаимоотношения наблюдаются у некоторых высших цестод, поскольку у представителей рода *Oochoristica* формирование паренхиматозных капсул или распад матки на капсулы, ограничивающие отдельных зародышей [Conn, Etges, 1984; Tkach, Swiderski, 1997], также являются вариантами тесных взаимоотношений с эпителием матки, который поставляет питательные вещества каждому зародышу "в индивидуальном порядке". Такой плацентоподобный тип питания, оказавшийся самым эффективным, возникал в процессе эволюции неоднократно; только на примере цестод из отряда Cyclophyllidea мы прослеживаем всевозможные попытки найти наиболее эффективную конструкцию. В результате переход к таким взаимоотношениям, которые обеспечивают развивающемуся потомству сразу и защиту и питание за счет родительского организма, позволил высшим цестодам совершить прорыв на сушу и вовлечь в свой жизненный цикл наземных хозяев. Подобный шаг оказался по плечу только представителям отряда Cyclophyllidea.

Изучение тегумента не как покровного образования, а как пищеварительно-транспортной поверхности было отражено в ряде физиологических работ, из которых становится очевидной роль симбионтной микрофлоры цестод и ее вклад в пищеварительный процесс [Извекова, 2005; и др.]. По нашим данным, бактерии способны прикрепляться к специализированным микроструктурам (микроворсинкам на кишечнике рыб и микротрихиям на покровах паразитов) и между ними. Апикальные концы микроворсинок и микротрихий, наряду с представителями традиционных бактерий, колонизированы многочисленными наннобактериями, формирующими своеобразную биопленку на поверхности рассматриваемых пищеварительно-транспортных структур. Открытие симбионтной микрофлоры на покровах цестод позволяет говорить об еще одном примере тканевой пластичности и еще одной стороне деятельности полифункционального тегумента. Компенсируя отсутствие кишечника, тегумент цестод не только выполняет функции всасывания питательных веществ, но и, наряду с кишечником хозяина, принимает активное участие в процессах пищеварения, к тому же он оказался подходящим субстратом для колонизации бактериями. В результате сформировавшийся микробиоценоз (хозяин–паразит–микрофлора) работает как единая система, поставляя в “общий котел” ферменты и витамины и черпая из этого котла необходимые для каждого участника кооперации питательные вещества.

Подводя итоги вышесказанному, хочется еще раз подчеркнуть, что, используя имеющийся в наличии небогатый клеточный состав и доступный гистологический арсенал, цестоды находят способы решить возникающие перед организмом проблемы. Многообразное использование гладкомышечной клетки (как стартовой структуры для развития полного эволюционного спектра сложно организованных мышечных систем, для формирования склеротизированных структур, для замены отсутствующих фибробластических и паренхимных элементов); всевозможные варианты перехода к питанию зародышей за счет материнского организма; использование покровов в качестве пищеварительно-транспортной поверхности настолько, что истинная симбионтная микрофлора оказалась вовлеченной в процессы пищеварения макроорганизмов – все это примеры необыкновенной тканевой пластичности, присущей цестодам. Именно данная особенность является, по нашему мнению, морфологической основой для их прогрессивной эволюции.

- Аркин М.В., Раева И.И. Мембранное (пристеночное) пищеварение у цестод // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1971. Т. 7, № 4. С. 375–379.
- Беклемишев В.Н. Морфологическая проблема животных структур: (К критике некоторых из основных понятий гистологии) // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та Перм. ун-та. 1925. Т. 3, приложение. С. 1–74.
- Бисерова Н.М. Сравнительное морфофункциональное исследование покровов некоторых низших цестод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 15 с.
- Бисерова Н.М. Ультраструктурная организация сколекса и покровов стробилы *Echinobothrium typus* (Cestoda: Diphyllidea) // Морфологические основы филогенетики плоских червей. Л.: Наука, 1991а. С. 153–172. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 241).
- Бисерова Н.М. Распределение рецепторных образований и особенности ультратонкого строения нервной системы у представителей трех отрядов низших цестод // Журн. общ. биологии. 1991б. Т. 52, № 4. С. 551–563.
- Бисерова Н.М. Строение и способы формирования крючьев у представителей трех отрядов цестод // Систематика, таксономия и фауна паразитов: Тез. Всерос. конф. М., 1996. С. 29.
- Бисерова Н.М. Строение нервной системы сколекса *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Паразитология. 1997а. Т. 31, № 3. С. 249–260.
- Бисерова Н.М. Ультраструктурные аспекты взаимоотношений нервной, мышечной и выделительной систем у цестод и амфилинид // Экологический мониторинг паразитов. СПб., 1997б. С. 138–140.
- Бисерова Н.М. Нервная система цестод и амфилинид: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004. 46 с.
- Бисерова Н.М., Корнева Ж.В. Сенсорный аппарат и особенности формирования нервной системы *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) в онтогенезе // Паразитология. 1999. Т. 33, № 1. С. 39–48.
- Бисерова Н.М., Корнева Ж.В. Особенности онтогенетического развития нервной системы цестод и амфилинид // Зоология беспозвоночных. 2006.
- Бисерова Н.М., Куперман Б.И. Морфофункциональная дифференциация покровных тканей цестоды *Acanthobothrium dujardini* (Tetraphyllidea) // Паразитология. 1983. Т. 17, № 5. С. 382–390.

- Бисерова Н.М., Сальникова М.М. Ультратонкое строение главных латеральных нервных стволов и сопутствующих элементов *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Цитология. 2002. Т. 44, № 7. С. 610–619.
- Быков В.Л. Цитология и общая гистология. СПб.: Сотис, 1998. 520 с.
- Вайнштейн М.Б., Кудряшова Е.Б. О наннобактериях // Микробиология. 2000. Т. 69, № 2. С. 163–174.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука, 1987. 192 с.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 404 с.
- Галкин А.К. Морфогенез половой системы *Passerelepis crenata* (Cestoidea: Hymenolepididae) // Паразитология. 1979. Т. 13, № 6. С. 611–619.
- Горышина Е.Н., Чага О.Ю. Сравнительная гистология тканей внутренней среды с основами иммунологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. 320 с.
- Гуляев В.Д. Становление основных признаков организации и онтогенеза ленточных червей (Cestoda). I. Архитектоника и проморфология свободноживущей расселительной личинки (гексаканта) цестод // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 6. С. 820–829.
- Гуляев В.Д. Возникновение и гомология хоботкового аппарата *Tytraptorhyncha* (Plathelminthes, Cestoda) // Там же. 1997. Т. 76, № 4. С. 402–408.
- Давыдов В.Г. Гистохимическое изучение псевдофиллидных цестод // Тр. ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1979. № 38/41. С. 189–200.
- Давыдов В.Г. К вопросу о структуре, функции и происхождении тегумента у представителей *Sericothecomorpha* // Морфологические основы филогенетики плоских червей. Л.: Наука, 1991. С. 138–152. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 241).
- Давыдов В.Г., Колесникова Г.А. Дифференцировка протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidea) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1992. Т. 94. С. 55–61.
- Давыдов В.Г., Корнева Ж.В. Морфогенез желез проникновения у *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda; Pseudophyllidea) // Паразитология. 1997. Т. 31, № 3. С. 231–238.
- Давыдов В.Г., Корнева Ж.В. Строение копулятивного аппарата *Sobolevicanthus gracilis* (Cestoda: Cyclophyllidea) // Там же. 2002. Т. 36, № 3. С. 224–230.
- Давыдов В.Г., Куперман Б.И. Структура фронтальных желез у представителей трех отрядов цестод // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1979. № 38/41. С. 177–188.
- Давыдов В.Г., Микряков В.Р. Адаптивные структуры покровов тела некоторых цестод, связанные с защитой паразитов от влияния организма хозяина // Иммунологические и биохимические аспекты взаимоотношений между паразитом и хозяином. М.: Наука, 1988. С. 88–100.
- Давыдов В.Г., Поддубная Л.Г. Функциональная морфология фронтальных и маточных желез у представителей цестод отряда Caryophyllidea // Паразитология. 1988. Т. 22, № 6. С. 449–456.

- Давыдов В.Г., Поддубная Л.Г., Колесникова Г.А. Ультраструктура протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* // Там же. 1994. Т. 28, № 6. С. 501–509.
- Давыдов В.Г., Поддубная Л.Г., Куперман Б.И. Ультраструктура некоторых систем органов *Diplocotyle olrikii* (Cestoda: Cyathocephalata) в связи с особенностями его жизненного цикла // Там же. 1997. Т. 31, № 2. С. 132–141.
- Давыдов В.Г., Поспехова Н.А., Юрлова Н.И. Ультраструктурная организация сколекса и покровов стробилы *Gastrotaenia dogieli* // Там же. 1990. Т. 24, № 3. С. 207–215.
- Догель В.А. Онтогенез и филогенез у животных // Природа. 1928. № 1. С. 63–79.
- Дондуа А.К. Теория зародышевых листков: дискуссионные аспекты // Онтогенез. 1994. Т. 25, № 6. С. 69–76.
- Дондуа А.К., Дондуа Г.К. К анализу митотических циклов // Исследование клеточных циклов и метаболизма нуклеиновых кислот при дифференциации клеток. М.; Л.: Наука, 1964. С. 5–36.
- Дробышьева И.М. Камбиальность эпидермиса у турбеллярий // Морфологические основы филогенетики плоских червей. Л.: Наука, 1991. С. 53–87. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 241).
- Дубинина М.Н. Паразитические черви класса Amphilinida (Plathelminthes). Л.: Наука, 1982. 100 с.
- Заварзин А.А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 717 с. (Избр. тр.; Т. 4).
- Заварзин А.А. Основы сравнительной гистологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 400 с.
- Заварзин А.А. Сравнительная гистология. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 520 с.
- Извекова Г.И. Активность протеаз микрофлоры пищеварительно-транспортных поверхностей кишечника щуки и паразитирующего в нем *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda, Pseudophyllidea) // Биология внутр. вод. 2003. № 3. С. 82–87.
- Извекова Г.И. Активность карбогидраз симбионтной микрофлоры и их роль в процессах пищеварения у рыб и паразитирующих в них цестод (на примере щуки и *Triaenophorus nodulosus*) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2005. Т. 41, № 4. С. 325–331.
- Извекова Г.И., Лаптева Н.А. Микрофлора пищеварительно-транспортных поверхностей кишечника щуки и паразитирующего в нем *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda, Pseudophyllidea) // Биология внутр. вод. 2002. № 4. С. 75–79.
- Извекова Г.И., Лаптева Н.А. Микрофлора, ассоциированная с пищеварительно-транспортными поверхностями рыб и паразитирующих в них цестод // Экология. 2004. № 3. С. 205–209.
- Кашин В.А. Сравнительная морфология и цитохимия желез проникновения некоторых циклофиллид // Паразитология. 1986. Т. 20, № 2. С. 126–131.
- Кашин В.А., Плужников Л.Т. Цитоморфология зрелых яиц цестоды *Fimbriaria fasciolaris* (Cestoidea, Hymenolepididae) // Там же. 1983. Т. 17, № 6. С. 430–435.

- Корнакова Е.Е. Строение паренхимы *Udonella turmanica* (Turbellaria, Udonellida) и основные тенденции в эволюции соединительной ткани плоских червей // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1989. № 36. С. 161–179.
- Корнакова Е.Е. Ультраструктура паренхимы и экстраклеточного матрикса *Passerilepis crenata* (Cestoda: Cyclophyllidae) // Паразитология. 1994. Т. 28, № 2. С. 119–123.
- Корнакова Е.Е. Морфогенез крючьев и ультраструктура железы проникновения в онкосферах *Passerilepis crenata* (Cestoda: Cyclophyllidae) // Там же. 1999. Т. 33, № 2. С. 118–124.
- Корнева Ж.В. Клеточный состав и ультраструктурная организация корацидия *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda; Pseudophyllidae) // Там же. 1994. Т. 28, № 4. С. 276–282.
- Корнева Ж.В. Ультраструктурная организация паренхимы некоторых цестод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 16 с.
- Корнева Ж.В. Паренхимная организация у процеркоида *Triaenophorus nodulosus* // Проблемы цестодологии: Сб. науч. тр. (памяти М.Н. Дубининой). СПб., 1998. С. 59–68.
- Корнева Ж.В. Клеточный состав паренхимы и межклеточный матрикс в онтогенезе *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) // Изв. РАН. Сер. биол. 2001. № 1. С. 11–22.
- Корнева Ж.В. Ультраструктурная организация репродуктивной системы *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) // Зоол. журн. 2002а. Т. 81, № 12. С. 1432–1438.
- Корнева Ж.В. Тонкая структура половой системы *Nippotaenia mogurndae* (Cestoda: Nippotaeniidae) // Там же. 2002б. Т. 81, № 3. С. 266–275.
- Корнева Ж.В. Цитодифференцировка копулятивных аппаратов у низших цестод // Биология внутр. вод. 2003. № 1. С. 9–17.
- Корнева Ж.В. Ультраструктурная организация и морфогенез мужского копулятивного аппарата у *Microsomacanthus* sp. (Cestoda, Cyclophyllidae) // Зоол. журн. 2005а. Т. 84, № 3. С. 291–300.
- Корнева Ж.В. Взаимоотношения плацентарного типа и эволюционные тенденции развития матки у цестод // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2005б. Т. 41, № 5. С. 442–449.
- Корнева Ж.В., Бисерова Н.М. Морфофункциональные преобразования гладкой мускулатуры в прикрепительных и копулятивных аппаратах ленточных червей (Plathelminthes, Cestoda) // Успехи соврем. биологии. 2005. Т. 125, № 3. С. 318–327.
- Корнева Ж.В., Давыдов В.Г. Изучение цитодифференцировки у *Triaenophorus nodulosus* // Паразитология. 1995. Т. 29, № 5. С. 390–397.
- Корнева Ж.В., Давыдов В.Г. Уникальная модификация гладкой мускулатуры *Sobolevicanthus* sp. (Cestoda) // Цитология. 1998. Т. 40, № 1. С. 10–13.
- Корнева Ж.В., Давыдов В.Г. Ультраструктура мужской половой системы у трех протеоцефалидных цестод // Зоол. журн. 2001а. Т. 80, № 8. С. 921–928.
- Корнева Ж.В., Давыдов В.Г. Ультраструктура женской половой системы *Gangesia parasiluri* (Cestoda, Proteocephalidae, Proteocephalidae) // Там же. 2001б. Т. 80, № 2. С. 131–144.

- Корнева Ж.В., Давыдов В.Г., Бисерова Н.М. Адаптационные преобразования мышечных клеток прикрепительных аппаратов цестод // Паразитология. 1998. Т. 32, № 2. С. 193–200.
- Корнева Ж.В., Давыдов В.Г., Поддубная Л.Г. Аутофагия в процессе цитодифференцировки у цестод // Цитология. 1999. Т. 41, № 12. С. 1048–1052.
- Корнева Ж.В., Плотников А.О. Симбионтная микрофлора, колонизирующая тегумент *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) и кишечник его хозяина – щуки // Паразитология. 2006. Т. 40, № 6. С. 535–546.
- Корнева Ж.В., Поддубная Л.Г. Адаптивное значение смены покровов у процеркоидов кариофиллидных и псевдофиллидных цестод // Там же. 1999. Т. 33, № 2. С. 97–103.
- Корочкин Л.И. Взаимодействие генов в развитии. М.: Наука, 1977. 280 с.
- Котикова Е.А., Куперман Б.И. Развитие нервного аппарата *Triaenophorus nodulosus* (Cestoidea, Pseudophyllidea) в онтогенезе // Паразитология. 1977. Т. 11, № 3. С. 252–259.
- Краснощеков Г.П. Морфофункциональные адаптации цестод в онтофилогенезе // Сб. науч. тр. Всерос. конф. М., 1999. С. 45–52.
- Кузьмина В.В., Извекова Г.И., Куперман Б.И. Особенности физиологии питания цестод и их хозяев – рыб // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 120, № 4. С. 384–394.
- Куперман Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука. 1973. 208 с.
- Куперман Б.И. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука, 1988. 167 с.
- Лубянской В.Н., Вербицкас Ю., Янкавичус К.К., Лясаускаене Л., Грибаускаене В., Тряпишине О., Юзоленене Ю., Ястюгинене Р., Бабянскас М., Янкаускаене Р. Облигатный симбиоз микрофлоры пищеварительного тракта и организма. Вильнюс: Мокслас, 1989. 191 с.
- Мамкаев Ю.В. Проблема параллелизмов и морфологическая радиация // Эволюционные идеи в гистологии и эмбриологии. Л., 1987. С. 195–203. (Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытаний; Т. 86, № 1).
- Мамкаев Ю.В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. думка, 1991. С. 33–55.
- Мамкаев Ю.В. Схизоцельные полости у плоских червей и случаи их эпителизации // Отчетная научная сессия по итогам работ 2000 г.: Тез. докл. ЗИН РАН. СПб., 2001. С. 35–36.
- Мамкаев Ю.В. Дарвинизм и номогенез // Фундаментальные зоологические исследования: Теория и методы. М.; СПб.: КМК press, 2004а. 318 с.
- Мамкаев Ю.В. Эволюционное значение морфогенетических механизмов // Биология моря. 2004б. Т. 30, № 6. С. 415–422.
- Мамкаев Ю.В. К морфологической характеристике цестод // Проблемы цестодологии: Сб. науч. тр. СПб.: ЗИН РАН, 2005. Вып. 3. С. 187–206.
- Миничев Ю.С. О механизмах морфогенезов низших беспозвоночных // Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982. С. 163–172.
- Никишин В.П. Ультраструктура паренхиматозных клеток хвостового придатка личинок гименолепидов // Паразитология. 1983. Т. 17, № 6. С. 443–447.

- Никишин В.П. Цитоморфология скребней. М.: ГЕОС, 2004. 234 с.
- Плужников Л.Т. Цитоморфологические проявления химической коммуникации у цестод // Простые нервные системы: Регион. конф. Междунаро-ва нейробиологии беспозвоночных. Минск, 1991. С. 75.
- Плужников Л.Т., Краснощекоев Г.П., Поспехов В.В. Ультраструктура рецепторных окончаний циклофиллид (Cestoda, Cyclophyllidae) // Паразитология. 1986. Т. 20, № 6. С. 441–447.
- Подвизная И.М. Тонкое строение покровов церкарий и развивающихся метацеркарий *Diplostomum chromatophorum* (Trematoda: Diplostomidae) // Там же. 1999. Т. 33, № 6. С. 507–519.
- Поддубная Л.Г. Ультратонкое строение некоторых кариофиллидных цестод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 24 с.
- Поддубная Л.Г. Особенности генезиса покровов процеркоидов кариофиллидных цестод // Паразитология. 1995. Т. 29, № 1. С. 13–18.
- Поддубная Л.Г. Ультраструктурная организация протоков мужской половой системы *Diphyllbothrium latum* (Cestoda, Pseudophyllidae) // Зоол. журн. 2002а. Т. 81, № 4. С. 394–405.
- Поддубная Л.Г. Филогения и происхождение кариофиллидных цестод (Caryophyllidae) в связи с особенностями их ультраструктурной организации // Успехи соврем. биологии 2002б. Т. 122, № 3. С. 239–248.
- Поддубная Л.Г. Ультраструктурная организация репродуктивных органов и протоков прогенетического вида *Archigetes sieboldi* (Cestoda, Caryophyllidae) // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 9. С. 1038–1050.
- Поддубная Л.Г. Электронно-микроскопическое исследование микрофлоры, ассоциированной с тегументом цестоды *Eubothrium rugosum*, паразита кишечника налима // Паразитология. 2005. Т. 39, № 4. С. 293–298.
- Поддубная Л.Г., Дзыдов В.Г., Куперман Б.И. Морфофункциональное изучение некоторых представителей отряда Caryophyllidae (Cestoda) // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1986. № 53. С. 208–217.
- Поздняков С.Е. К дискуссии о специализации, прогрессе и регрессе у эндопаразитов // Паразитология. 1994. Т. 28, № 3. С. 245–247.
- Поспехов В.В., Краснощекоев Г.П. Формирование чувствительных окончаний у цестод // Там же. 1992. Т. 26, № 1. С. 82–84.
- Поспехова Н.А. Морфофункциональные особенности сколекса циклофиллид: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 23 с.
- Савостьянов Г.А. Основы структурной гистологии: Пространственная организация эпителиев. СПб.: Наука, 2005. 375 с.
- Сафонова М.Е., Астапович Н.И., Буряко И.А. Особенности роста и продукции внеклеточных протеиназ *Lactobacillus plantarum* ИМ-9/138 // Микробиология. 1999. Т. 68, № 4. С. 449–452.
- Свидерский З.П., Ткач В.В. Сравнительная ультраструктура и дифференциация яйцезащитных образований паренхиматозного происхождения у некоторых циклофиллидных цестод // Проблемы цестодологии / Ред. А.К. Галкин, Е.В. Дубинина. СПб., 1998. С. 116–128.
- Спасский А.А. О высших таксонах церкмероморфных плоских червей // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1988. № 2. С. 3–6.

- Спасский А.А. Обзор зоологической системы ленточных гельминтов // Там же. 1989. № 1. С. 52–64.
- Тимофеев В.А., Куперман Б.И. Ультратонкое строение кутикулы и субкутикулярного слоя процеркоида, плероцеркоида и взрослых особей *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) // Паразитология. 1968. Т. 2, № 1. С. 42–49.
- Тимофеев В.А., Куперман Б.И. Электронно-микроскопическое исследование процессов возникновения и формирования покровов у цестод на примере *Triaenophorus nodulosus* // Там же. 1973. Т. 7, № 4. С. 339–348.
- Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука, 1985. 544 с.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеониздат, 1993. 238 с.
- Хэм А., Кормак Д. Мышечная ткань // Гистология. М.: Мир, 1983. Т. 3. С. 241–291.
- Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция. М.: КМК press, 2003. 360 с.
- Чернов Ю.В., Чураев М.Ю., Продеус Т.В., Гордеева Л.М. Электронно-цитохимическое выявление активности кислой фосфатазы у *Entamoeba histolytica* и сопутствующих ей бактерий кишечной флоры // Материалы Всесоюз. совещ. "Цитология микроорганизмов". Пущино, 1984. С. 92–93.
- Aho J.M., Uglem G.L., Moore J.P., Larson O.R. Bacteria associated with the tegument of *Clinostomum marginatum* (Digenea) // J. Parasitol. 1991. Vol. 77, N 5. P. 784–786.
- Arme C., Bridges J.F., Hoole D. Infections in the vertebrate host // Biology of Eucestoda. = L.: Acad. press. 1983. Vol. 2. P. 449–538.
- Baguna J., Saló E., Auladell C. Regeneration and pattern formation in planaria. III. Evidence that neoblasts are totipotent cells and the source of blastema cells // Development. 1989. Vol. 107. P. 77–86.
- Berrada-Rkhami O., Gabrion C. The fine structure of the embryonic envelopes before and after hatching in bothriocephalids: Physiological and ecological significance // Parasitol. Res. 1990. Vol. 76. P. 251–262.
- Beveridge I., Smith K. An ultrastructural study of the cirrus and vagina of *Phyllobothrium vagans* // Ztschr. Parasitenkd. 1985. Bd. 71, N 5. S. 609–616.
- Biserova N.M., Scichov B.A., Zhukova N. Ultrastructural and histochemical studies of the nervous system of the scolex of adult *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Simple nervous system. Minsk, 1991. P. 11.
- Bolla R.I., Roberts L.S. Developmental physiology of cestodes. Cytological characteristics of the germinative region of *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1971. Vol. 57, N 2. P. 267–277.
- Bonsdorff C.H., Forssten I., Gustafsson M., Wikgren B.J. Cellular composition of plerocercoids of *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda) // Acta zool. fenn. 1971. N 132. P. 1–25.
- Braten T. The fine structure of the tegument of *Diphyllbothrium latum*. A comparison of the plerocercoid and adult stages // Ztschr. Parasitenk. 1968. Bd. 30, N 1. S. 104–112.
- Bronsted H.V. Planarian regeneration. L.; Oxford: Pergamon press. 1969.

- Bruggemann J. Ultrastructural investigations on the differentiation of genital hard structures in free-living platyhelminths and their phylogenetic significance // *Hydrobiology*. 1986. Vol. 132. P. 151–163.
- Chew M.W.K. *Taenia crassiceps*: ultrastructural observations on the oncosphere and associated structures // *J. Helminthol.* 1983. Vol. 57, N 2. P. 101–113.
- Collin W.K. Electron microscope studies of the muscle and hook systems of hatched oncospheres of *Hymenolepis citelli* McLeod, 1933 // *J. Parasitol.* 1968. Vol. 54, N 1. P. 74–88.
- Collin W.K. The cellular organization of hatched oncospheres of *Hymenolepis citelli* (Cestoda, Cyclophyllidae) // *Ibid.* 1969. Vol. 5, N 1. P. 149–166.
- Conn D.B. Fine structure, development, and senescence of the uterine epithelium of *Mesocostoides lineatus* // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1987. Vol. 106, N 1. P. 63–73.
- Conn D.B. The role of cellular parenchyma and extracellular matrix in the histogenesis of the paruterine organ of *Mesocostoides lineatus* (Platyhelminthes: Cestoda) // *J. Morphol.* 1988. Vol. 197. P. 303–314.
- Conn D.B. The biology of flatworms (Platyhelminthes): Parenchyma cells and extracellular matrices // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1993a. Vol. 112, N 4. P. 241–261.
- Conn D.B. Ultrastructure of the gravid uterus of *Hymenolepis diminuta* (Platyhelminthes: Cestoda) // *J. Parasitol.* 1993b. Vol. 79, N 4. P. 583–590.
- Conn D.B., Etges F.J. Fine structure and histochemistry of the parenchyma and uterine egg capsules of *Oochoristica anolis* (Cestoda: Linstowiidae) // *Ztschr. Parasitenk.* 1984. Bd. 70, N 6. P. 769–779.
- Conn D.B., Etges F.J., Sidner R.A. Fine structure of the gravid paruterine organ and embryonic envelopes of *Mesocostoides lineatus* (Cestoda) // *J. Parasitol.* 1984. Vol. 70, N 1. P. 68–77.
- Conn D.B., Forman I.A. Morphology and fine structure of the gravid uterus of three hymenolepidid tapeworm species (Platyhelminthes: Cestoda) // *Invertebr. Reprod. and Develop.* 1993. Vol. 23, N 2/3. P. 95–103.
- Conn D.B., Rocco L.J. Fine structure of the cellular parenchyma and extracellular matrix of *Ophiotaenia loennbergi* (Proteocephalidae) // *Acta zool.* 1989. Vol. 70, N 2. P. 105–110.
- Czubaj A., Niewiadomska K. The muscular system of the cercaria of *Diplostomum pseudospathaceum* Niew., 1984 (Digenea): A phalloidinrhodamine fluorescence and TEM study // *Acta parasitol.* 1997. Vol. 32, N 4. P. 199–218.
- Davydov V.G., Korneva J.V. Differentiation and structure of a uterus for *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Miato, 1940 (Cestoda: Nippotaeniidea) // *Helminthologia*. 2000. Vol. 37, N 2. P. 77–82.
- Davydov V.G., Korneva J.V., Kuperman B.I. The development of the tegument in ontogenesis of *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidae) // *Folia parasitol.* 1995. Vol. 42. P. 269–279.
- Davydov V.G., Kuperman B.I. The ultrastructure of the tegument and the peculiarities of the biology of *Amphilina foliaceae* adult (Plathelminthes, Amphilinidea) // *Ibid.* 1993. Vol. 40. P. 13–22.
- De Haan G. Hepatopoietic stem cells: Selfrenewing or aging? // *Cells Tissues Organs*. 2002/ Vol. 171. P. 27–37.

- Doe D.A. Ultrastructure of copulatory organs in Turbellaria // Zoomorphology. 1982. Vol. 101. P. 39–59.
- Doe D.A. 1986. Ultrastructure of the copulatory stylet and accessory spines in *Haplopharynx quadristimulus* (Turbellaria) // Hydrobiology. 1986. Vol. 132. P. 157–163.
- Drobysheva I.M. Physiological regeneration of the digestive parenchyma in *Convoluta convolute* and *Oxyposthia praedator* (Turbellaria, Acoela) // Ibid. 1986. Vol. 132. P. 189–193.
- Ehlers B., Ehlers U. Struktur und Differenzierung penialer Hartgebilde von *Carenscoilia bidentata* Sopott (Turbellaria, Proseriata) // Zoomorphology. 1980. Vol. 95. P. 159–167.
- Ehlers U. Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes // The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford: Oxford University press, 1985. P. 143–158. (The Systematics Association; Spec. Vol. 28).
- Fairweather L., Threadgold L.T. *Hymenolepis nana*: the fine structure of the “penetration gland” and nerve cells within the oncosphere // Parasitology. 1981. Vol. 82, N 3. P. 445–458.
- Freeman R.S. Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics // Adv. Parasitol. 1973. Vol. 11. P. 481–557.
- Fuhrmann O. Dritte Klasse des Cladus Plathelminthes, Cestoidea // Kukenenthal's Handbuch der Zoologie. B.; Leipzig, 1931. P. 141–416.
- Furukawa T., Miyazato T., Okamoto K., Nakai Y. The fine structure of the hatched oncospheres of *Hymenolepis diminuta* // Jap. J. Parasitol. 1977. Vol. 26, N 2. P. 49–62.
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. The biology and evolution of trematodes: An essay on the biology, morphology, life cycles, transmission, and evolution of digenetic trematodes. Boston; Dordrecht; L.: Kluwer, 2003. 620 p.
- Garrone R. The evolution of connective tissue: Phylogenetic distribution and modifications during development // Progr. Clin. Biol. Res. 1981. Vol. 54. P. 141–149.
- Gevaerts H., Moens J.B., Martens Els.E., Schockaert E.R. Hard parts in the female system of *Syndesmis longicanalis* (Platyhelminthes, Rhabdocoela, Umagilidae) are basement membrane derivatives // Invertebr. Biol. 1995. Vol. 114, N 4. P. 279–284.
- Grabiec S., Guttowa A., Michajlow W. Investigation on the respiratory metabolism of eggs and coracidia of *Diphyllbothrium latum* (L.) (Cestoda, Pseudophyllidea) // Bull. Acad. Pol. Sci. 1964. Vol. 12. P. 29–34.
- Grammeltveldt A. Differentiation of the tegument and associated structures in *Diphyllbothrium dendriticum* Nitzsch (1824) (Cestoda, Pseudophyllidea) // Intern. J. Parasitol. 1973. Vol. 3. P. 321–327.
- Gremigni V. Planarian regeneration: An overview of some cellular mechanisms // Zool. Sci. 1988. Vol. 5, N 6. P. 1153–1163.
- Gremigni V., Nigro M. Ultrastructural study of oogenesis in *Monocellis lineate* (Turbellaria, Proseriata) // Intern. J. Invertebr. Reprod. and Develop. 1984. Vol. 7. P. 105–118.
- Gschwenter R., Ladurner P., Nimeth K., Rieger R. Number and distribution of S-phase and mitotic cells in *Convolutriloba longifissura* (Platyhelminthes: Acoela) // Cell Tissue Res. 2001. Vol. 304. P. 401–408.

- Gustafsson M.K.S. The histology of the neck region of plerocercoids of *Trienophorus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Acta zool. fenn. 1973. N 138. P. 1–16.
- Gustafsson M.K.S. Basic cell types in *Echinococcus granulosus* // Ibid. 1976a. 46. P. 1–15.
- Gustafsson M.K.S. Observations on the histogenesis of nervous tissue in *Diphylobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 (Cestoda, Pseudophyllidea) // Ztschr. Parasitenk. 1976b. Bd. 50. S. 13–321.
- Gustafsson M.K.S. Studies on cytodifferentiation in the neck region of *Diphylobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 (Cestoda, Pseudophyllidea) // Ibid. 1976c. Bd. 50. S. 323–329.
- Gustafsson M.K.S. The cells of a cestode – *Diphylobothrium dendriticum* as a model in cell biology: The early brain // Acta Acad. Aboen. B. 1990. Vol. 50, N 7. P. 13–44.
- Halton D.W., Gustafsson M.K.S. Functional morphology of the platyhelminth nervous system // Parasitology. 1996. Vol. 113. P. 47–72.
- Hansen G.H., Olafsen J.A. Bacterial interactions in early life stages of marine cold water fish // Microbial Ecol. 1999. Vol. 38, N 1. P. 1–26.
- Hay E.D., Coward S.J. Fine structure studies on the planarian, *Dugesia*. I. Nature of the “neoblast” and other cell types in Noninjured worms // J. Ultrastruct. Res. 1975. Vol. 50, N 1. P. 1–21.
- Hess E. Ultrastructural study of the tetrathyridium of *Mesocostoides corti* Hoeppli, 1925: tegument and parenchyma // Ztschr. Parasitenk. 1980. Bd. 61. S. 135–159.
- Holy J.M., Oaks J.A. Mechanical integration of muscle, tegument and subtegumental tissues by anchoring fibrils and microfibrils in the cestode *Hymenolepis diminuta* // Tissue and Cell. 1987. Vol. 19, N 6. P. 881–891.
- Hughes-Stamm S.R., Cribb T.H., Jones M.K. Structure of the tegument and ectocommensal microorganisms of *Gyliauchen nahaensis* (Digenea: Gyliaucheniidae), an inhabitant of herbivorous fish of the great barrier reef, Australia // J. Parasitol. 1999. Vol. 85, N 6. P. 1047–1052.
- Izvekova G.I., Kuperman B.I., Kuz'mina V.V. Digestion and digestive-transport surfaces in cestodes and their fish hosts // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1997. Vol. 118, N 4. P. 1165–1171.
- Jones M.K. Ultrastructure of the cirrus pouch of *Cylindrotaenia hickmani* (Cestoda, Nemtotaeniidae) // Intern. J. Parasitol. 1989. Vol. 19, N 8. P. 919–930.
- Jones M.K. Structure and diversity of cestode epithelia // Ibid. 1998. Vol. 28. P. 913–923.
- Jones M.K. Ultrastructure of the scolex, rhyncheal system and bothridial pits of *Otobothrium mugilis* (Cestoda: Trypanorhyncha) // Folia parasitol. 2000. Vol. 47. P. 29–38.
- 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 // Ibid. 1998. Vol. 45. P. 295–311.
- Jones M.K., Beveridge I. *Echinobothrium chisholmiae* n. sp. (Cestoda, Diphyllidea) from the giant shovel-nose ray *Rhinobatos typus* from Australia, with observa-

- tions on the ultrastructure of its scolex musculature and peduncular spines // Syst. Parasitol. 2001. Vol. 50. P. 41–52.
- Jones M.K., Whittington I.D. Nuclear bodies in the egg cells of a *Gyrodactylus* species (Platyhelminthes, Monogenea) // Parasitol. Res. 1992. Vol. 78. P. 534–536.
- Justine J.L. Ultrastructure des monogenes: listes des especes et des organes etudies // Bull. fr. peche pisc. 1993. Vol. 328. P. 156–188.
- Korneva J.V. Ultrastructure of the female genital system in *Proteocephalus torulosus* and *P. exiguus* (Cestoda: Proteocephalidea) // Helmithologia. 2001. Vol. 38, N 2. P. 67–74.
- Korneva J.V. Fine structure and development of *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) during metamorphosis: A review // Acta zool. 2004. Vol. 85, N 1. P. 59–68.
- Korneva J.V., Kuperman B.I., Davydov V.G. Ultrastructural investigation of the secondary excretory system in different stages of *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidea, Triaenophoridae) // Parasitology. 1998. Vol. 116. P. 373–381.
- Kuperman B.I., Davydov V.G. The fine structure of glands in oncospheres, procercooids and plerocercoids of pseudophyllidea (Cestoidea) // Intern. J. Parasitol. 1981. Vol. 12, N 2/3. P. 135–144.
- Ladurner P., Rieger R., Baguna J. Spatial distribution and differentiation potential of stem cells in hatchlings and adults in the marine platyhelminth *Macrostomum* sp.: A bromodeoxyuridine analysis // Develop. Biol. 2000. Vol. 226. P. 231–241.
- Lee A. Normal flora of animal intestinal surfaces // N.Y.; Chichester; Brisbane; Toronto: John Wiley & Sons. Adsorption of microorganisms to surfaces / Ed. G. Bitton, K.C. Marshall. 1980. P. 146–171.
- Lindroos P. Observations on the extracellular spaces and intercellular junctions in *Diphyllbothrium dendriticum* // Acta zool. 1984. Vol. 65, N 3. P. 153–158.
- Lumsden R.D. Macromolecular structure of glycogen in some cyclophyllidean and trypanorhynch cestodes // J. Parasitol. 1965. Vol. 51, N 4. P. 501–515.
- Lumsden R.D. Fine structure of the medullary parenchymal cells of a trypanorhynch cestode, *Lacistorhynchus tenuis* (v. Beneden, 1858), with emphasis on specializations for glycogen metabolism // Ibid. 1966. Vol. 52, N 3. P. 417–427.
- Lumsden R.D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // Exp. Parasitol. 1975. Vol. 37, N 2. P. 267–339.
- Lumsden R.D., Byram J. The ultrastructure of cestode muscle // J. Parasitol. 1967. Vol. 53, N 2. P. 326–344.
- Lumsden R.D., Hildreth M.B. The fine structure of adult tapeworms // Biology of the Eucestoda / Ed. C. Arne, W.P. Pappas. L.: Acad. press. 1983. Vol. 1. P. 177–233.
- Lumsden R.D., Oaks J.A., Mueller J.F. Brush border development in the tegument of the tapeworm, *Spirometra mansonoides* // J. Parasitol. 1974. Vol. 60, N 2. P. 209–226.
- Lumsden R.D., Specian R. The morphology, histology and fine structure of the adult stage of the cyclophyllidean tapeworm *Hymenolepis diminuta* // Biology of the

- tapeworm *Hymenolepis diminuta* / Ed. M.P. Arrai. L.: Acad. press. 1980. P. 157-280.
- Mackiewicz J.S. Cercomer theory: Significance of sperm morphology, oncosphere metamorphosis, polarity reversal and the cercomer to evolutionary relationships of Monogenea to Cestoides // Acta parasitol. pol. 1984. Vol. 29, fasc. 1. P. 11-21.
- Malmberg G. On the proceroid protonephridial systems of the *Diphyllbothrium species* (Cestoda, Pseudophyllidea) and Janicki's cercomer theory // Zool. scr. 1971. Vol. 1. P. 43-56.
- Martens Els.E. Ultrastructure of the spines in the copulatory organ of the some Monocelididae (Turbellaria, Proseriata) // Zoomorphology. 1984. Vol. 104. P. 261-265.
- Martens Els.E. Comparative ultrastructure of copulatory organs having a stylet in the Proseriata (Turbellaria) // Hydrobiologia. 1986. Vol. 132. P. 165-173.
- Martens Els.E., Schockaert E.R. Studies on the ultrastructure of the genital organs in Proseriata (Turbellaria). I. *Cirrifera aculeate* (Ax) (Coelogynoporidae) // Zool. scr. 1985. Vol. 14, N 2. P. 81-90.
- Morita M., Best J.B. Electron microscopic studies of planarian regeneration. II. Changes in epidermis during regeneration // J. Exp. Zool. 1974. Vol. 187. P. 345-374.
- Morita M., Best J.B., Noel J. Electron microscopic studies of planarian regeneration. I. Fine structure of neoblasts in *Dugesia dorotocephala* // J. Ultrastruct. Res. 1969. Vol. 27, N 1/2. P. 7-23.
- Mount P.M. Histogenesis of the rostellar hooks of *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) (Cestoda) // J. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 5. P. 947-961.
- Nimeth K., Ladurner P., Gschwentner R., Salvenmoser W., Rieger R. Cell renewal and apoptosis in *Macrostomum* sp. // Cell Biol. Intern. 2002. Vol. 26, N 9. P. 801-815.
- Ogren R.E. The mature oncosphere of *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1961. Vol. 47. P. 197-207.
- Ogren R.E. Continuity of morphology from oncosphere to early cyticeroid in the development of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda, Cyclophyllidea) // Exp. Parasitol. 1962. Vol. 12. P. 1-6.
- Ogren R.E. The basic cellular pattern for undifferentiated oncospheres of *Hymenolepis diminuta* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1968. Vol. 87, N 4. P. 448-463.
- Ormerod M.G. Apoptosis: Flow cytometric studies // European microscopy and analysis. 1993. N 3. P. 27-29.
- Palmberg I. Stem cells in microturbellarians. An autoradiographic and immunocytochemical study // Protoplasma. 1990. Vol. 158. P. 109-120.
- Palmberg I., Reuter M. Asexual reproduction in *Microstomum lineare* (Turbellaria). I. An autoradiographic and ultrastructural study // Intern. J. Invertebr. Reprod. 1983. Vol. 6. P. 197-206.
- Pappas P.W. The relative roles of the intestines and external surfaces in the nutrition of monogeneans, digeneans and nematodes // Parasitology. 1988. Vol. 96. P. 105-121.

- Pedersen K.J.* Studies on regeneration blastemas of the planarian *Dugesia tigrina* with special reference to differentiation of muscle-connective tissue filament system // Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 1972. Bd. 169, N 2. S. 134–169.
- Pedersen K.J.* Fine structural observations on the turbellarians *Stenostomum* sp. and *Microstomum lineare* with special reference to the extracellular matrix and connective tissue systems // Acta zool. 1983. Vol. 64, N 4. P. 177–190.
- Pedersen K.J.* Invited review: Structure and composition of basement membranes and other basal matrix systems in selected invertebrates // Ibid. 1991. Vol. 72, N 4. P. 181–201.
- Pedersen K.J., Pedersen L.R.* Fine structural observations on the extracellular matrix (ECM) of *Xenoturbella bocki* Werstblad, 1949 // Ibid. 1988. Vol. 67. P. 103–113.
- Peter R., Gschwentner R., Schurmann W., Rieger R.M., Ladurner P.* The significance of stem cells in free-living flatworms: One common source for all cells in the adult // J. Appl. Biomed. 2004. Vol. 2. P. 21–35.
- Poddubnaya L.G., Izvekova G.I.* Detection of bacteria associated with the tegument of caryophyllidean cestodes // Helmithologia. 2005. Vol. 42, N 1. P. 9–14.
- Popova L.B., Davydov V.G.* Studies of localization of *Amphilina foliaceae* in definitive hosts // Ibid. 1988. Vol. 25. P. 129–138.
- Potten C.S.* Stem cells. L.: Acad. press, 1997.
- Prenant M.* Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes // Arch. morphol. gen. exp. 1922. Vol. 5. P. 1–174.
- Presas A.M.F., Robert L., Jimenes J.A., Willms K.* Apoptosis patterns in experimental *Taenia solium* and *Taenia crassiceps* strobilae from golden hamsters // Parasitol. Res. 2005. Vol. 96, N 1. P. 1–5.
- Rees F.G.* The muscle, nervous and excretory system of the plerocercoid of *Callitetrarhynchus gracilis* (Rud., 1819) (Pintner, 1931) (Cestoda: Trypanorhyncha) from Bermuda fishes // Parasitology. 1988. Vol. 96, N 2. P. 337–351.
- Reissig M.* Characterization of cell types in the parenchyma of *Schistosoma mansoni* // Ibid. 1970. Vol. 60, N 2. P. 273–279.
- Reissig M., Colucci A.V.* Localization of glycogen in the cestode, *Hymenolepis diminuta* // J. Cell Biol. 1968. Vol. 39, N 3. P. 754–763.
- Richards K.S., Arme C.* The microarchitecture of the structured bodies in the tegument of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea: Cestoda) // J. Parasitol. 1982. Vol. 68, N 3. P. 425–432.
- Richards K.S., Arme C.* Maturation of the scolex syncytium in the metacestod of *Hymenolepis diminuta*, with special reference to microtrix formation // Ibid. 1984. Vol. 88, N 2. P. 341–349.
- Rieger R.M.* Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level // Hydrobiologia. 1981. Vol. 84. P. 213–229.
- Rieger R.M., Legniti A., Ladurner P., Reiter D., Asch E., Salvenmoser W., Schurmann W., Peter R.* Ultrastructure of neoblasts in microturbellaria: Significance for understanding stem cells in free-living Platyhelminthes // Invertebr. Reprod. and Develop. 1999. Vol. 35. P. 127–140.

- Rieger R.M., Tyler S., Smith J.P.S., Rieger G.E. Platyhelminthes: Turbellaria // Microscopic anatomy of invertebrates: Platyhelminthes and Nemertinea / Ed. F.W. Harrison. N.Y.: Wiley: Liss, 1991. Vol. 3. P. 7–140.
- Ringo E., Olsen R.E., Mayhew T.M., Myklebust R. Electron microscopy of the intestinal microflora of fish // Aquaculture. 2003. Vol. 227. P. 395–415.
- Rohde K., Garlick P.R. Two ciliate sense in the larva of *Austramphilina elongata* Johnston, 1931 (Amphiliinidea) // Zoomorphology. 1985a. Vol. 105. P. 30–33.
- Rohde K., Garlick P.R. Subsurface sense receptors in the larva of *Austramphilina elongata* Johnston, 1931 (Amphiliinidea) // Ibid. 1985b. Vol. 105. P. 34–38.
- Rohde K., Garlick P.R. Ultrastructure of the posterior sense receptor of larval *Austramphilina elongata* (Amphiliinidea) // Intern. J. Parasitol. 1985c. Vol. 15, N 4. P. 399–402.
- Rohde K., Watson N. Ultrastructure of the protonephridial system of larvae *Austramphilina elongata* (Platyhelminthes, Amphiliinidea) // J. Submicrosc. Cytol. 1987. Vol. 19, N 1. P. 113–118.
- Rohde K., Watson N. Development of the protonephridia of *Austramphilina elongata* (Platyhelminthes, Amphiliinidea) // Parasitol. Res. 1988. Vol. 74. P. 255–261.
- Rybicka K. Embryogenesis in cestodes // Adv. Parasitol. 1966. Vol. 20. P. 759–767.
- Rybicka K. Embryogenesis in *Hymenolepis diminuta*. II. Glycogen distribution in the embryos // Exp. Parasitol. 1967. Vol. 20. P. 98–105.
- Rybicka K. Ultrastructure of embryonic syncitial epithelium in a cestode *Hymenolepis diminuta* // Parasitology. 1973. Vol. 66, N 1. P. 9–18.
- Saló E., Baguna J. Regeneration and pattern formation in planarians. I. The pattern of mitosis in anterior and posterior regeneration in *Dugesia* (G) *tigrina*, and a new proposal for blastema formation // J. Embryol. Exp. Morphol. 1984. Vol. 83. P. 63–80.
- Schurmann W., Betz S., Peter R. Separation and subtyping of planarian neoblasts by density gradient centrifugation and staining // Hydrobiologia. 1998. Vol. 383. P. 117–124.
- Seamus J.M. Apoptosis: suicide, execution or murder? // Trends Cell Biol. 1993. Vol. 3. P. 141–144.
- Shibata N., Umesono Y., Orii H., Sakurai T., Watanabe K., Agata K. Expression of *vasa*(*vas*)-related genes in germline cells and totipotent somatic stem cells of *vasa* planarians // Develop. Biol. 1999. Vol. 206. P. 73–87.
- Southgate V.R. Observations on the epidermis of the miracidium and on the formation of the tegument of the sporocyst of *Fasciola hepatica* // Parasitology. 1970. Vol. 61. P. 177–190.
- Stunkard H.M. The organization, ontogeny, and orientation of the cestode // Quart. Rev. Biol. 1962. Vol. 37. P. 23–34.
- Sulgostowska T. The development of organ systems in cestodes: A study of histology of *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) (Hymenolepididae) // Acta parasitol. pol. 1972. Vol. 20, N 37. P. 449–462.
- Sulgostowska T. The development of organ systems in cestodes. II. Histogenesis of the reproductive system in *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) (Hymenolepididae) // Ibid, 1974. Vol. 22, N 16. P. 179–190.
- Sulgostowska T. The development of organ systems in cestodes. III. Histology of *Diploposthe laevis* (Bloch, 1782) and *D. bifaria* (Siebold in Creplin, 1846)

- (Hymenolepididae) and histogenesis of their reproductive system // Ibid. 1980a. Vol. 26, N 16. P. 143–152.
- Sulgoskowska T.* The development of organ systems in cestodes. IV. Histology of *Dioecocystus aspera* (Mehlis, 1831) (Dioecocystidae) and the histogenesis of its reproductive system // Ibid. 1980b. Vol. 27, N 51. P. 443–450.
- Swiderski Z.* Electron microscopy and histochemistry of oncospherical hook formation by the cestode *Catenotaenia pusilla* // Intern. J. Parasitol. 1973. Vol. 3. P. 27–33.
- Swiderski Z.* Oncospheral hook morphogenesis in the Davaineid cestode *Inermicapsifer madagascariensis* (Davaine, 1870) Baer, 1956 // Ibid. 1976. Vol. 6. P. 495–504.
- Swiderski Z.* *Echinococcus granulosus*: hook-muscle systems and cellular organization of infective oncospheres // Ibid. 1983. Vol. 13, N 3. P. 289–299.
- Swiderski Z.* Homology and analogy in egg envelopes surrounding miracidia of *Schistosoma mansoni* and coracidia of *Bothriocephalus clavibothrium* // Acta parasitol. 1994. Vol. 39, N 3. P. 123–130.
- Swiderski Z., Ndiaye P.I., Miguel J., Tkach V., Marchand B., Chomicz L., Grytner-Ziecina B., Sereda M.* Ultrastructural study of the embryonic development of the anoplocephalid cestode *Anoplocephaloides dentata*, an intestinal parasite of Arvicolidae rodents. II. Differentiation and cellular organization of the oncosphere // Ibid. 2001. Vol. 46, N 4. P. 280–292.
- Swiderski Z., Tkach V.* Ultrastructural studies on the cellular organization of the oncospheres of nematotaeniid cestode, *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782) // Ibid. 1997a. Vol. 42. P. 46–54.
- Swiderski Z., Tkach V.* Differentiation and ultrastructure of the paruterine organs and paruterine capsules, in the nematotaeniid cestode *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782) Luhe, 1910, a parasite of amphibians // Intern. J. Parasitol. 1997b. Vol. 27, N 6. P. 635–644.
- Swiderski Z., Tkach V.* Ultrastructure of oncospherical hook formation in the Nematotaeniid cestode, *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782) // Ibid. 1997c. Vol. 27, N 3. P. 299–304.
- Swiderski Z., Tkach V.* Electron microscopical studies on the cellular organization of the oncospheres of the hymenolepidid cestode, *Staphylocystoides stefanskii* (Zarnowski, 1954) // Acta parasitol. 1999. Vol. 44. P. 31–38.
- Swiderski Z., Tkach V.V., Salamatina R.V.* Oncospheral hook morphogenesis in the cestode *Dilepis undula* (Schrunk, 1788) (Cyclophyllidae, Dilepididae) // Ibid. 2000a. Vol. 45, N 4. P. 322–331.
- Swiderski Z., Tkach V., Vaucher C.* Fine structure of the infective eggs of the dilepidid cestode *Hepatocestus hepaticus* (Baer, 1932), a parasite of shrews // Ibid. 2000b. Vol. 45, N 2. P. 71–82.
- Swiderski Z., Xylander W.E.R.* Vitellocytes and vitellogenesis in cestodes in relation to embryonic development, egg production and life cycle // Intern. J. Parasitol. 2000. Vol. 30. P. 805–817.
- Tannock G.W.* Analysis of the intestinal microflora: A renaissance // Antonie van Leeuwenhoek. 1999. Vol. 76. P. 265–278.
- Taylor E.W., Thomas J.N.* Membrane (contact) digestion in the three species of tapeworm *Hymenolepis diminuta*, *H. microstoma* and *Moniezia expansa* // Parasitology. 1968. Vol. 58. P. 535–546.

- Theise N.D., Barde S., Saxena R., Henegariu O., Sell S., Crawford J.M., Krause D.S. Derivation of hepatocytes from the bone marrow cells in mice after radiation-induced myeloablation // *Hepatology*. 2000. Vol. 31. P. 235–240.
- Threadgold L.T. Parasitic platyhelminths // *Biological. integument. B.*, 1984. P. 131–191.
- Threadgold L.T., Read C.P. Cell relationships in *Hymenolepis diminuta* // *Parasitology*. 1970. Vol. 60, N 2. P. 181–184.
- Tkach V.V., Swiderski Z. Late stages of egg maturation in the cestode *Pseudhymenolepis redonica* Joyeux et Baer, 1935 (Cyclophyllidea, Hymenolepididae), a parasite of shrews // *Acta parasitol.* 1997. Vol. 42, N 2. P. 97–108.
- Ubelaker J.E. Metacestodes: Morphology and development // *Biology of eucestoda* / Ed. C. Arme. L.: Acad. press., 1983. Vol. 1. P. 139–176.
- Voge M. The post-embryonic developmental stages of cestodes // *Adv. Parasitol.* 1967. Vol. 5. P. 247–297.
- Ward S.M., McKerr G., Allen J.M. Structure and ultrastructure of muscle system within *Grillotia erinaceus* metacestodes (Cestoda: Trypanorhyncha) // *Parasitology*. 1986. Vol. 93. P. 587–597.
- Weismann I.L. Stem cells: Units of development, units of regeneration, and units in evolution // *Cell*. 2000. Vol. 100. P. 157–168.
- Wikgren B.-J.P. Studies on the mitotic activity in plerocercoids of *Diphyllbothrium latum* L. (Cestoda) // *Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn.* 1964. Vol. 27, N 2. P. 1–33.
- Wikgren B.-J.P. The effect of temperature on the cell division cycle in diphyllbothrid plerocercoids // *Acta zool. pol.* 1966. Vol. 114. P. 27.
- Wikgren B.-J., Gustafsson M. Duration of the cell of germinative cells in plerocercoids of *Diphyllbothrium dendriticum* // *Ztschr. Parasitenk.* 1967. Vol. 29. P. 275–281.
- Wikgren B.-J., Gustafsson M. Cell proliferation and histogenesis in diphyllbothrid tapeworms (Cestoda) // *Acta Acad. Aboen.* 1971. Vol. 31, N 2. P. 1–9.
- Wikgren B.-J., Gustafsson M.K.S., Knuts I.M. Primary anlage formation in diphyllbothrid tapeworms // *Ztschr. Parasitenk.* 1971. Vol. 36. P. 131–139.
- Wikgren B.-J.P., Knuts G.M. Growth of subtegumental tissue in cestodes by cell migration // *Acta Acad. Aboen. B.* 1970. Vol. 30, N 16. P. 1–6.
- Wikgren M. *Diphyllbothrium dendriticum*. The nervous system of early larval stages of the cestode *Diphyllbothrium dendriticum* // *Acta zool.* 1986. Vol. 67, N 3. P. 155–163.
- Wisniewski L. Das genus *Archigetes* R. Leuck. Eine studie zur Anatomic, Histogenese, Systematik und Biologie // *Mem. Acad. Pol. Sci. B.* 1930. Vol. 2. P. 1–160.
- Xylander W.E.R. Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidae) I. Epidermis, neodermis anlage and body musculature // *Zoomorphology*. 1987a. Vol. 106. P. 352–360.
- Xylander W.E.R. Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidae). III. The protonephridial system // *Ibid.* 1987b. Vol. 107. P. 88–95.
- Xylander W.E.R. The protonephridial system in Cestoda: Evolutionary changes and their possible functional significance // *Verhandl. Dt. Zool. Ges.* 1987c. Bielefeld. Bd. 80. Vol. 80. S. 257–258.

- Xylander W.E.R.* Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidea). II. Receptors and nervous system // Zool. Anz. 1987d. Bd. 219, N 3/4. P. 239–255.
- Xylander W.E.R.* Investigations on the protonephridial system of postlarval *Gyrocotyle urna* and *Amphilina foliacea* (Cestoda) // Intern. J. Parasitol. 1992. Vol. 22. P. 287–300.
- Xylander W.E.R.* Neodermata // Spezielle Zoologie / Hrsg. W. Westheide, R.M. Rieger. Stuttgart; N.Y.: Fischer, 1996. T. 1: Einzeller und Wirbellose. S. 230–258.

| | |
|---|-----------|
| Введение | 3 |
| Часть I | |
| МЕТАМОРФОЗ | |
| Глава 1 | |
| Корацидий <i>Triaenophorus nodulosus</i> | 10 |
| 1.1. Покровы | 13 |
| 1.2. Мускулатура, экстраклеточные матриксы, контакты | 14 |
| 1.3. Малодифференцированные клетки | 16 |
| 1.4. Железы проникновения | 17 |
| 1.5. Нервная система | 18 |
| 1.6. Экскреторная система | 19 |
| 1.7. Симметрия и количество клеток | 21 |
| Глава 2 | |
| Процеркоид <i>Triaenophorus nodulosus</i> | 22 |
| 2.1. Формирование покровов | 22 |
| 2.2. Мускулатура | 29 |
| 2.3. Ультраструктурная организация и клеточный состав | 31 |
| 2.4. Становление паренхимной организации | 33 |
| 2.5. Железы проникновения | 41 |
| 2.6. Вторичная выделительная система | 46 |
| 2.7. Нервная система | 52 |
| 2.8. Сенсорные образования процеркоида | 58 |
| Часть II | |
| МОРФОГЕНЕЗЫ | |
| Глава 3 | |
| Морфогенез мужских копулятивных аппаратов | 63 |
| 3.1. <i>Triaenophorus nodulosus</i> (отряд Pseudophyllidea) | 64 |
| 3.2. <i>Proteocephalus torulosus</i> (отряд Proteocephalidea) и <i>Nippotaenia mogurndae</i> (отряд Nippotaeniidea) | 67 |

| | |
|--|-----|
| 3.3. <i>Microsomacanthus</i> sp. (отряд Cyclophyllidea) | 70 |
| 3.4. <i>Sobolevicanthus gracilis</i> (отряд Cyclophyllidea) | 75 |
| 3.4.1. Строение и морфогенез мужского копулятивного аппарата | 75 |
| 3.4.2. Формирование стилета и его футляра | 80 |
| 3.5. Закономерности морфогенеза половых протоков | 84 |
| Глава 4 | |
| Камбиальные, или стволовые, клетки плоских червей | 88 |
| 4.1 Камбиальные клетки цестод | 88 |
| 4.2. Камбиальные клетки турбеллярий | 94 |
| 4.3. Общие особенности и скрытые отличия стволовых клеток у плоских червей | 96 |
| Глава 5 | |
| Закономерности морфогенезов и особенности цитодифференцировки цестод | 99 |
| Часть III | |
| ТКАНЕВАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ | |
| Глава 6 | |
| Морфофункциональные преобразования гладкой мускулатуры | 113 |
| 6.1. Мускулатура фиксаторных структур сколекса | 115 |
| 6.1.1. <i>Grillotia erinaceus</i> (отряд Trypanorhyncha) | 116 |
| 6.1.2. <i>Sobolevicanthus gracilis</i> (отряд Cyclophyllidea) | 118 |
| 6.1.3. <i>Nippotaenia mogurnda</i> (отряд Nippotaeniidea) | 120 |
| 6.1.4. <i>Echinobothrium typus</i> (отряд Diphyllidea) | 121 |
| 6.1.5. <i>Lineolepis scutigera</i> (отряд Cyclophyllidea) | 122 |
| 6.1.6. <i>Gastrotaenia dogieli</i> (отряд Cyclophyllidea) | 123 |
| 6.2. Мускулатура мужского копулятивного аппарата | 125 |
| 6.2.1. <i>Sobolevicanthus gracilis</i> (отряд Cyclophyllidea) | 126 |
| 6.2.2. <i>Microsomacanthus</i> sp. (отряд Cyclophyllidea) | 127 |
| 6.2.3. <i>Proteocephalus exiguus</i> (отряд Proteocephalidea) и <i>Triaenophorus nodulosus</i> (отряд Pseudophyllidea) | 128 |
| 6.3. Основные направления морфологической эволюции гистологических структур на основе гладкой мускулатуры | 130 |
| Глава 7 | |
| Взаимоотношения маточного эпителия с развивающимися зародышами | 133 |
| 7.1. <i>Clestobothrium acheilognathi</i> (отряд Pseudophyllidea) | 134 |
| 7.2. <i>Proteocephalus thymalli</i> и <i>P. torulosus</i> (отряд Proteocephalidea) | 136 |
| 7.3. <i>Nippotaenia mogurndae</i> (отряд Nippotaeniidea) | 139 |
| 7.4. <i>Microsomacanthus</i> sp. (отряд Cyclophyllidea) | 139 |
| 7.5. Эволюционные тенденции развития матки у цестод | 141 |

| | |
|---|------------|
| Глава 8 | |
| Симбионтная микрофлора тегумента | 146 |
| Глава 9 | |
| Тканевая пластичность как морфологическая основа прогрессивной эволюции цестод | 153 |
| Заключение | 163 |
| Литература | 168 |

Научное издание

**Корнева
Жанетта Вячеславовна**

**ТКАНЕВАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ
И МОРФОГЕНЕЗЫ У ЦЕСТОД**

*Утверждено к печати
Ученым советом
Института биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Т.И. Белова*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *Э.Б. Павлюк*
Корректор *Э.Д. Алексеева*

Подписано к печати 19.12.2006
Формат 60 × 90¹/₁₆. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 12,0. Усл.кр.-отт. 12,5. Уч.-изд.л. 12,1
Тип. зак. 3877

Издательство "Наука"
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП "Типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН**

Магазины "Книга-почтой"

121099 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52 www.LitRAS.ru E-mail:
info@litras.ru
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7«Б»; (код 812) 235-40-64

**Магазины "Академкнига" с указанием букинистических отделов
и "Книга-почтой"**

690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга-почтой");
(код 4232) 45-27-91 antoli@mail.ru
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой");
(код 3433) 50-10-03 kniga@sky.ru
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 ("Книга-почтой");
(код 3952) 42-96-20 aknir@irlan.ru
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45;
(код 3912) 27-03-90 akademkniga@krasmail.ru
220012 Минск, просп. Независимости, 72;
(код 10375-17) 292-00-52, 292-46-52, 292-50-43 www.akademkniga.by
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00 akadkniga@nm.ru;
(Бук. отдел 125-30-38)
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12; 932-74-79
127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96 (Бук. отдел)
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90; 334-72-98 akademkniga@naukaran.ru
101000 Москва, Б. Спасоглинищевский пер., 8 строение 4;
624-79-19 (Бук. отдел)
630091 Новосибирск, Красный проспект, 51;
(код 3832) 21-15-60 akademkniga@mail.ru
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга-почтой");
(код 3833) 30-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru
142290 Пушкино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой");
(код 277) 3-38-80
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57;
(код 812) 272-36-65 ak@akbook.ru (Бук. отдел)
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4; (код 812) 297-91-86
199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;
(код 812) 323-34-62
634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18;
(код 3822) 51-60-36 akademkniga@mail.tomsknet.ru
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой");
(код 3472) 24-47-62 akademkniga@ufacom.ru
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва
Телефон для оптовых покупателей: 241-03-09
www.LitRAS.ru
E-mail: info@litras.ru
zakaz@litras.ru
Склад, телефон 291-58-87
Факс 241-02-77

*По вопросам приобретения книг
государственные организации
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. факс (495) 334-98-59
E-mail: [initsiat @ naukaran.ru](mailto:initsiat@naukaran.ru)
www.naukaran.ru*
