

**УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ КУТИКУЛЫ
И СУБКУТИКУЛЯРНОГО СЛОЯ ПРОЦЕРКОИДА,
ПЛЕРОЦЕРКОИДА И ВЗРОСЛЫХ ОСОБЕЙ
TRIAENOPHORUS NODULOSUS (PALL.)**

В. А. Тимофеев и Б. И. Куперман

Институт цитологии АН СССР, Ленинград, и Институт биологии
внутренних вод АН СССР, Борок

В работе приводятся данные светового и электронномикроскопического исследования кутикулы и субкутикулярного слоя процеркоида, плероцеркоида и взрослых неполовозрелых, половозрелых и дегенерирующих особей *Triaenophorus nodulosus*. Установлено, что кутикула всех паразитических фаз покрыта двумя типами микротрихий — крупными и мелкими. Обсуждается строение поверхности тела у представителей различных фаз цикла развития. Производится сравнение кутикулы *Triaenophorus* с кутикулой ранее изученных цестод.

В предшествующей работе (Тимофеев и Куперман, 1967) мы рассмотрели строение наружных покровов корацидия *Tr. nodulosus*. В настоящем сообщении излагаются результаты исследования кутикулы и субкутикулярного слоя последующих фаз развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для электронномикроскопических исследований представители всех фаз развития *Tr. nodulosus* фиксировались в течение 60 мин. 2%-м раствором четырехоксида осмия на ацетатвероналовом буфере (рН=7.4), изотоничном для холоднокровных животных. Также применялась фиксация 6.5%-м глутаральдегидом на фосфатном буфере (рН=7.2) с добавлением 0.2 М сахарозы в течение 90 мин. с последующей дофиксацией четырехокисью осмия в течение 60 мин. Дегидратация производилась в этиловом спирте возрастающей концентрации от 50% до абсолютного с интервалом в 20%. Заключение объекта производилось в аралдит по методике Глауэрт (Glauert and Glauert, 1958). Ультратонкие срезы контрастировались на сеточках уранилацетатом или моноокисью свинца (Karnowsky, 1961). Электронномикроскопическое исследование производилось в электронном микроскопе JEM-5G при 80 кв и диаметре апертурной диафрагмы объектива 25 мк. Увеличение на полученных негативах составляет 3000×—30000×.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Процеркоид. Вторая личиночная фаза *Tr. nodulosus* — процеркоид — развивается в полости тела веслоногих рачков, куда проникает онкосфера из проглоченного корацидия. Рост и формирование процеркоида завершается на 7—10-й день образованием церкомоера. На 17-й день развития длина тела процеркоида достигает 300—400 мк. Диаметр церкомоера достигает 48—56 мк. Тело сформированного процеркоида по-

крыто щетинками длиной 2—3 мк. Они равномерно покрывают все тело процеркоида от воронкообразного углубления до места прикрепления церкомера. На последнем щетинки отсутствуют. Кутикула процеркоида весьма тонкая, под ней располагаются субкутикулярные клетки, продольная мускулатура, известковые гранулы и т. д. (рис. 1).

Электронномикроскопическое исследование процеркоида *Tr. nodulosus* показало, что поверхность кутикулы покрыта многочисленными микротрихиями (щетинками при светооптических исследованиях), расстояние между которыми варьирует от 500 Å до 0.5 мк (рис. 2—4). Микротрихии у процеркоида бывают двух типов — мелкие и крупные (рис. 2). Крупные микротрихии состоят из мощной прямоугольной, квадратной или округлой базальной части и отходящей от нее вытянутой дистальной. Длина основания микротрихии достигает 0.5—0.8 мк, ширина — 0.5—0.6 мк. Стенки базальной части микротрихии укреплены плотным, хорошо осмиряющимся веществом, лежащим под мембраной, покрывающей микротрихию (рис. 5). При фиксации глутаральдегидом внутри базальной части микротрихии обнаруживаются трубочки и гранулы, что наблюдается при осмиевой фиксации лишь в очень редких случаях. Внутри базальной части микротрихии содержится одна или несколько вакуолей. Проксимальная часть микротрихии отделена от дистальной плотной пластинкой толщиной около 150 Å. Длина дистальной части микротрихии достигает 2—3 мк. Содержимое дистальной части покрыто мембраной и представлено набором плотно упакованных трубочек диаметром 70—100 Å (рис. 5). Кроме крупных микротрихий, кутикулу процеркоида покрывают и мелкие, состоящие также из трубчатой проксимальной и бичевидной дистальной частей (рис. 2). Длина их трубчатой части равна 0.2—1 мк, ширина — 0.1 мк. Трубчатая часть покрыта двойной мембраной, окружающей внутренний цилиндр, и имеет гомогенное содержимое. Бичевидная часть мелкой микротрихии на наших фотографиях достигает 0.1—0.9 мк.

Под микротрихиями находится собственно кутикула. Ее толщина варьирует от 1 до 3 мк. Содержимое кутикулы состоит из вакуолей, извитых мембран, образующих профили различного очертания и гомогенного матрикса (рис. 2—4). Наиболее отчетливо вакуоли выражены в верхней части кутикулы. Они образуются в базальных частях микротрихий. Каждая вакуоль окружена двойной мембраной и иногда содержит внутри электронноплотное вещество (рис. 5). Диаметр вакуолей колеблется от 200 Å до 0.3 мк. В базальной части кутикулы наряду с вакуолями присутствуют извитые мембраны. Эти мембраны образуют каналы и профили, имеющие продолговатые, полукруглые или извилистые очертания. В базальной части кутикулы в большом количестве присутствуют митохондрии, имеющие неправильные очертания и небольшое количество крист (рис. 3, 4).

Под кутикулой находится гомогенная базальная пластинка толщиной 0.1—1 мк (рис. 2, 4). Через нее проходят каналы, которые соединяют кутикулу с субкутикулярными клетками. Эти каналы берут начало от субкутикулярных клеток и оканчиваются в толще кутикулы (рис. 4). На поперечных срезах они имеют округлую форму и достигают диаметра 0.10—0.15 мк (рис. 3). Каналы окружены мембраной, которая является продолжением цитоплазматической мембраны субкутикулярных клеток. В месте окончания канала эта мембрана переходит в мембрану, подстилающую кутикулу снизу. Через канал проходят многочисленные трубочки диаметром около 150 Å (рис. 4). Его верхняя часть чашеобразно расширяется. К расширению канала примыкают вакуоли кутикулы. В самом канале вакуолей не было обнаружено, только в месте перехода его в субкутикулярную клетку вновь наблюдается образование вакуолей (рис. 4).

Продольная и поперечная мускулатура субкутикулярного слоя представлена мышечными тяжами диаметром 0.5—1.5 мк (рис. 3, 4). Снаружи мышечный тяж, внутреннее содержимое которого заполнено протофибриллами, окружен оболочкой. Диаметр последних варьирует в зависи-

мости от того, как прошел срез, от 100 до 200 Å. Иногда в таком пучке наблюдаются митохондрии.

В субкутикулярных клетках процеркоида обнаруживаются ядро, эндоплазматическая сеть, митохондрии, различные гранулы и вакуоли. Эндоплазматическая сеть представлена двумя типами — гладкой и шероховатой. Каналы эндоплазматической сети имеют разнообразную конфигурацию и переходят в цистерны и вакуоли (рис. 6). Между каналами эндоплазматической сети располагаются округлые митохондрии. Цитоплазма субкутикулярных клеток заполнена мелкими гранулами, имеющими звездчатую форму. Их размер достигает 250—300 Å. Такие гранулы Лумсден (Lumsden, 1965) описывает как скопление гликогена. Иногда в цитоплазме клеток встречаются сильно осмиряющиеся гранулы, по-видимому липидной природы.

Известковые тельца, присутствующие в субкутикулярном слое, по строению и генезису сходны с таковыми у других цестод. Известковые гранулы развиваются в известковой клетке, причем ядро этой клетки смещается к периферии. Развитие и строение известковой гранулы у *Tr. nodulosus* аналогично тому, что описано для плероцеркоида *Schistocephalus pungitii* (Тимофеев, 1964).

Строение кутикулы и микротрихий различных отделов тела процеркоида *Tr. nodulosus* отличается друг от друга. Так, кутикула на переднем конце тела процеркоида, где имеется воронкообразное углубление, очень тонкая. Она достигает толщины 0.1—0.5 мк, в ней мало митохондрий и вакуолей, на поверхности присутствуют главным образом мелкие микротрихии. Кутикула церкомера процеркоида также отличается по строению от кутикулы остального тела (рис. 8—10). Крупных микротрихий на ней нет. Длина трубчатой части микротрихий церкомера достигает 1 мк, ширина — 0.12—0.15 мк. Длина бичевидной части 0.5—1.5 мк. На поверхности кутикулы изредка обнаруживаются пальцеобразные выросты (рис. 9). Толщина кутикулы церкомера равна 0.3—1.2 мк. в гомогенном матриксе кутикулы располагаются митохондрии, вакуоли и гранулы плотного вещества. Митохондрии кутикулы церкомера имеют разбухший вид, крист в них очень мало, матрикс прозрачен. Митохондрии по мере потери крист превращаются в вакуоли. Под кутикулой лежит тонкая базальная пластинка, за которой следуют тяжи мускульных волокон. Полость церкомера заполнена крупными клетками с шарообразными ядрами (рис. 8, 10). Цитоплазма этих клеток иногда непосредственно переходит в вещество кутикулы. Цитоплазма клеток церкомера вакуолизована, причем единичные вакуоли достигают очень крупных размеров, что придает строению церкомера сетчатый вид (рис. 8). Клетки церкомера содержат ядро, эндоплазматическую сеть, гранулы и т. д. У некоторых процеркоидов церкомер находится в стадии дегенерации (рис. 10). У таких форм микротрихии с поверхности кутикулы исчезают, митохондрии ее теряют кристы и превращаются в крупные вакуоли, кутикула начинает отслаиваться. Цитоплазма клеток церкомера сильно вакуолизуется, по-видимому, за счет слияния потерявших кристы и разбухших митохондрий.

Для проверки взаимоотношений поверхности процеркоида и тканей полости тела циклопа нами был зафиксирован циклоп с процеркоидом в полости тела. На электронномикроскопических фотографиях видно, что микротрихии процеркоида упираются в мембрану полости тела циклопа, выгибая ее (рис. 11).

П л е р о ц е р к о и д. Во внутренних органах, чаще в печени, многих видов рыб завершается формирование следующей личиночной стадии — плероцеркоида. Плероцеркоиды из печени корюшки достигают 220 мм в длину, но чаще их длина варьирует в пределах 40—105 мм (Куперман, 1965). Это — длинные несегментированные черви с полностью сформированными крючьями. Они, как правило, заключены в цисту. Задняя часть тела плероцеркоидов — «хвост» — имеет слабо развитую мускулатуру и заполнена рыхлой паренхимой. Хвостовой отдел этой личиночной фазы подвержен дегенерации. В кишенике окончательного хозяина эта часть

тела отпадает. Поверхность тела плероцеркоида покрыта волосообразными придатками, длина которых достигает 5 мк (рис. 13). Под кутикулой лежит базальная пластинка, за которой следуют мускулатура, субкутикулярные клетки и известковые гранулы.

Электронномикроскопическое исследование плероцеркоида *Tr. nodulosus* показало, что его кутикула покрыта микротрихиями (волосообразными придатками), а цитоплазма субкутикулярных клеток соединяется с собственно кутикулой при помощи цитоплазматических мостиков (рис. 17). Кутикула несет на своей поверхности два типа микротрихий, которые состоят из основания — проксимальной части и более вытянутой — дистальной. Проксимальная часть микротрихии отделена от дистальной тонкой перегородкой. Различия между микротрихиями заключаются в их морфологии и размерах. Крупные микротрихии имеют мощную проксимальную часть, ее длина достигает 0.3—0.4 мк, толщина — около 0.25 мк. Снаружи микротрихии покрыты мембраной, к которой изнутри в проксимальной части примыкает слой плотного, хорошо осмирующегося вещества толщиной 200—300 Å. Внутри этой части содержатся вакуоли и гранулы. Дистальный отдел микротрихии постепенно сужается и достигает длины до 5 мк. Внутреннее содержимое этой части представлено трубочками диаметром 70—100 Å. Мелкие микротрихии имеют такое же строение, как и у процеркоида, длина их бичевидной части достигает 4 мк. Кроме микротрихий, на поверхности кутикулы плероцеркоида изредка встречаются пальцеобразные выросты. Внутри этих выростов присутствуют вакуоли, плотные гранулы и митохондрии.

Кутикула плероцеркоида заполнена гранулами и вакуолями. Последние образуются в базальных частях микротрихий. Вакуоли кутикулы бывают двух типов, одни из них электроннопрозрачные, другие заполнены электронноплотным содержимым (рис. 14). Последние по размерам гораздо мельче первых. Их диаметр достигает 500—1000 Å, тогда как электроннопрозрачных — 0.25—0.50 мк. Базальная часть кутикулы заполнена митохондриями, имеющими небольшое количество крист и электронноплотный матрикс (рис. 14).

Строение кутикулы плероцеркоида *Tr. nodulosus* одинаково на протяжении всей стробилы. Только на переднем конце тела, в зоне пролиферации, имеются крупные складки, покрытые мелкими микротрихиями (рис. 15). Кутикула соединяется с субкутикулой цитоплазматическими мостиками, проходящими сквозь базальную пластинку (рис. 14). В этих мостиках обнаруживаются вакуоли, мигрирующие из кутикулы в субкутикулярные клетки. В субкутикулярной зоне располагаются пучки продольной и поперечной мускулатуры, известковые гранулы и субкутикулярные клетки. Строение перечисленных образований сходно с таковыми у процеркоида, поэтому мы не будем их здесь описывать. В субкутикулярном слое встречаются сильно осмирующиеся гранулы, вероятно липидной природы. Подобные образования также обнаруживаются в зоне базальной пластинки, в толще кутикулы и в ее периферических областях. Липидные гранулы у *Tr. nodulosus*, по-видимому, являются продуктами экскреции, которые через кутикулу выводятся из организма паразита (Тимофеев, 1967).

ВЗРОСЛАЯ НЕПОЛОВОЗРЕЛАЯ, ПОЛОВОЗРЕЛАЯ И ДЕГЕНЕРИРУЮЩАЯ ОСОБИ

В кишечнике окончательного хозяина — щуки — происходит превращение плероцеркоида во взрослую особь. Последняя достигает длины 250 мм и ширины 5 мм. Наружное расчленение отсутствует, хорошо заметна поперечная складчатость, сильнее выраженная на переднем конце. Тело взрослых *Tr. nodulosus* покрыто кутикулой, на которой сплошным слоем располагаются такие же, как и у плероцеркоида, волосообразные придатки. Этот слой легко отслаивается. Строение кутикулы и субкутикулы

взрослых *Triaenophorus* совпадает с таковым у других представителей отряда *Pseudophyllidea*.

Электронномикроскопическое исследование неполовозрелой и половозрелой особей показало, что их кутикула и субкутикулярный слой имеют одинаковое строение. Поверхность кутикулы покрыта крупными и мелкими микротрихиями (рис. 16). Строение и размеры их соответствуют тому, что было описано для плероцеркоида. На поверхности кутикулы встречаются пальцеобразные выросты, сама кутикула заполнена электроннопрозрачными вакуолями и электронноплотными гранулами, в ее базальной части располагается большое количество митохондрий. Соединение кутикулы с субкутикулярными клетками происходит при помощи цитоплазматических мостиков, пронизывающих базальную пластинку. Субкутикулярные клетки содержат в цитоплазме ядро, эндоплазматическую сеть, митохондрии и различные гранулы. Особенно характерны для взрослых *Triaenophorus* большие скопления в кутикуле и субкутикуле сильно осмирующихся липидных гранул (Тимофеев, 1967).

Для сравнения с *Tr. nodulosus* нами была изучена взрослая неполовозрелая особь *Tr. crassus*. Электронномикроскопическое исследование показало, что строение ее кутикулы и субкутикулярного слоя полностью совпадает с таковыми у взрослых форм *Tr. nodulosus* (рис. 12). Черви из цук, которые голодали 21 день, подвержены общей дегенерации. Исследования показали, что кутикула и субкутикулярный слой у этих цестод отслаиваются. На фотографиях обнаруживаются только глубже лежащие слои (рис. 17).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Поверхность процеркоида *Triaenophorus* покрыта микротрихиями двух типов — крупными и мелкими. Наличие микротрихий связано с паразитическим образом жизни. Их дифференциация на два типа, на наш взгляд, связана со следующими фактами. Процеркоид, находясь в полости тела циклопа, периодически подвергается сжатию. Крупные микротрихии имеют очень прочное строение, их базальная часть укреплена плотным веществом, дистальная обладает большой эластичностью. Вероятно, крупные микротрихии выполняют защитную функцию, предохраняя процеркоида от повреждений при сжатии. Одновременно с опорной функцией эти микротрихии выполняют и трофическую функцию, так как в их базальных частях образуются вакуоли, заполненные плотным содержимым. Мелкие микротрихии располагаются между крупными и защищены ими. Вероятно, они выполняют только трофическую функцию. По своим очертаниям крупные микротрихии процеркоида *Triaenophorus nodulosus* напоминают микротрихии *Proteocephalus pollanicoli* (Threadgold, 1965).

В базальной части кутикулы процеркоида *Tr. nodulosus* располагаются мембраны, образующие извитые профили и митохондрии. Часть митохондрий находится как бы в состоянии образования. Они напоминают нормальные митохондрии, но оболочка, окружающая их, не замкнута и соединяется с другими мембранными структурами базальной части кутикулы. Возможно, что митохондрии кутикулы процеркоида *Tr. nodulosus* образуются из мембран ее вакуолей. Это явление характерно для несформированного процеркоида, в котором еще протекают процессы морфогенеза.

Кутикула процеркоида соединяется с субкутикулярными клетками при помощи канала, заполненного трубочками. Такой тип соединения кутикулы с субкутикулой отличен от способов строения этих образований у других цестод и остальных фаз цикла развития *Tr. nodulosus*. Субкутикулярная клетка дает начало отростку в виде столбика. Последний проходит сквозь базальную пластинку и чашеобразно расширяется на своем окончании. В чашеобразном расширении накапливаются вакуоли кутикулы. Далее, их содержимое, по-видимому, подвергается ферментативным

превращениям и по трубочкам канала, проходящего сквозь базальную пластинку, поступает в субкутикулярные клетки.

При электронномикроскопическом исследовании церкомера процеркоида *Tr. nodulosus* обращает на себя внимание картина общей дегенерации этого органа. Его кутикула отслаивается, митохондрии разбухают, теряют кристы и превращаются в вакуоли, которые придают церкомеру сетчатый вид. При длительном нахождении процеркоида в полости тела циклопа церкомер отпадает. Морфология церкомера подтверждает взгляд Б. Е. Быховского (1937, 1957) на церкомер цестод, как на филогенетический «остаток» некогда чрезвычайно важного адаптивного образования, гомологичного прикрепительному диску *Monogenoidea*.

Изучение взаимоотношений поверхности тела процеркоида и участков полости тела циклопа, соприкасающейся с ней, показало, что микротрихии никогда не проникают в глубь клеток, а только выгибают мембрану, их ограничивающую. Следовательно, процеркоид получает пищевые вещества не путем разрушения клеток, а черпает их из содержимого полости тела.

Строение кутикулы и субкутикулярного слоя у плероцеркоида и взрослых *Tr. nodulosus* сходно между собой. Такое же строение имеет взрослая неполовозрелая форма *Tr. crassus*. Кутикула этих форм, как и кутикула процеркоида, несет два типа микротрихий — крупные и мелкие, отличающиеся друг от друга размерами. Базальная часть крупных микротрихий взрослых *Tr. nodulosus* отлична от таковой у процеркоида. На поперечных срезах она имеет слегка крестообразную форму. Мелкие микротрихии плероцеркоида имеют более длинную бичевидную часть, чем аналогичные микротрихии процеркоида. Собственно кутикула плероцеркоида отличается от кутикулы процеркоида более гомогенным видом и большим содержанием в ее матриксе электронноплотных гранул. Размеры ее вакуолей гораздо меньше, чем у процеркоида. На поверхности кутикулы плероцеркоида иногда присутствуют пальцеобразные выросты, чего не бывает (исключая церкомер) на поверхности кутикулы процеркоида. У плероцеркоида и взрослых форм содержимое кутикулы соединяется с субкутикулярными клетками при помощи цитоплазматических мостиков. Такая же картина наблюдается и у других цестод. Соединение кутикулы с субкутикулярными клетками при помощи оформленного трубчатого канала у процеркоида *Tr. nodulosus* носит совершенно оригинальный характер.

В предшествующей работе нами была изучена кутикула плероцеркоида *Schistocephalus pungitii* (Тимофеев, 1964). Хотя *Schistocephalus* и *Triaenophorus* входят в один отряд, плероцеркоиды их существенно отличаются друг от друга уровнем морфологического развития. На поверхности кутикулы *Sch. pungitii* присутствуют только микротрихии, аналогичные мелким микротрихиям *Tr. nodulosus*. Кутикула плероцеркоида *Sch. pungitii* достигает толщины 25 мк, тогда как у *Tr. nodulosus* — только 5 мк. На кутикуле *Sch. pungitii* располагаются правильными рядами пальцеобразные выросты. У *Tr. nodulosus* встречаются только единичные выросты. Различия, по-видимому, связаны с биологией этих червей. У плероцеркоида *Sch. pungitii* полный органогенез происходит во втором промежуточном хозяине за короткий срок (57 дней). Эта фаза является основной в жизнедеятельности паразита, так как в этот период складываются все основные морфологические особенности червя (Дубинина, 1959).

В период наиболее активного роста происходит и наиболее интенсивное питание. По-видимому, с этим связаны особенности строения кутикулы плероцеркоида *Sch. pungitii*. У *Tr. nodulosus* полный органогенез происходит в окончательном хозяине за довольно длительный промежуток времени (5—6 месяцев), поэтому паразиту не требуется форсированное питание. В связи с этим у *Tr. nodulosus* не происходит увеличения поверхности всасывания за счет пальцеобразных выростов, что мы наблюдаем у *Schistocephalus*.

Изучение кутикулы и субкутикулярного слоя *Tr. nodulosus* показало, что эти образования у всех паразитических фаз цикла развития червя построены одинаковым образом. Нет принципиальных отличий у них и по сравнению с различными цестодами из других отрядов. В цикле своего развития личиночные формы *Tr. nodulosus* паразитируют в полости тела циклопа и печени различных рыб, взрослые паразитируют главным образом в средней кишке щуки. Таким образом, *Triaenophorus* в своем онтогенезе меняет разные среды обитания, однако строение его кутикулы и субкутикулы принципиально не отличается во все периоды жизни. По-видимому, это связано с единым типом питания этого червя на всех стадиях его жизненного цикла. Как было показано Гопкинсом (Hopkins, 1950, 1951), Ридом (Read, 1959) и другими для ленточных червей особенно большое значение имеет углеводное питание. Химический состав мест обитания *Tr. nodulosus* на всех стадиях цикла его развития удовлетворяет требованиям углеводного метаболизма. В полости тела циклопа содержится тканевая жидкость, которая по своему составу близка к плазме крови. Из нее процеркоид получает различные вещества, в первую очередь глюкозу. Плероцеркоид *Tr. nodulosus* развивается в печени различных рыб, где происходят синтез и распад гликогена и образование глюкозы. Взрослые формы, обитающие в кишечнике, могут интенсивно использовать продукты гидролиза различных углеводов, расщепляемых карбогидразами. Используя глюкозу в качестве источника энергии и для синтеза различных веществ, взрослые особи *Tr. nodulosus* интенсивно растут и продуцируют яйца.

Электронномикроскопические исследования различных цестод, проведенные разными авторами (Threadgold, 1962, 1965; Rothman, 1963; Siddiqui, 1963; Тимофеев, 1964; Beguin, 1966, и др.), показывают, что их поверхность имеет сходный план строения. Присутствие микротрихий на поверхности тела цестод различные авторы связывают с их абсорбтивной функцией, подтверждением этого предположения служит факт образования вакуолей на границе основания микротрихии и кутикулы. Витальный краситель — бирюзовый прямой М — проникает в кутикулу плероцеркоида *Sch. pungitii* только через микротрихии (Тимофеев, 1966а, 1966б), что указывает на их доминирующую роль в абсорбции различных веществ. И, наконец, электронномикроскопическое выявление таких ферментов, как кислая и щелочная фосфатазы, показало, что они локализованы только в кутикуле плероцеркоида и половозрелой особи *Schistocephalus*, что в свою очередь указывает на метаболически активное состояние этого интересного образования.

Электронномикроскопическое исследование наружных покровов процеркоида, плероцеркоида и взрослых особей *Tr. nodulosus* показало, что у представителей всех паразитических фаз его цикла развития кутикула и субкутикулярный слой имеют принципиально одинаковый план строения. Аналогичное строение поверхности тела характерно и для других цестод из различных отрядов. Уникальное строение кутикулы и связанных с ней субкутикулярных клеток ленточных червей обусловлено адаптацией к паразитическому образу жизни в связи с отсутствием морфологически оформленной пищеварительной системы.

Л и т е р а т у р а

- Быховский Б. Е. 1937. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 1352—1383.
- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л. : 1—509.
- Дубинина М. Н. 1959. О естественной системе рода *Schistocephalus* (Cestoda: Pseudophyllidea). Зоол. журн., 38 : 1498—1517.
- Куперман Б. И. 1965. Об изменчивости видов рода *Triaenophorus* (Cestoda: Pseudophyllidea). Тр. Зоол. инст., АН СССР, 35 : 175—186.
- Тимофеев В. А. 1964. Электронномикроскопическое изучение известковых телец плероцеркоида и половозрелой фазы *Schistocephalus pungitii*. ДАН СССР, 156 : 1244—1247.

- Тимофеев В. А. 1964. Строение кутикулы *Schistocephalus pungitii* на разных фазах его развития в связи с особенностями питания цестод. В сб.: Электронная и флуоресцентная микроскопия клетки. Изд. «Наука», М.—Л.: 50—60.
- Тимофеев В. А. 1966а. Строение и функция кутикулы и субкутикулярных клеток различных цестод. Матер. I научн. конф. молод. специал. Инст. цитол. АН СССР: 41—42.
- Тимофеев В. А. 1966б. Строение и функция кутикулы и субкутикулярных клеток некоторых цестод. Автореф. канд. дисс.: 1—21.
- Тимофеев В. А. и Куперман. 1967. Ультратонкое строение наружных покровов корацидия *Triaenophorus nodulosus*. Паразитология, I (2): 124—130.
- Тимофеев В. А. 1967. Электронномикроскопические данные об экскреции липидов *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). Цитология, 9 (2): 1413—1415.
- Beugin F. 1966. Etude au microscope electronique de la cuticule et de ses structures associees chez quelques cestodes. Essai d'histologie comparee. Zs. Zellforsch., 72: 30—46.
- Glauret A. M. a. Glauret R. N. 1958. Araldite as embedding medium for electron microscope. J. biophys. biochem. cytol., 4: 191—194.
- Hopkins C. A. 1950. Studies on cestode metabolism. 1. Glycogen metabolism in *Schistocephalus solidus* in vivo. J. parasitol., 36: 384—390.
- Hopkins C. A. 1951. Studies on cestode metabolism. 2. Utilization of glycogen by *Schistocephalus solidus* in vitro. Exper. parasitol., 1: 196—213.
- Karnowsky M. J. 1961. Simple methods for «staining with lead» at high pH in electron microscope. J. biophys. biochem. cytol., 11: 729—732.
- Lumsden R. D. 1965. Macromolecular structure of glycogen in some cyclophyllidean and trypanorhynch Cestodes. J. parasitology 51: 501—515.
- Read C. P. 1959. The role carbohydrates in biology of Cestodes. 8. Some conclusion and hypothese. Exper. parasitol., 8: 365—383.
- Rothman A. H. 1953. Electron microscope studies of tapeworms. The surface structures of *Hymenolepis diminuta*. Trans. Amer. Micr. Soc., 82: 82—30.
- Siddiqui E. H. 1963. The cuticle of cysticeri of *Taenia saginata*, *T. hydatigena* and *T. pisiformis*. Quart. j. microscop. sci., 104: 141—144.
- Threadgold L. T. 1962. An electron microscope study of the tegument and associated structures of *Dipylidium caninum*. Quart. j. microscop. sci., 103: 135—140.
- Threadgold L. T. 1965. An electron microscope study of the tegument and associated structures of *Proteocephalus pollanicoli*. Parasitol., 55: 467—472.

ULTRAFINE STRUCTURE OF THE CUTICLE AND
SUBCUTICULAR LAYER IN PROCERCROID, PLEROCERCROID AND
ADULTS OF *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* (PALL.)

V. A. Timofeev and B. I. Kuperman

S U M M A R Y

The paper deals with some results of light- and electronmicroscopic studies of the cuticle and the subcuticular layer in the proceroid, plerocercoid and immature, mature and degenerative adults of *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). It has been established that in these phases the cuticle is covered with microtrichia of two types, large and small; the cuticle contains vacuoles and is connected with the subcuticular cells by means of cytoplasmic intercellular bridges. Only in the proceroid is the cuticle connected with the subcuticular cells by means of a fully formed channel which is filled with tubes. Microtrichia are present over the whole surface of the cuticle in all parasitic phases. A comparison between the cuticle in *Triaenophorus* and that in other cestodes was carried out. It is suggested that microtrichia in cestodes are the organs of absorption of food, and which appeared as a result of adaptation to a parasitic mode of life due to the absence of the digestive system.

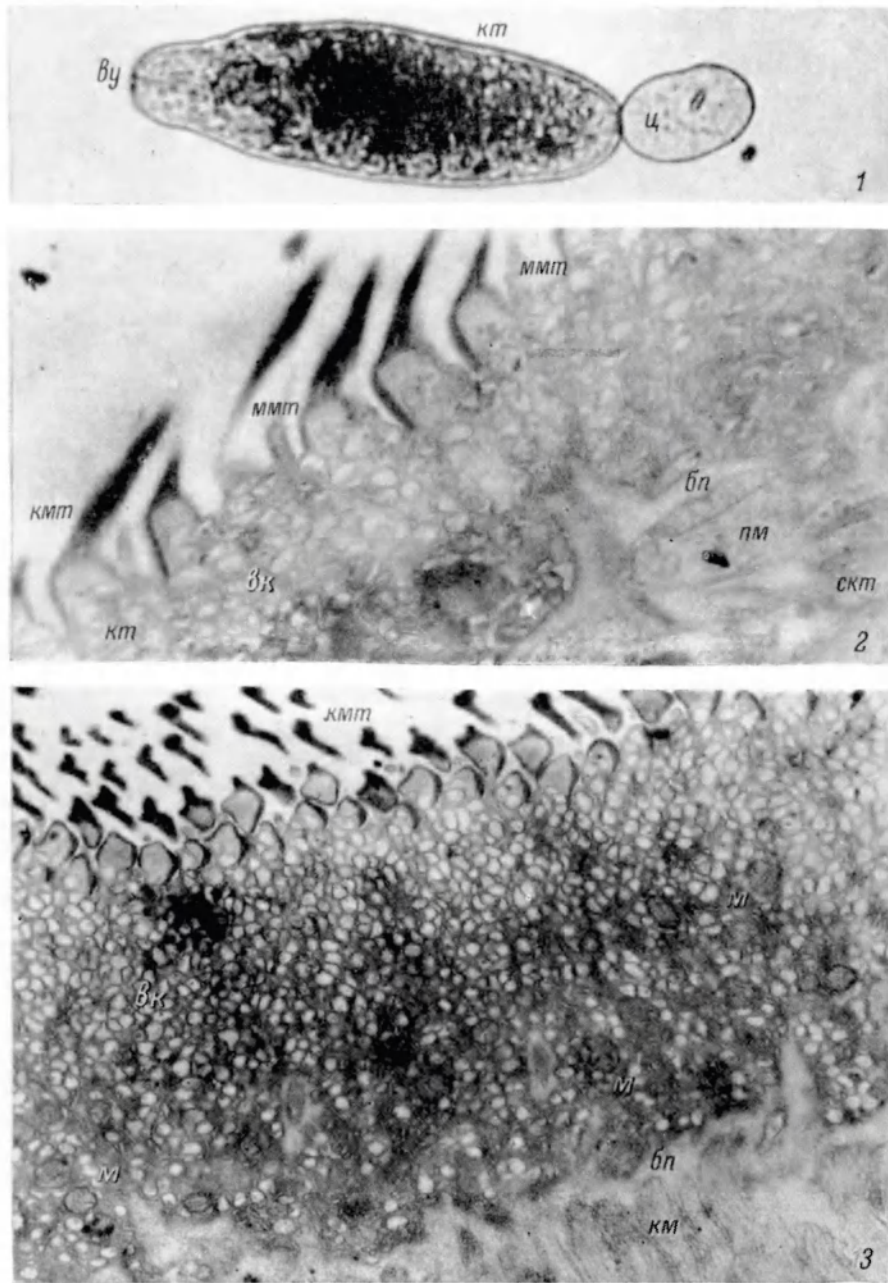


Рис. 1—3.

1 — общий вид процеркоида *Tr. nodulosus* (световой микроскоп, 400×), 2 — крупные и мелкие микротрихии на поверхности кутикулы процеркоида (25000×), 3 — косой срез через кутикулу процеркоида (18000×); бп — базальная пластинка, вк — вакуоли кутикулы, ву — воронкообразное углубление, г — гранулы гликогена; гж — плотные гранулы кутикулы, жг — жировые гранулы, км — кольцевые мышцы, кммт — крупные микротрихии, кп — кутикула, м — митохондрии, ммт — мелкие микротрихии, пв — пальцеобразные выросты, пм — продольные мышцы, птц — полость тела циклопа, сбк — субкутикулярные клетки, скт — субкутикула, ц — церкомер, цм — цитоплазматические мостики, соединяющие кутикулу с субкутикулярными клетками, эс — эндоплазматическая сеть, я — ядро.

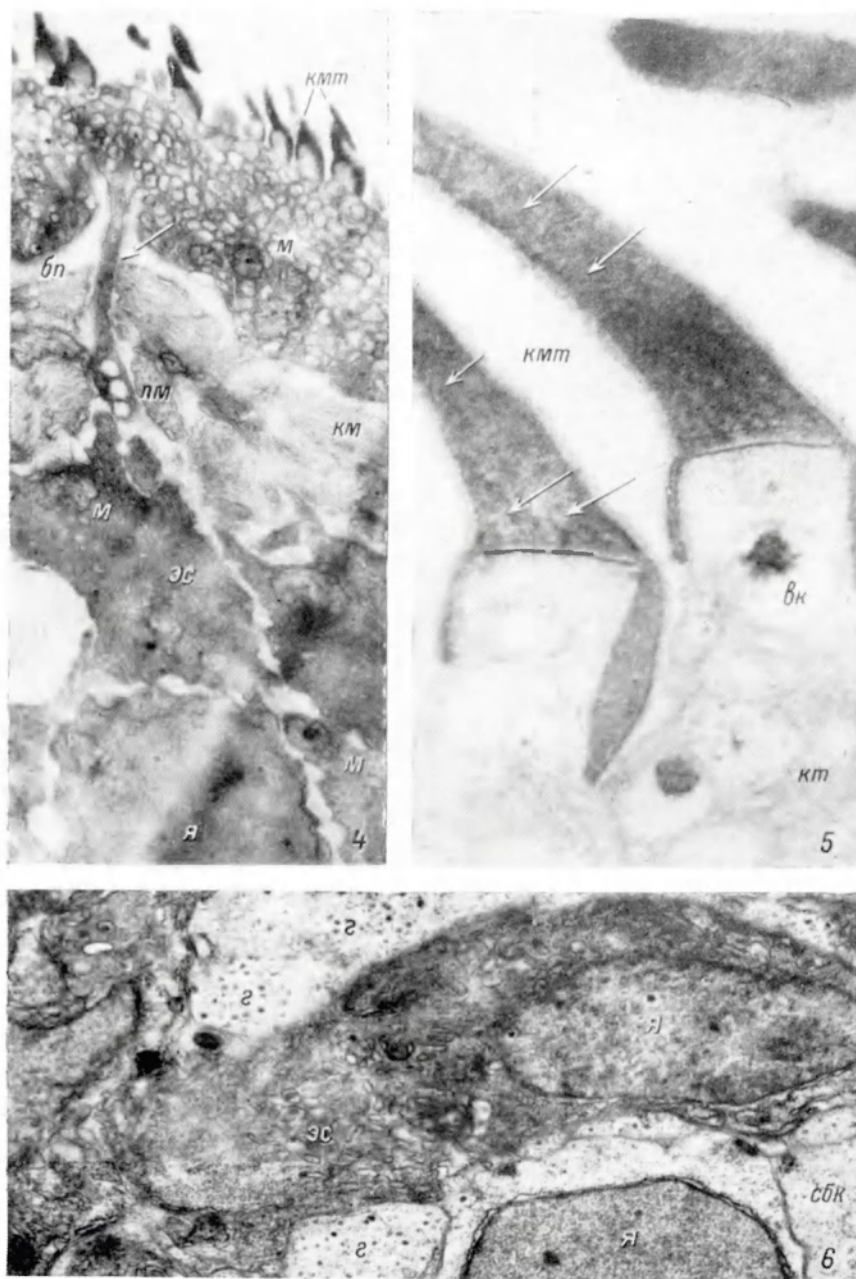


Рис. 4—6.

4 — соединение кутикулы процеркоида с его субкутикулярной клеткой при помощи канала (10000×), 5 — крупные микротрихии процеркоида, стрелками указаны заполняющие их трубочки (60000×); 6 — субкутикулярные клетки процеркоида (15000×).

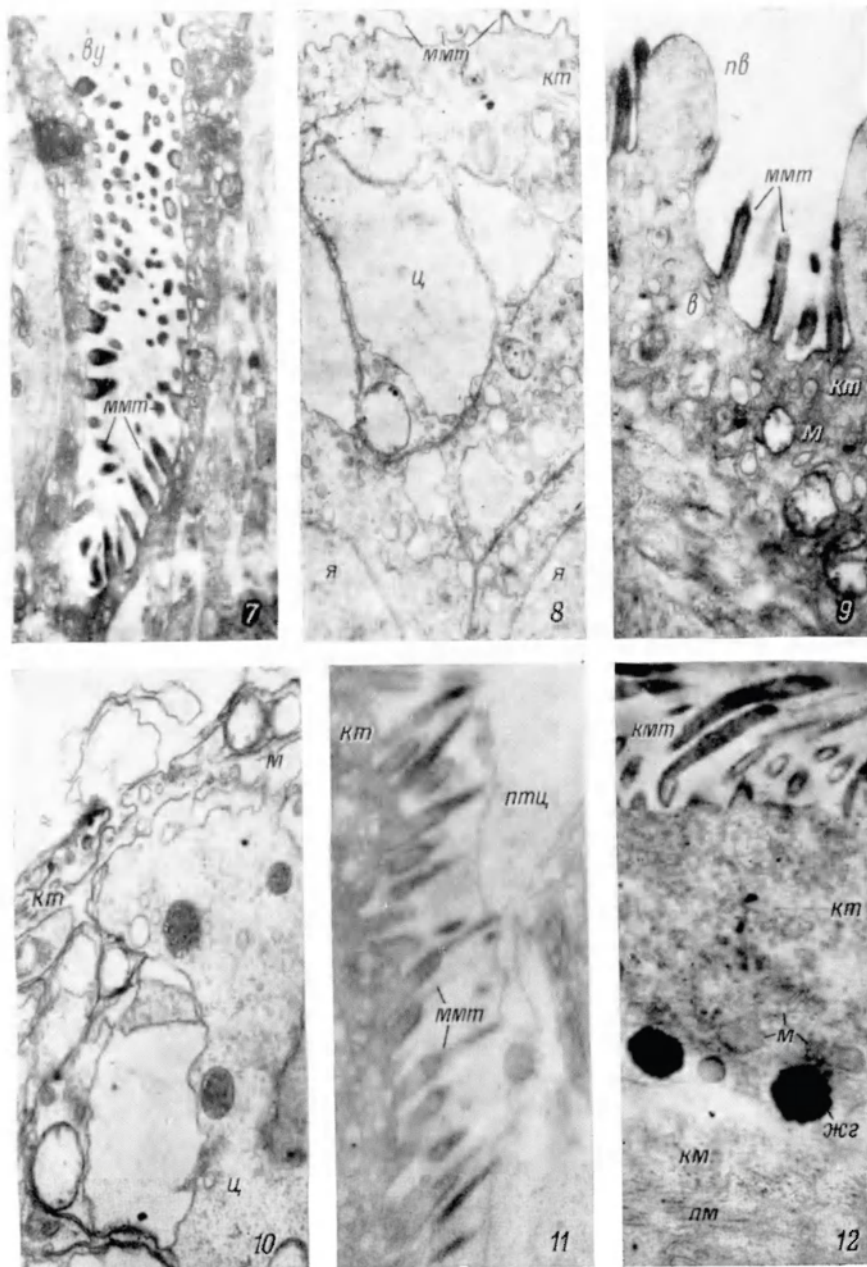


Рис. 7—12.

7 — воронкообразное углубление на переднем конце тела процеркоида (22000×), 8 — поверхность церкомера процеркоида (15000×), 9 — пальцеобразные выросты на поверхности церкомера процеркоида (12000×), 10 — дегенерация церкомера (15000×), 11 — взаимоотношения микротрихий процеркоида с мембранными элементами полости тела циклопа (19000×), 12 — поверхность тела взрослой неполовозрелой формы *Tr. crassus* (5000×).

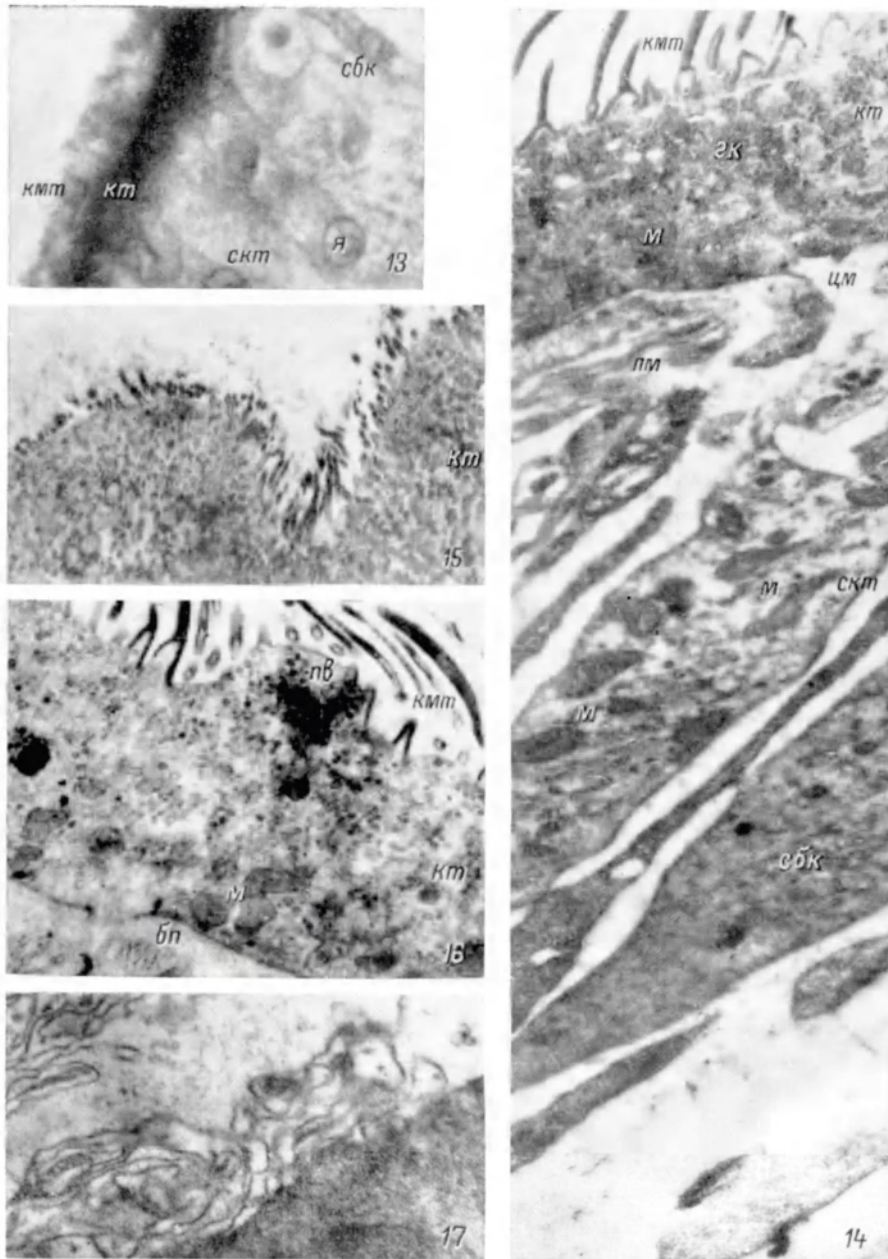


Рис. 13—17.

13 — микротрихи на поверхности кутикулы плероцерконда *Tr. nodulosus* (световой микроскоп, 600×), 14 — продольный срез через кутикулу и субкутикулу плероцерконда, стрелками — цитоплазматический мостик, соединяющий кутикулу с субкутикулярной клеткой (15000×); 15 — крупные складки на переднем конце тела плероцерконда (12000×), 16 — кутикула взрослой половозрелой особи (15000×), 17 — отслоение кутикулы половозрелой особи при дегенерации червя (20000×).