

УДК 576.895.121

УЛЬТРАСТРУКТУРА НЕКОТОРЫХ СИСТЕМ ОРГАНОВ  
DIPLOCOTYLE OLRIKII (CESTODA: CYATHOSERPHALATA)  
В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ЕГО ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

© В. Г. Давыдов, Л. Г. Поддубная, Б. И. Куперман

У половозрелых цестод *Diplocotyle olrikii* из полости тела *Gammarus oceanicus* изучены ультраструктура покровов, желез проникновения, предстательных и маточных желез. Обсуждается связь между особенностями ультраструктурной организации червей и их прогенетическим развитием. Высказывается предположение о причинах, способствующих возникновению прогенеза у цестод.

Тенденция в эволюции жизненных циклов ленточных червей к вторичному сокращению числа хозяев и смещению полового развития на более ранние стадии онтогенеза выявлена у многих представителей отрядов Caryophyllidea и Pseudophyllidea (Яницкий, 1928; Szidat, 1927; Wisniewski, 1930; Janiszewska, 1950; Дубинина, 1966, и мн. др.).

Известно, что цестоды *Diplocotyle olrikii* Krabbe, 1874 способны достигать половозрелости в полости тела своих первых промежуточных хозяев – гаммаридов, без участия типичных дефинитивных хозяев диплокотилид – рыб (Sandeman, Burt, 1972; Леонтович, Валовая, 1989, и др.). Имеются данные об обнаружении и других видов половозрелых циатоцефалов в амфиподах (Протасова, Атрашкевич, 1987; Протасова, Ройтман, 1995, и др.). Популяции *D. olrikii*, способные заканчивать свое развитие в беспозвоночных хозяевах, имеют циркумполярное распространение в высокопродуктивных бореальных и арктических водах Бореоатлантической и Арктической обл. (Протасова, Ройтман, 1995).

Цель данной работы заключалась в попытке установить взаимосвязь между прогенетическим развитием *D. olrikii* и возможными изменениями в строении некоторых систем органов червей. В первую очередь это касается покровов тела, а также маточных и предстательных желез – наиболее отличительных от остальных цестод структур в морфологической организации половой системы циатоцефалов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовано 4342 экз. гаммарид трех видов (*Gammarus oceanicus*, *G. debeni*, *Marinogammarus obtusatus*), собранных на литорали Кандалакшского залива Белого моря вблизи Беломорской биологической станции МГУ в мае–июне 1991 г. В качестве потенциальных хозяев были подвергнуты паразитологическому

вскрытию 7 видов рыб, отловленных в тех же районах. Это *Gadus morhua maris-albi* (39 экз.), *Eleganus navaga* (25 экз.), *Pleuronectes platessa* (20 экз.), *Anarhichas lupus* (12 экз.), *Cyclopterus lumpus* (10 экз.), *Myoxocephalus scorpius* (15 экз.), *M. quadricornis* (17 экз.).

С целью проверки приживаемости паразитов в кишечнике рыб было проведено экспериментальное заражение 20 экз. *Pleuronectes flesus* путем скармливания им инвазированных половозрелыми *D. olrikii* гаммарусов. Вскрытие проводилось в срок от 1 ч до 8 сут с момента заражения.

Для электронно-микроскопического изучения червей извлекали из полости тела гаммарусов и фрагменты паразитов фиксировали по стандартной глутаросмиевой методике (Уикли, 1975). Препараты просматривали на электронном микроскопе JEM-100 С. Изучение объектов в сканирующем микроскопе JEM-25 S проводили после высушивания материала в сжиженном CO<sub>2</sub> в критической точке.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В районе наших исследований зараженными *D. olrikii* оказался только один вид гаммарусов – *G. oceanicus* с экстенсивностью инвазии 6% и интенсивностью 1–4 экз. Вместе с тем все 7 видов рыб – потенциальных дефинитивных хозяев были свободными от червей. При экспериментальном заражении камбал в первые часы опыта паразиты свободно лежали в кишечнике и не прикреплялись к его стенке. В дальнейшем в течение 1–2 сут опыта черви пассивно перемещались вдоль кишечного тракта (по-видимому, за счет его перистальтических сокращений) и выводились наружу. Следует отметить, что транзитный характер прохождения червей через кишечник рыб не приводил к перевариванию паразитов.

Все добытые нами экземпляры червей были вполне зрелыми, длиной до 50 мм, а их матка была заполнена яйцами. Хорошо развитый сколекс вооружен двумя округлыми дорсовентральными ботриями (рис. 1, а; см. вкл.). У фиксированных цестод ширина сколекса в районе ботридиальных отверстий составляет 1.3–1.5 мм.

Поверхность тегумента *D. olrikii* равномерно покрыта многочисленными микротрихиями в количестве около 66 штук на 1 мкм<sup>2</sup> (рис. 1, б). Это трубчатые микротрихии трофического типа с удлинённой цилиндрической базальной частью длиной  $2.88 \pm 0.106$  мкм, диаметром  $0.131 \pm 0.004$  мкм и короткой электронноплотной дистальной длиной  $1.35 \pm 0.05$  мкм (рис. 1, в). Не выявлено дифференциации микротрихий на стробиле и сколексе червей. Исключение составляют покровы ботрий, где микротрихии в среднем в два раза короче ( $1.91 \pm 0.004$  мкм).

Важной особенностью покровов является наличие на их поверхности цисты толщиной около 6 мкм (рис. 1, в, г). Ее основу составляет гомогенный слой, содержащий везикулы и многочисленные ламеллярные тела (рис. 1, в). Поверхность цисты дистально отчетливо ограничена несколькими слоями параллельно расположенных мембраноподобных структур (рис. 1, в, г).

Наружный цитоплазматический слой тегумента на всем протяжении тела червей очень незначительно варьирует по толщине и составляет в среднем  $6.46 \pm 0.276$  мкм. Основным компонентом наружной цитоплазмы покровов служат округлые везикулы с тонкофибрилярным содержимым диаметром  $0.19 \times 0.1$  мкм. При контакте с наружной цитоплазматической мембраной содержимое везикул выделяется в толщу цисты. Помимо везикул, в наружной цитоплазме содержатся типичные для покровов цестод палочковидные тельца. Наибольшее их скопление выявлено в апикальных отделах сколекса, в районе межботридиального пространства. Дистальные отделы цитоплазматического симпласта в этой области образуют выросты, содержащие эти органоиды.

Дистальная цитоплазма тегумента подостлана толстой волокнистой базальной пластинкой, которую пронизывают многочисленные отростки ядродержащих участков покровного синцития (цитоны). Тела последних лежат на двух-трех уровнях и соединяются с помощью выростов как с наружной цитоплазмой, так и между собой. Цитоплазма цитонов содержит большое количество свободных рибосом, эндоплазматический ретикулум с расширенными цистернами и диктиосомы аппарата Гольджи, вблизи которых наблюдается скопление везикул и палочковидных телец, аналогичных по структуре таковым в поверхностных слоях тегументального симпласта.

В сколексе *D. olrikii* выявлены специализированные железистые клетки. Их локализация ограничивается в основном базальными отделами покровов и прилегающими к ним участками паренхимы в области ботрий. От клеток отходят отростки, переходящие в протоки, укрепленные по периферии микротрубочками. Концевые отделы протоков заканчиваются в толще наружной цитоплазмы тегумента. Клетки, их отростки и протоки заполнены округлыми электронноплотными гранулами секрета размером  $0.498 \pm 0.004 \times 0.365 \pm 0.003$  мкм (рис. 2, а; см. вкл.).

Характерная особенность половой системы циатоцефалат – наличие маточных и предстательных желез. При электронно-микроскопическом изучении маточных желез нами установлено, что они представляют собой модифицированный в железистом направлении маточный эпителий. Стенка матки приобретает организацию типа синцитиального погруженного эпителия с дистальным безъядерным цитоплазматическим слоем и погруженными ядродержащими участками, т. е. обладает тегументоподобным строением (рис. 2, б, в; 3, б). Цитоплазма цитонов содержит хорошо развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум и округлые электронноплотные гранулы секрета диаметром  $0.44 \pm 0.03 \times 0.34 \pm 0.02$  мкм (рис. 2, б). Цитоны локализируются вблизи дистальной цитоплазмы и плотно прилегают друг к другу (рис. 2, в; 3, б). Они дают широкие отростки, иногда образующие значительные по объему расширения, служащие резервуарами для секрета. По отросткам секрет поступает в цитоплазматический слой и равномерно распределяется по нему. Выход секрета в полость маточной трубки происходит по мерокриновому типу, а секреторный материал после разрушения гранул адсорбируется на поверхности скорлуповой оболочки яиц, между ее филаментозными выростами (рис. 2, в).

Толщина дистальной цитоплазмы эпителия матки невелика и составляет около  $1.01 \pm 0.1$  мкм. Поверхность эпителия покрыта многочисленными ламеллярными выростами, а цитоплазматический слой подостлан тонкой плотной базальной пластинкой (рис. 2, в; 3, б). К базальной пластинке прилегают слои мышечных волокон, ориентированных преимущественно в кольцевом направлении, от которых отходят обширные выросты, накапливающие гликоген. Гликогенсодержащие отростки проникают в толщу синцития маточного эпителия и из нижележащей паренхимы (рис. 3, б).

Предстательные железы *D. olrikii* представляют собой специализированные железистые клетки, лежащие в паренхиме, окружающей сумку цирруса, и открывающие свои протоки во внутрибурсальный участок семяпровода (рис. 3, а). Стенка семяпровода образована синцитиальным эпителием с немногочисленными ядрами, лежащими в его толще. Цитоплазма поверхностного слоя эпителия дает длинные ветвящиеся, с многочисленными анастомозами ламеллярные выросты, заполняющие большую часть пространства канала семяпровода. Концевые отделы протоков предстательных желез проникают через несколько слоев мышечных волокон, прилегающих к стенке семяпровода, пронизывают стенку полового протока и глубоко внедряются в его полость в виде выпячиваний, окруженных „ламеллярной цитоплазмой” (рис. 3, а; 4, б; см. вкл.). Протоки желез укреплены

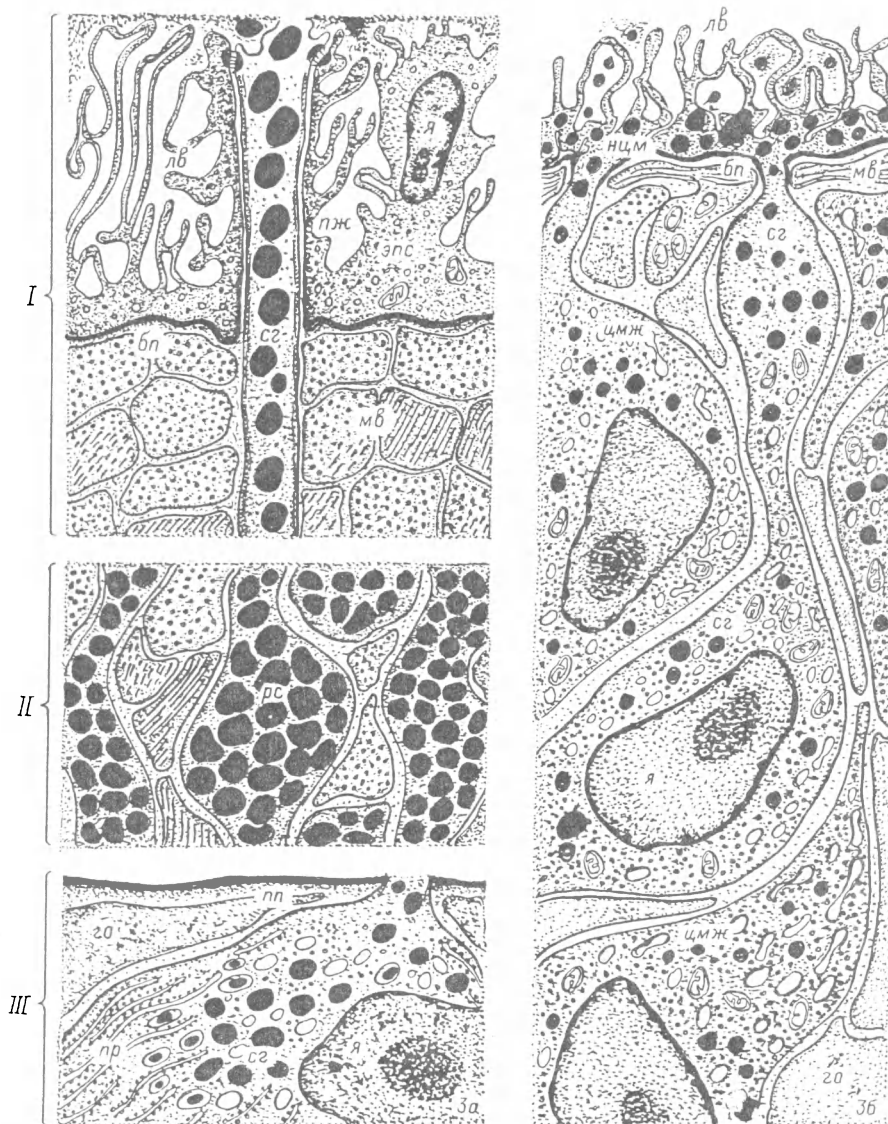


Рис. 3. Схема организации предстательных (а) и маточных желез (б).

а — строение предстательных желез (I — поверхность внутрибурсального участка семяпровода; II — резервуары с секретом в толще сумки цирруса; III — клетки предстательных желез, локализованные вблизи стенки сумки цирруса); б — синцитий погруженного эпителия маточных желез; бп — базальная пластинка; го — гликогензапасяющие отростки; мв — мышечные волокна; нцм — наружная цитоплазма стенки матки; пп — пограничная пластинка сумки цирруса; пж — протоки предстательных желез; рс — резервуары с секретом; эпс — эпителий семяпровода.

Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

Fig. 3. Schemes of the prostate glands (a) and uterine glands (b) of *D. olrikii*.

периферически расположенными микротрубочками, а их апикальные участки соединяются с цитоплазмой эпителия стенки семяпровода клеточными контактами типа септированных десмосом.

Цитоплазма клеток предстательных желез включает многочисленные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума с округлыми расширениями

и гранулы электронноплотного секрета, средний диаметр которых составляет  $0.56 \pm 0.055 \times 0.46 \pm 0.055$  мкм (рис. 3, а; 4, а). Секрет, по-видимому, формируется в ретикулуме. Об этом свидетельствует присутствие электронноплотных гранул в расширенных участках эндоплазматической сети. Отростки железистых клеток пронизывают пограничную пластинку сумки цирруса и во внутрибурсальном отделе образуют обширные секреторные резервуары, плотно заполненные секретом (рис. 3, а; 4, е). От секреторных резервуаров отходят отростки, переходящие в протоки желез. Секреторные гранулы выделяются в полость семяпровода путем разрыва апикальной мембраны протоков. В канале семяпровода наблюдаются как целые секреторные гранулы, так и распадающиеся на мелкодисперсный секреторный материал, окружающий сперматозоиды.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Характерными чертами в ультраструктурной организации тегумента *D. olrikii* являются: первое – отсутствие дифференциации микротрихий, представленных только одним трофическим типом (при полном отсутствии фиксаторного типа), второе – наличие хорошо развитой цисты, окружающей всю поверхность стробилы цестод. Присутствие лишь трофических микротрихий объясняется свободным расположением червей в полости тела хозяев, тогда как дифференциация микротрихияльного бордюра типична для кишечных стадий развития ленточных червей, что способствует их закреплению и удержанию в пищеварительном тракте. Между тем сколекс у изученных нами половозрелых *D. olrikii* обладает всеми основными особенностями строения и размерами, аналогичными таковым у взрослых червей, паразитирующих в кишечнике дефинитивных хозяев – рыб (Протасова, Ройтман, 1995), т. е. заканчивающая свой жизненный цикл в гаммаридах прогенетическая популяция *D. olrikii* сохраняет дефинитивную организацию своего прикрепительного аппарата.

Циста, расположенная на поверхности тела червей, формируется, исходя из наших данных, синцитием покровов в результате секреторной деятельности тегумента. Присутствие в цисте везикул, множества ламеллярных тел, мембраноподобных структур свидетельствует об активных метаболических процессах, происходящих в ее толще. Очевидным представляется функциональная роль цисты. Она выполняет защитную функцию, изолирует паразитов от воздействия организма хозяев и в том или ином виде имеется у многих видов цестод (Краснощевков, 1982; Давыдов, Микряков, 1988; Davydov e. a., 1995). У взрослых *D. olrikii* из кишечника рыб циста теряет свою структуру и представляет собой слой глыбчатого секреторного материала, расположенного среди базальных участков микротрихий (Куперман, 1988). Это указывает на то, что хорошо развитая циста возникает в качестве специализированной структуры покровов при паразитировании червей в полости тела.

По достижении половозрелости особям моноксенной популяции *D. olrikii* необходимо покинуть полость тела гаммарид для выброса яиц во внешнюю среду. По нашим неоднократным визуальным наблюдениям этот процесс осуществляется путем перфорации стенки тела хозяев паразитами, чему способствуют многочисленные железистые клетки, локализованные в сколексе и аналогичные по строению своим ядродержащим участкам, протоков и секрета железам проникновения, выявленным у представителей многих групп ленточных червей (Давыдов, Куперман, 1979; Kuperman, Davydov, 1982, и мн. др.). Цитоплазма клеток, их отростки и протоки плотно заполнены секреторными гранулами, но не имеют прямых выходов на поверхность тела червей. По всей видимости, накопление

секрета представляет своеобразную „преадаптацию“, которая функционально реализуется только в момент выхода паразитов из организма хозяев. Интересно отметить, что количество клеток желез проникновения в сколексе *D. olrikii* из кишечника рыб, как и у родственного вида *Cyathocephalus truncatus* (Давыдов, Куперман, 1979; Куперман, 1988), значительно меньше, чем в сколексах половозрелых *D. olrikii*, завершающих свое развитие в гаммаридях. Таким образом, интенсивное развитие пенетрационных желез способствует активному проникновению червей через стенку тела хозяев, выбросу инвазионного начала во внешнюю среду, что обеспечивает дальнейшую реализацию жизненного цикла этой прогенетической цестоды.

Как уже отмечалось, наличие у циатоцефалят маточных и предстательных желез служит отличительным признаком в строении половой системы данной группы цестод. Маточные железы *D. olrikii* имеют вид погруженного синцитиального эпителия и аналогичны по своей организации и ультраструктуре маточным железам кариофиллид (Давыдов, Поддубная, 1988; Давыдов и др., 1994). Так же как и у кариофиллид, секреторный материал маточных желез *D. olrikii* адсорбируется на поверхности скорлуповой оболочки яиц, между ее филаментозными выростами. Монозоичные кариофиллиды, паразитирующие в рыбах, выделяют яйца в полость кишечника хозяев, тогда как у большинства стробилиярных цестод попадание яиц во внешнюю среду осуществляется путем отделения половозрелых члеников или зрелых участков стробил. На этом основании нами ранее было выдвинуто предположение о защитной роли секрета маточных желез кариофиллид, липопротеиновый секрет которых предохраняет яйца от воздействия среды кишечника (Давыдов, Поддубная, 1988). Вместе с тем полизоичная организация стробилы циатоцефалят и, в частности, *D. olrikii* тем не менее характеризуется отсутствием сколько-либо выраженной внешней сегментации тела. Последнее предполагает, как и у кариофиллид, „порционный“ выброс яиц в пищеварительный тракт хозяев, а не путем отделения участков стробилы червей, при котором могла бы быть нарушена целостность всего организма паразитов. Нам представляется, что и у моноксенной популяции прогенетических *D. olrikii* железистая структура маточной стенки сохранилась в качестве дефинитивного признака, характерного для диксенных популяций этого вида, заканчивающих жизненный цикл в кишечнике рыб.

Наличие предстательных желез у цестод в ряде случаев подвергалось сомнению. Отрицательные результаты были получены при специальных электронномикроскопических исследованиях копулятивных аппаратов (Lumsden, Spescian, 1980; Beveridge, Smith, 1985; Давыдов и др., 1994). Описание ультраструктуры предстательных желез *D. olrikii* является первым для ленточных червей. Организация предстательных желез существенно отличается от маточных. Если последние возникают на основе модификации эпителиальной стенки матки, то предстательные железы – специализированные структуры, не связанные в своем происхождении с эпителием половых протоков. Их организация во многом сходна с таковой у представителей других систематических групп паразитических платод и, в частности, Trematoda (Threadgold, 1975; Тихомиров, 1980; Галактионов, Добровольский, 1987). Секрет желез *D. olrikii* выделяется в полость семяпровода и обволакивает сперматозоиды, что, по-видимому, способствует процессу копуляции. Отсутствие сравнительных морфологических и гистохимических данных по предстательным железам цестод в настоящее время не позволяет обоснованно судить об их функции, что может явиться предметом специального изучения. Однако стоит отметить наличие хорошо развитых клеток предстательных желез как у моноксенных *D. olrikii*, так и у заканчивающих свое развитие в кишечнике дефинитивных хозяев (Протасова, Ройтман, 1995), т. е. прогенетические особи с моноксенным

жизненным циклом в полной мере сохраняют железистый аппарат предстательных желез.

Таким образом, половозрелые цестоды *D. olrikii* с моноксенным типом жизненного цикла обладают всеми чертами дефинитивной организации прикрепительного аппарата и половой системы. Морфоанатомический анализ полового аппарата цестод из гаммарид и червей из кишечника рыб, сделанный Леонтович и Валовой (1989), показал их полную идентичность. Цестоды отличались только длиной стробилы.

Отсутствие личиночных признаков у половозрелых *D. olrikii* из гаммарид, приобретение ими в промежуточных хозяевах дефинитивной организации наряду со способностью переживать в кишечнике потенциальных окончательных хозяев (как это показали экспериментальные исследования по заражению *D. olrikii* нескольких видов рыб) свидетельствуют, что в данном случае произошло сокращение жизненного цикла путем выпадения окончательного хозяина, а не сокращение стадий онтогенеза. Следовательно, моноксенная популяция *D. olrikii* – прогенетические цестоды, а не неотенические формы, как считает ряд авторов (Леонтович, Валова, 1989). Среди прогенетических цестод существует множество переходных форм, демонстрирующих постепенное смещение полового созревания на более ранние стадии жизненного цикла при паразитировании как в первых, так и во вторых промежуточных хозяевах. У ряда видов кариофиллид наблюдается сокращение онтогенеза, приводящее к классической неотении типа *Archigetes*.

В настоящее время нет единого взгляда на проблему прогенеза у цестод. Это позволяет на основании данных многих авторов и наших ранее проведенных исследований выдвинуть предположение о причинах возникновения прогенетического развития. Как нам представляется, для этого необходимо сочетание ряда условий. Первое – достаточный объем среды обитания, при котором возможен рост, развитие паразитов и их трофическая обеспеченность. Во всех случаях прогенеза паразитирование личинок связано с обширными полостями. Так, развитие Caryophyllidea проходит в полости тела олигохет (Протасова и др., 1990), морфогенез и рост Ligulidae – в полости карповых рыб (Дубинина, 1966), Triacnophoridae – в крупных капсулах, локализованных в тканях рыб (Куперман, 1973), и, наконец, *Suathosephalata* достигают половозрелости в полости тела гаммарид. Напротив, у личинок цестод, обитающих в промежуточных хозяевах с ограниченными размерами тела, никогда не появляются признаки прогенеза. Примером этому могут служить процеркоиды многих видов Pseudophyllidea и Proteocephalidea, использующие в качестве хозяев копепод, где развитие личинок характеризуется только рядом ценогенетических адаптаций, связанных с формированием соматических структур и в первую очередь прикрепительного аппарата, что особенно типично для протеоцефалят (Фрезе, 1965).

Вторым условием возникновения прогенеза у личинок цестод мы считаем наличие эффективных защитных образований, способных обеспечить активные морфогенетические преобразования паразитов. Сюда можно отнести инкапсулирование, инцистирование, формирование адаптивных микроструктур покровов в виде модифицированных микротрихий и тегументальных желез. Так, утолщенная дистальная цитоплазма покровов прогенетических плероцеркоидов лигулид несет плотный слой волосовидных микротрихий, хорошо изолирующих поверхность червей от контакта с иммунокомпетентными клетками хозяев (Давыдов, Микряков, 1988). Плероцеркоиды триенофорид, в паренхиме которых нередко наблюдается закладка мужской половой системы и желточников, окружены специфической соединительнотканной капсулой, цистой, а их покровы содержат экзокринные железы, секрет которых подавляет активность лейкоцитарных элементов (Давыдов, Микряков, 1988; Davydov e. a., 1995). Покровы прогенетиче-

ских личинок карофиллид вырабатывают мелкодисперсный секреторный материал, образующий вокруг червей цистоподобную структуру (Поддубная, 1988), а *D. olrikii*, как следует из данного исследования, обладают толстой метаболически активной цистой.

Итак, наличие достаточно пространственного объема среды обитания и эффективных защитных механизмов, по нашему мнению, служит одним из основных условий, способствующих прогенетическому пути развития у представителей многих систематических групп цестод. Однако определенным противоречием вышесказанному могут явиться те достаточно многочисленные факты, когда при кишечном способе паразитирования личинок, а также при их тканевой или полостной локализации (как правило, это наблюдается во вторых промежуточных хозяевах – позвоночных) прогенез (но не ценогенетические адаптации) не наблюдается. Очевидно, здесь вступают в силу закономерности, определяемые особенностями онтогенезов и жизненных циклов ленточных червей, что можно подтвердить рядом примеров. Плероцеркоиды большинства представителей *Dihyllobothriidae*, паразитирующие в тканях или полости тела промежуточных хозяев – позвоночных, используют их в качестве резервуарных или накопительных и способны к неоднократной реинвазии (Давыдов, 1981). Естественно, что при этом становятся биологически невыгодными энергетические затраты, связанные с закладкой и формированием половых комплексов. Плероцеркоиды низших цестод, в частности *Tyranopogoncha*, используют в качестве промежуточных хозяев костистых рыб, однако, по всей вероятности, их далеко зашедшая специализация к сельхиям является ограничивающим фактором, исключающим возможность прогенетического развития. Морфогенез личинок высших цестод (*Caryophyllidea*), паразитирующих в полости тела и тканях беспозвоночных и позвоночных животных, пошел по пути „совершенствования” адаптивных защитных оболочек и главное – формирования прикрепительного аппарата, который у личиночных форм достигает дефинитивного уровня организации.

В заключение следует отметить, что обоснованные нами условия, способствующие возникновению прогенеза у цестод, могут быть реализованы только при соответствующих типах жизненного цикла и онтогенеза паразитов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, по проекту 96–04–49080.

#### Список литературы

- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука, 1987. 192 с.
- Давыдов В. Г. Особенности проникновения плероцеркоидов некоторых цестод в ткани их хозяев // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1981. № 52. С. 57–62.
- Давыдов В. Г., Куперман Б. И. Структура фронтальных желез у представителей трех отрядов цестод // Тр. Ин-та биол. 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 хозяев // Тр. ГЕЛ АН СССР. 1988. Т. 36. С. 88–100.
- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г. Функциональная морфология фронтальных и маточных желез у представителей цестод отряда *Caryophyllidea* // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 6. С. 449–456.
- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г., Колесникова Г. А. Ультраструктура протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda: *Caryophyllidea*) // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 6. С. 501–509.



- Давыдов В. Г., Корнева Ж. В., Куперман Б. И. (Davydov V. G., Korneva J. V., Kuperman B. I.). The development of the tegument in ontogenesis of *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidea) // *Folia Parasitol.* 1995. Vol. 42. P. 269–279.
- Дубинина М. Н. Ремнецы (Cestoda, Ligulidae) фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 261 с.
- Краснощекоев Г. П. Лярогенез и морфологическая изменчивость тегумента личинок высших цестод: Автореф. дис. ... докт. биол. наук, 1982. 43 с.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 205 с.
- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод. Л., 1988. 167 с.
- Куперман Б. И., Давыдов В. Г. (Kuperman B. I., Davydov V. G.). The fine structure of glands in oncospheres, procercooids and plerocercoids of Pseudophyllidea // *Intern. J. Parasitol.* 1982. Vol. 12, N 2–3. P. 135–144.
- Леонтович О. Н., Валовая М. А. Описание прогенетической цестоды *Diplocotyle olrikii* (Pseudophyllidea, Syathocerphalidae) из *Gammarus oceanicus* // *Вест. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология.* 1989. № 2. С. 46–52.
- Поддубная Л. Г. Ультратонкое строение некоторых кариофиллидных цестод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 24 с.
- Протасова Е. Н., Куперман Б. И., Ройтман В. А., Поддубная Л. Г. Кариофиллиды фауны СССР. М., 1990. 23 с.
- Протасова Е. Н., Атрашкевич Г. И. О возможности моноксенного цикла прогенетических *Syathocerphalus truncatus* (Cestoda: Pseudophyllidea) на Чукотке // *Матер. науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтол.* М. 1987. № 7. С. 177–184.
- Протасова Е. Н., Ройтман В. А. Циагоцефалы – ленточные гельминты морских и пресноводных рыб (Cestoda: Pseudophyllidea: Syathocerphalata) // *Основы цестодологии.* Т. 12. 1995. 133 с.
- Тихомиров И. Ф. Жизненный цикл *Philophthalmus rhionica* sp. nov. (Trematoda: Philophthalmidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1980. 20 с.
- Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. 324 с.
- Фрезе В. И. Протеоцефалы – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий // *Основы цестодологии.* Т. 5. 1965, 538 с.
- Яницкий К. С. Цикл развития паразита стерляди *Amphilina foliacea* по наблюдениям и экспериментам // *Работы Волж. биол. станции.* 1928. Т. 10, № 3. С. 501–516.
- Beveridge J., Smith K. An ultrastructural study of the cirrus and vagina of *Phyllobothrium vagans* // *Z. Parasitenk.* 1985. Bd 71, H. 5. P. 609–616.
- Janiszewska J. *Biacetabulum sieboldi* Szidat est elle la forme adulte d'Archigetes sieboldi Leuch. // *Zoologica Polonica.* 1950. Vol. 5, N 6. S. 45–51.
- Lumsden R. D., Speiran R. The morphology, histology and fine structure of the adult stage of the cyclophyllidean tapeworm *Hymenolepis diminuta* // *Biology of the Tapeworm Hymenolepis diminuta.* N. Y.: Acad. Press, 1980. P. 157–280.
- Sandeman I. M., Burt M. D. B. Biology of *Bothrimonus* (*Diplocotyle*) (Pseudophyllidea: Cestoda): ecology, life cycle and evolution, a review and synthesis // *J. Fish. Res. Board. Can.* 1972. Vol. 29, N 10. P. 1381–1395.
- Szidat L. Archigetes, die progenetische Larve einer für Europa neuen Caryophyllaeiden – Gattung *Biacetabulum* // *Zool. Anz.* 1927. 119 s.
- Threadgold L. T. Electron microscope studies of *Fasciola hepatica*. III. Fine structure of the prostate gland // *Exp. Parasitol.* 1975. Vol. 37, N 1. P. 117–124.
- Wisniewski W. L. Das Genus Archigetes. Eine Studie zur Anatomie, Histogenese, Systematic und Biologie // *Memoires de l'Academie Polonaise Science Naturelles.* 1930. T. 2. P. 1–160.

AN ULTRASTRUCTURE OF SOME SYSTEMS OF THE DIPLOCOTYLE OLRIKII  
(CESTODA: CYATHOCEPHALATA) IN RELATION TO PECULIARITIES  
OF ITS LIFE CYCLE

V. G. Davydov, L. G. Poddubnaya, B. I. Kuperman

*Key words:* Cestoda, *Diplocotyle olrikii*, life cycle, progenesis, genital system, tegument, ultrastructure.

SUMMARY

The structure of tegument, penetration glands, uterine and prostate glands in the progenetic cestode *D. olrikii* with a monoxenous life cycle was studied. It is shown, that the teguments of worms produce the metabolically active cyst and are covered with microtrichiae of a trophic type. Numerous cells of the penetration glands are located in the parenchyma of the scolex. These glands perform the perforation in a host body wall to throw eggs to environment. The uterine glands are the sunk syncytial epithelium of the uterus wall. The prostate glands are specialized gland cells, which do not derive from the epithelium of genital ducts.

The discussion on the conditions, which could cause the origin of a progenesis in the Cestodes is based on the analysis of host-parasite relationships and life cycles.

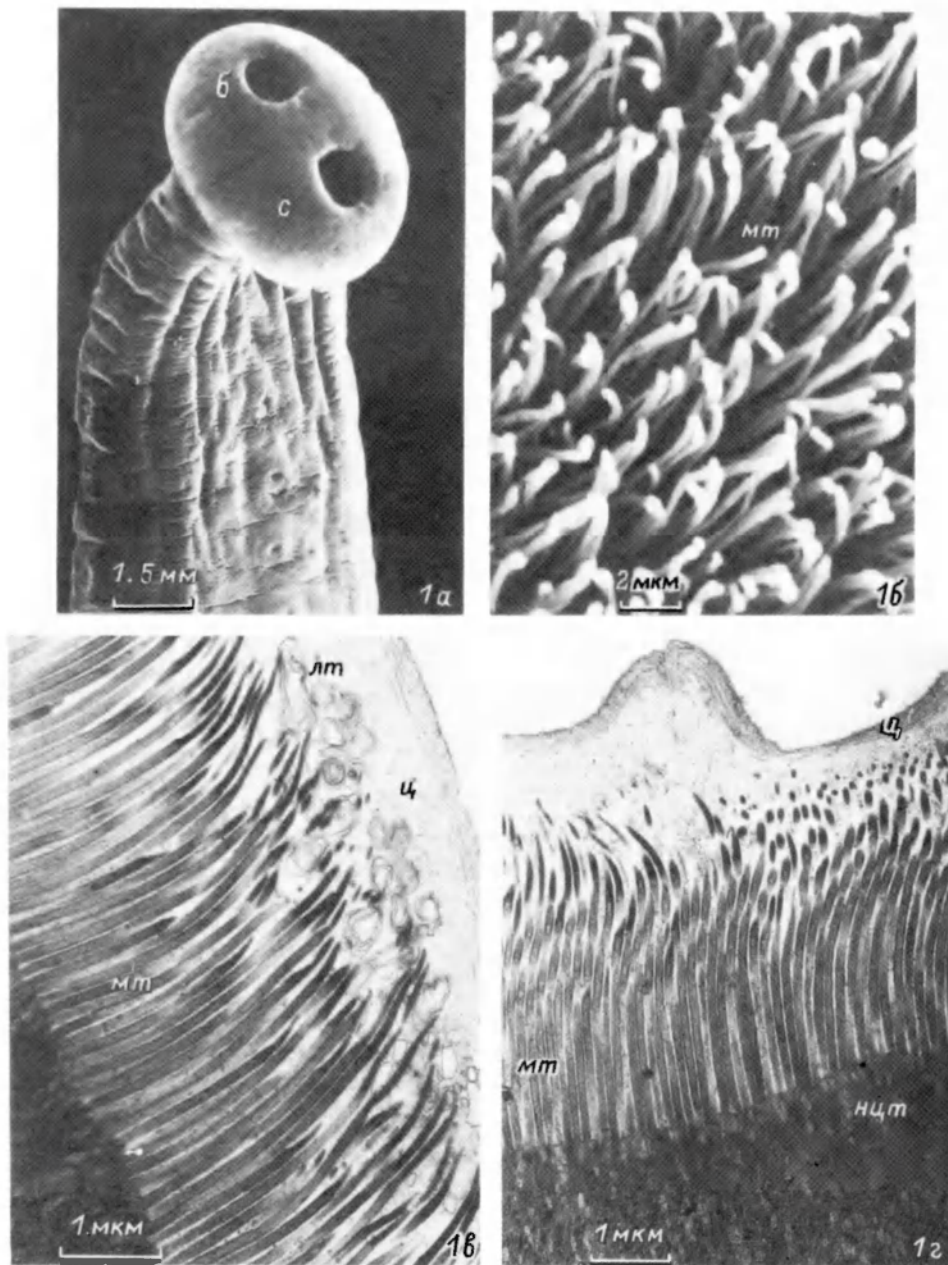


Рис. 1. Ультраструктура покровов.

а — общий вид переднего конца тела (скан); б — участок покровов с микротрихиями (скан); в, г — трофические микротрихии и циста; лт — ламеллярные тельца; мт — микротрихии; нцт — наружная цитоплазма тегумента; с — сколекс; ц — циста.

Fig. 1. Ultrastructure of the teguments of *D. olrikii*.

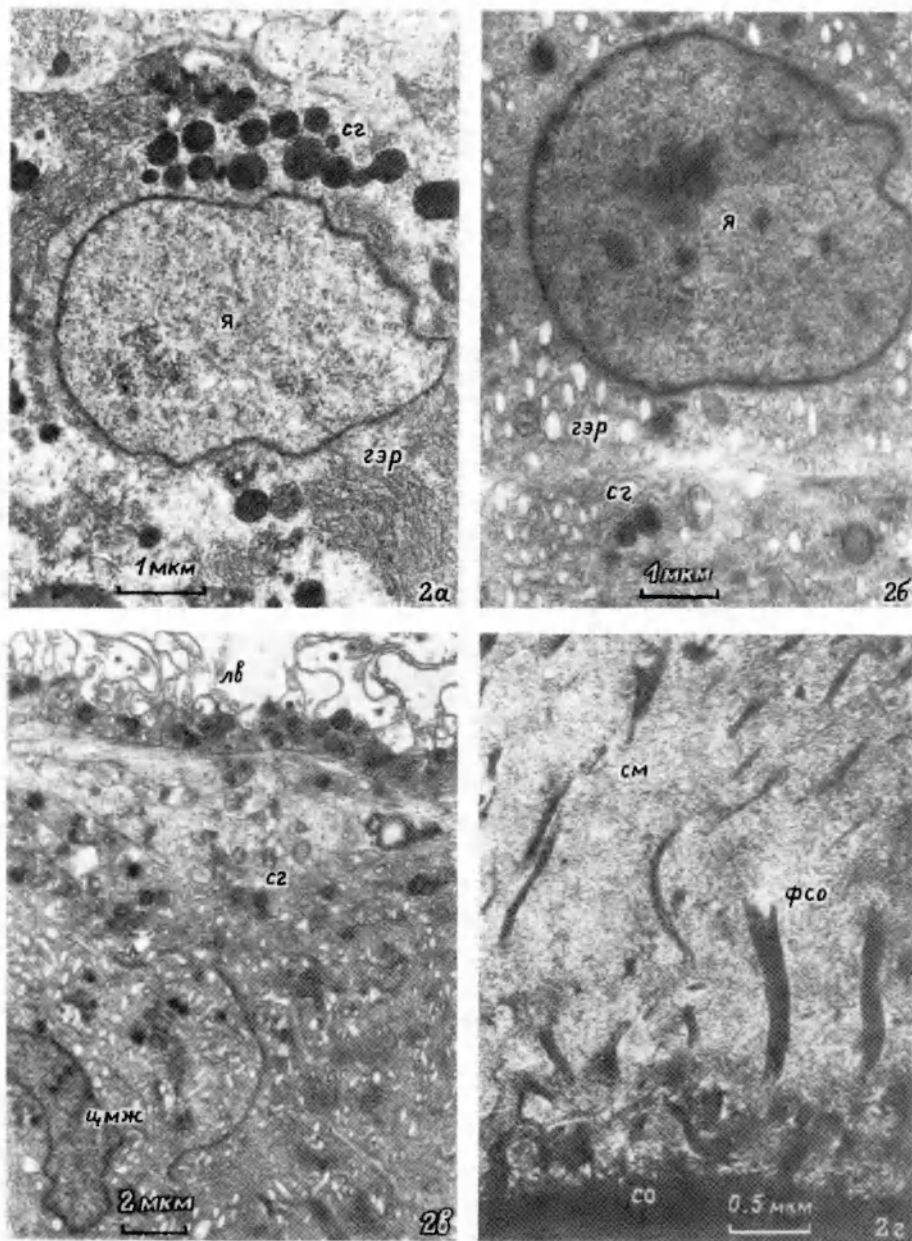


Рис. 2. Ультраструктура желез проникновения, маточных желез и оболочки яйца.

а — фрагмент клетки желез проникновения; б — цитон погруженного эпителия стенки матки; в — общий вид погруженного железистого эпителия стенки матки; г — скорлуповая оболочка яйца с филаментами и слоем секрета; гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум; лв — ламеллярные выросты; сг — секреторные гранулы; см — секреторный материал; со — скорлуповая оболочка; фсо — филаменты скорлуповой оболочки; цмж — цитоны маточных желез; я — ядро.

Fig. 2. Ultrastructure of the penetration glands, uterine glands and egg shell of *D. olrikii*.

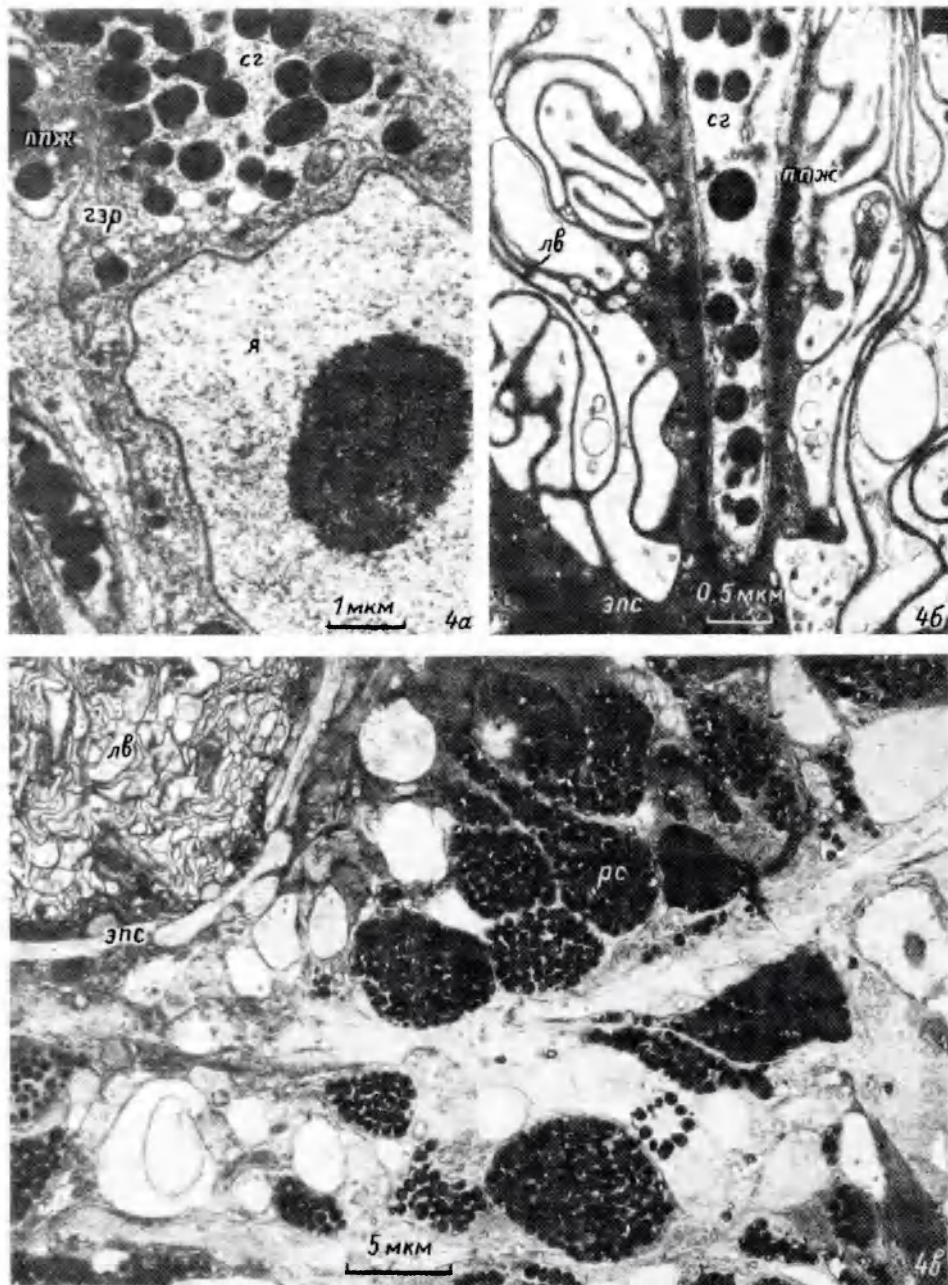


Рис. 4. Ультраструктура предстательных желез.

а – фрагмент железистой клетки; б – участок протока, открывающийся в канал семяпровода;  
 в – резервуары с секретом в толще сумки цирруса.

Обозначения те же, что на рис. 2, 3.

Fig. 4. Ultrastructure of prostate glands *D. olrikii*.