

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

**МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ГЕЛЬМИНТОВ**

Часть 5

**GYROCOTYLIDA**

Учебное пособие



**КАЗАНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
2013**

УДК 576.89:595.122

ББК 28.6:52.6

Г 62

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

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

**Рецензент –**  
доктор биологических наук, профессор КГЭУ **Р.Я. Дыганова**

**Голубев А.И.**

**Г 62 Морфология и жизненные циклы гельминтов:** учебное пособие /  
А.И. Голубев, Л.В. Малютина, Р.М. Сабиров. – Казань: Казан. ун-т, 2013. –  
Ч. 5. Gyrocotylida. – 72 с.

Пособие является пятой частью цикла к курсу «Паразитология», посвященного обзору основных черт организации, жизненных циклов и патогенного значения гельминтов человека и животных. В данной части рассматривается класс Гирокотилида (Тип Plathelminthes, Класс Gyrocotylida). Приведенные в пособии данные позволяют лучше понять общие проблемы гельминтологии, ориентироваться в положении гирокотилид в системе животного царства.

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

Авторы выражают глубочайшую благодарность Ларисе Григорьевне Поддубной за иллюстративный материал, который был использован в этом учебном пособии.

Фотографии на 1-й стр. обложки – *Gyrocotyle urna* (по Poddubnaya et al., 2008) и *Gyrocotyle sp.* (по Rohde, 1973), на 4-й стр. обложки – химера *Hydrolagus colliei* (из архивов Л.Г. Поддубной). Масштаб не выдержан. Сканирующая фотография на 1-й стр. – *Gyrocotyle rugosa*.

УДК 576.89:595.122

ББК 28.6:52.6

© Голубев А.И., Малютина Л.В.,  
Сабиров Р.М., 2013

© Казанский университет, 2013

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ GYRICOTILIDA</b> .....	4
<b>2. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ГИРОКОТИЛИД</b> .....	8
2.1. Строение кожно-мышечного мешка .....	10
2.2. Нервная система .....	16
2.3. Выделительная система .....	22
2.4. Половая система .....	26
2.4.1. Яичники, матка и овогенез (на примере <i>G. urna</i> ) .....	28
2.4.2. Желточники .....	33
2.4.3. Семенники и сперматогенез .....	36
<b>3. СТРОЕНИЕ ЛИЧИНОК ГИРОКОТИЛИД – ЛИКОФОР</b> .....	40
3.1. Кожно-мышечный мешок .....	40
3.2. Секреторные железы .....	43
3.3. Крючья и каудальная полость .....	45
3.4. Нервная система и рецепторы ликофор .....	48
3.5. Выделительная система ликофор .....	55
<b>4. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ГИРОКОТИЛИД</b> .....	59
<b>5. ФИЛОГЕНИЯ ГИРОКОТИЛИД</b> .....	63
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> .....	66

## 1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ GYRICOTILIDA

Гирокотилиды – небольшая группа монозоидных, лишенных пищеварительной системы, плоских паразитических червей, обитающих в спиральном клапане (отдел среднего кишечника) цельноголовых рыб, более известных как химеры (отряд – Holocerphala). Насчитывают 10 видов гирокотилид относящихся к 2 родам: *Gyrocotyle* с 9 видами и *Gyrocotyloides* с единственным видом *G. nibelini* (Рис. 1, 2). Первое описание представителя гирокотилид - *Gyrocotyula rugosa* было дано Карлом Дизингом (Diesing, 1850).



**Карл Дизинг  
(Karl Moriz Diesing)  
(1800-1867)**

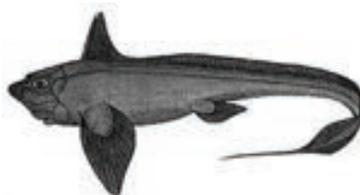
Австрийский натуралист и зоолог, многие годы посвятивший изучению гельминтов. Наиболее известными работами в этом направлении стали «*Systema Helminthum*» (1850 – 1851) и «*Revision der Nematoden*» (1861).

Действительный член Императорской академии в Вене.

К началу XX века были известны всего 2 вида гирокотилид (*G. rugosa* и *G. urna*). Вместе с амфилинидами они рассматривались в составе класса Cestoda. В 1892 году Ф. Монтичелли (Monticelli) выделил гирокотилид и амфилинид в самостоятельный класс Cestodaria –цестодообразные. С годами открывались новые виды монозоичных червей, постепенно поднимался и их систематический статус. В 20-х годах прошлого века амфилиниды и гирокотилиды возведены в ранг двух самостоятельных отрядов (Poche, 1926). Спустя годы их статус поднялся до подклассов, а затем, сначала Gyrocotyulida (Быховский, 1937), а потом и Amphilinida (Дубинина, 1976) были возведены в ранг классов типа плоских червей (Plathelminthes).

*Gyrocotyle major* van der Land  
and Templemann, 1968

*Gyrocotyle abyssicola* van der  
Land and Templemann, 1968



*Hydrolagus affinis* Brito Capello, 1868

*Gyrocotyle confuse* van der Land  
and Dienske, 1968

*Gyrocotyloides nybelini*  
Fuhrmann, 1931

*Gyrocotyle urna* Dollfus, 1922

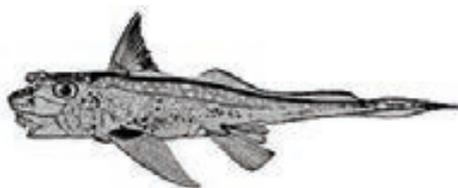


*Chimaera monstrosa* L., 1758

*Gyrocotyle parvispinosa* van der  
Land and Dienske, 1968

*Gyrocotyle urna* Dollfus, 1922

*Gyrocotyle fimbriata* Watson,  
1911



*Hydrolagus colliei* Lay and Bennett, 1839

*Gyrocotyle rugosa* Diesing, 1850

*Gyrocotyle maxima* Mac Donagh,  
1927

*Gyrocotyle plana* Linton, 1924



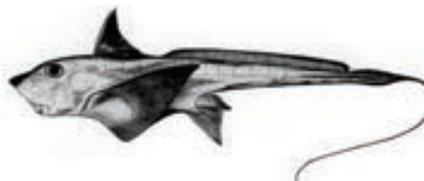
*Callorhynchus callorhynchus* L., 1758

*Gyrocotyle fimbriata* Watson,  
1911



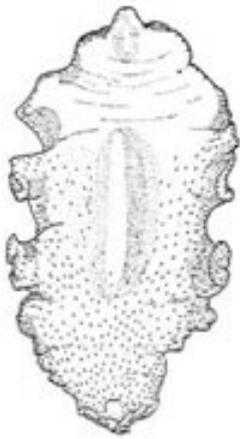
*Chimaera phantasma* Jordan & Snyder, 1900

*Gyrocotyle nigrosetosa* Maswell,  
1902



*Hydrolagus ogilbyi* Waite, 1848

Рис. 1. Гирокотилиды и их наиболее вероятные хозяева.



*Gyrocotyle confusa*



*Gyrocotyle fimbriata*



*Gyrocotyle rugosa*



*Gyrocotyle nigrosetosa*



*Gyrocotyle urna*



*Gyrocotyle parvispinosa*



*Gyrocotyle abyssicola*



*G. major*



*G. maxima*



*Gyrocotylodes nybelini*

Рис.2. Внешний вид гирокотилид (по Bandoni, 1985).



**Франческо Монтичелли  
(Francisco Saverio Monticelli)  
(1863 – 1928)**

Выдающийся итальянский зоолог и гельминтолог. Реформатор систематики трематод и цестод. Основатель итальянского зоологического Союза. С 1917 по 1924 год был научным руководителем неаполитанской зоологической станции. Кавалер ордена Почетного легиона. Член Международной комиссии по зоологической номенклатуре. Убежденный сторонник дарвинского эволюционного учения.



**Быховский Борис Евсеевич  
(1908 – 1974)**

Российский зоолог и паразитолог, академик АН СССР (с 1964). Окончил Ленинградский университет. С 1962 г. директор Зоологического института АН СССР. В 1963-1974 гг. – академик-секретарь Отделения общей биологии АН СССР. Основные научные работы посвящены проблемам паразитологии, в частности изучению моногенетических сосальщиков и других групп плоских червей. Работы по экологии моногенетических сосальщиков легли в основу профилактических мероприятий по борьбе с соответствующими заболеваниями рыб.

К изучению гирокотилид обращались и обращаются ученые разных стран. По мере дальнейшего изложения материала, мы с благодарностью будем ссылаться на полученные ими результаты.

В настоящее время положение гирокотилид в царстве животных выглядит следующим образом (Малахов, 2003):

Царство: Animalia – Животные

Подцарство: Eumetazoa - Настоящие многоклеточные

Отдел: Triploblastica - Трехслойные

Подотдел: Spiralia - Спиральные

Тип: Plathelminthes - Плоские черви

Подтип: Neodermata - Новокожные (тегументные)

Надкласс: Cercomera – церкомерные

Класс: Gyrocotylida

## 2. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ГИРОКОТИЛИД

Длина взрослых особей составляет 2 – 20 см. На переднем конце тела расположена присоска. Задний конец тела снабжен прикрепительным органом, имеющим вид складчатой розетки (Рис. 3), выросты которой внутренней поверхностью охватывают ворсинки кишечника хозяина. Наиболее просто устроена розетка *Gyrocotyle confuse*: складок немного и часто без дополнительных боковых выростов (van der Land, Dienske, 1968). У *Gyrocotylodes nybelini* это образование расположено на характерном хвостовом стебельке. Диаметр розеток по отношению к ширине тела червей заметно варьирует. Так, у *G. fimbriata* средний он составляет 82% от наибольшей ширины тела, у *G. urna* – 45%, а у *G. rugosa* – от 33 до 50% (Manter, 1953). У большинства видов рода *Gyrocotyle* боковые края тела образуют складки, собранные в ундулирующую кайму (Рис. 3).

Внутренняя поверхность складок розетки усеяна многочисленными куполообразными выступами диаметром до 2.5 мкм, на вершине которых находятся выделительные поры одноклеточными секреторных желез (Рис. 4, А). Ядродержащие участки железистых клеток располагаются в толще паренхимы, под слоями мускулатуры кожно-мышечного мешка.

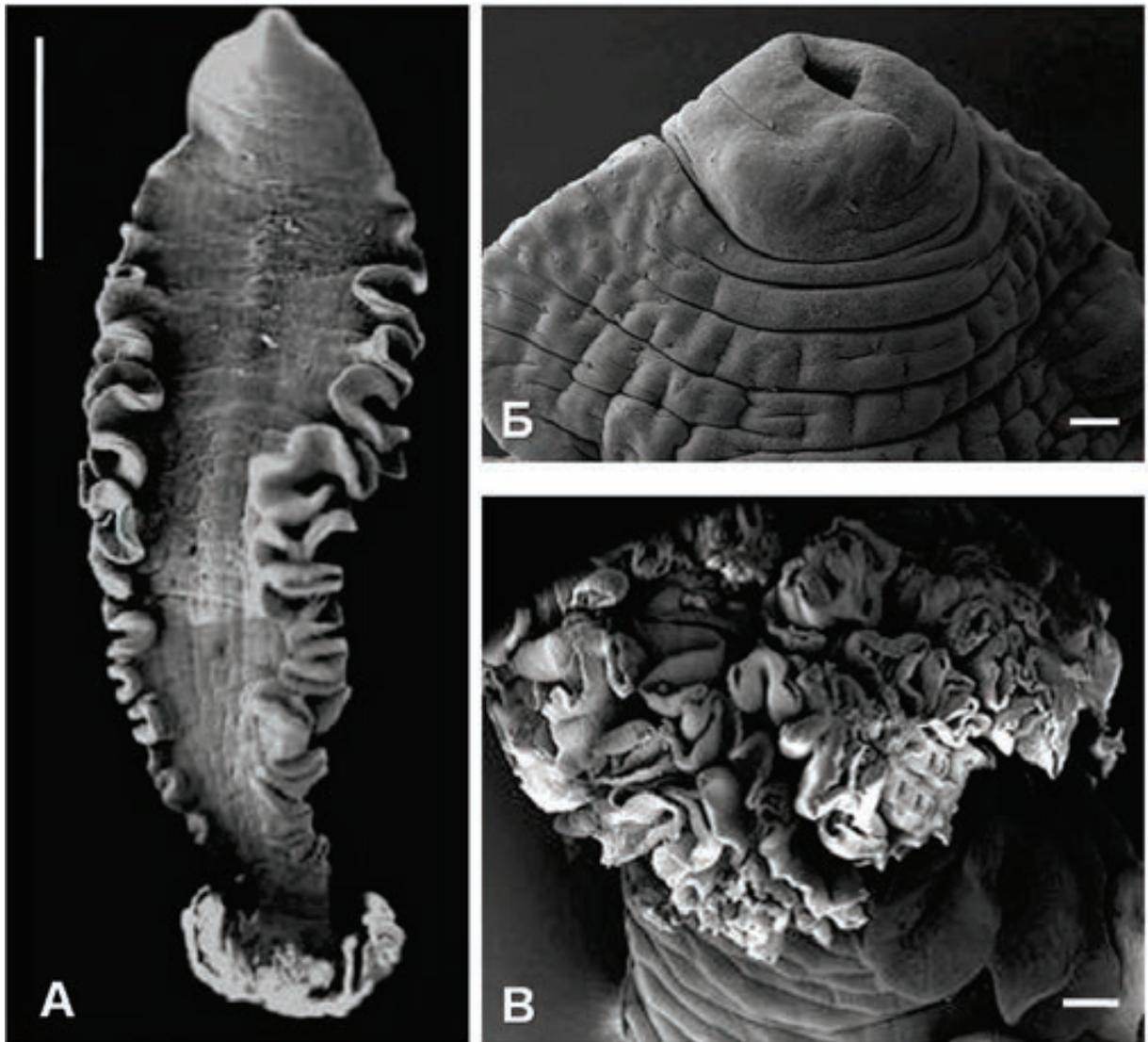


Рис. 3. Сканирующая электронная микроскопия *Gyrocotyle urna*.  
А - внешний вид; Б – передняя часть с присоской; В – прикрепительная розетка гельминта. Увеличение А – 10 мм; Б – 100 мкм; В – 200 мкм. (А, В - Poddubnaya et al., 2008; Б – из архивов Л.Г.Поддубной).

По величине и электронной плотности секреторных гранул у *Gyrocotyle urna* выделено три типа секреторных клеток (Poddubnaya et. al., 2008). На поверхность покровов содержимое гранул выводится через узкие протоки, пронизывающие толщу цитоплазматической пластинки и связанные с ней многочисленными десмосомами (Рис. 4, Б).

*Gyrocotyle urna* стала самым привлекательным видом гирокотилид для электронных микроскопистов Европы. По всей вероятности, это связано с доступностью вылова их хозяев – европейской химеры (*Chimaera monstrosa*) - в

водах Атлантики и высокой степенью их зараженности паразитом (48 – 100%) (Bristow, 1992).

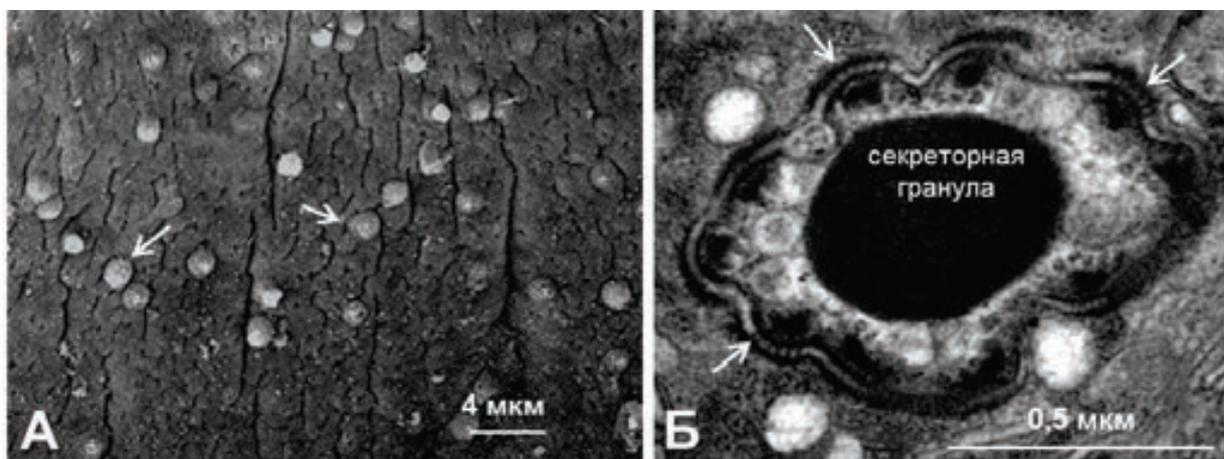


Рис. 4. Участки покрова прикрепительной розетки *Gyrocotyle urna*. А – наружная поверхность розетки с куполообразными структурами, несущими выделительные поры (указаны стрелками) одноклеточных секреторных желез; В – поперечный срез протока секреторной железы. Стрелками показаны десмосомы, связывающие стенку протока с цитоплазматической пластинкой. (по Poddubnaya et al., 2008).

## 2.1. Строение кожно-мышечного мешка

Как и у всех Neodermata, тело взрослых гирокотилид покрыто неодермисом, который в процессе метаморфоза личинок червей заменяет их ресничный эпителий. В обиходе науки этот термин появился сравнительно недавно (Echler, 1984, 1985). До сих пор со страниц научной литературы не уходит ставшее привычным старое название покровов – тегумент или погруженный синцитиальный эпителий. Тегумент состоит из двух частей: наружной и внутренней. Наружная часть - представлена цитоплазматической пластинкой толщиной 6-7 мкм, внутренняя – погруженными под мускулатуру клетками – цитонами. Цитоны связаны с цитоплазматической пластинкой длинными протоками, количество которых может быть разным (Рис. 5).

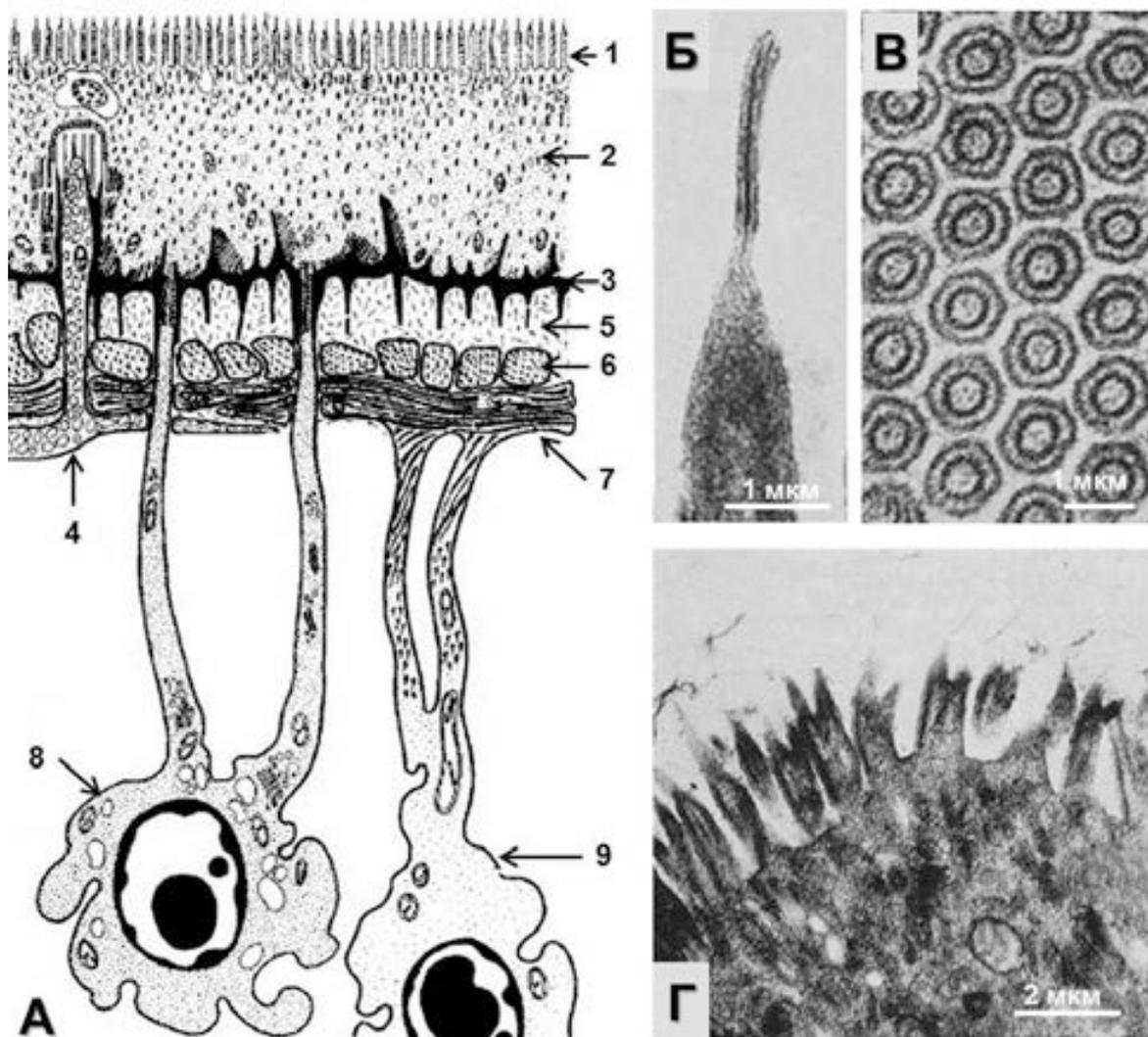


Рис. 5. Фрагменты кожно-мышечного мешка *Gyrocotyle urna*.

А – схема строения кожно-мышечного-мешка гирокотилиды; Б – микровилля с тонким бичевидным окончанием; В – поперечный срез микровиллей; Г – раздвоенные микровилли прикрепительной розетки. Условные обозначения: 1- микровилли; 2 – цитоплазматическая пластинка; 3 – базальная пластинка; 4 – нервное окончание; 5 – соединительно-тканная прослойка; 6 – кольцевая мускулатура; 7 – продольная мускулатура; 8 – цитон; 9 – миоцит (по Lyons, 1969).

Цитоплазматическая пластинка несет множество плотно расположенных микроворсинок длиной 1.3 мкм и диаметром 0.1 мкм. Их окончания похожи на тонкие бичевидные придатки длиной до 0.2 мкм. На поперечных срезах микровилли часто имеют форму правильных шестигранников, а в их центре присутствуют скелетно-опорные структуры в виде электронно-плотных цилиндров. На вентральной поверхности прикрепительной розетки

микроворсинки цитоплазматической пластинки, толщина которой не превышает здесь 2,5 мкм, отчетливо раздвоены (Рис. 4, Г). Плотность расположения микроворсинок в различных участках тела варьирует от 64 до 144 на 1 кв. мкм.

У оснований микроворсинок часто встречаются крупные пузырьки, которые, вероятнее всего, являются не отражением процесса пиноцитоза, а иллюстрируют выведение секреторных продуктов (мукопротеинов). Они, будучи синтезированными в цитонах, транспортируются сюда упакованными в палочковидные с поперечной исчерченностью гранулы. Последние в изобилии встречаются в содержимом цитоплазматической пластинки (Lyons, 1969).

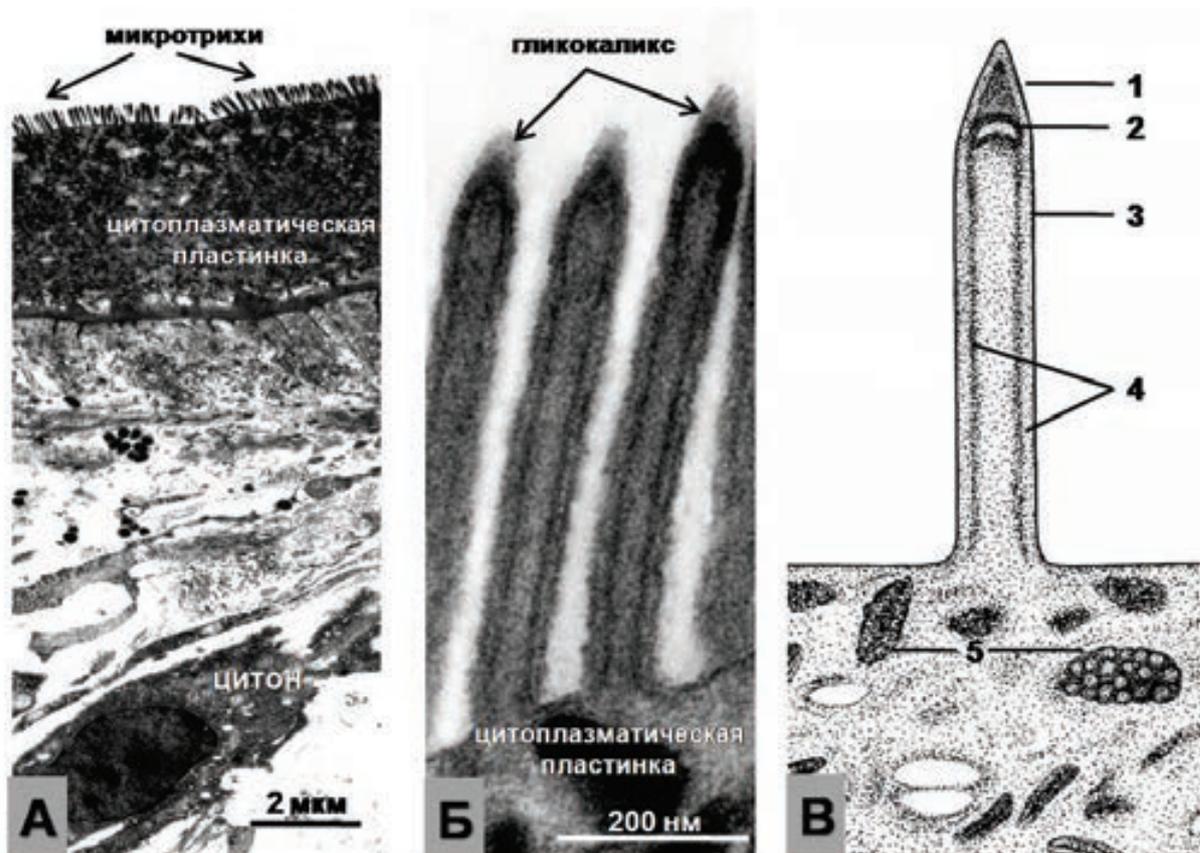


Рис. 6. Микротрихии гирокотилиды *Gyrocotyle sp.*

А – участок кожно-мышечного мешка; Б – ультраструктура микротрихий; В – схема строения микротрихии. Условные обозначения: 1- электронноплотное коническое окончание ствола, 2 – базальная пластинка, 3 – ствол микротрихии, 4 – трубочка ствола микротрихии, 5 – секреторные гранулы цитоплазматической пластинкию. (по Poddubnaya et al., 2006).

По всей вероятности, в строении поверхностных структур цитоплазматических пластинок различных видов гирокотилид нет единообразия.

В частности, при электронно-микроскопическом изучении неопределенной до вида гирокотилиды (*Gyrocotyle sp.*) из спирального клапана европейской химеры *Chimaera monstrosa* на внешней поверхности цитоплазматической пластинки были обнаружены микроворсинки во многом похожие на микротрихии цестод (Рис. 6) (Poddubnaya et al., 2006). Длина этих образований 510–700 нм. В каждой микротрихии авторы выделяют три части: электронно-прозрачный и круглый на поперечных срезах ствол (shaft) (диаметром 65–80 нм и длиной 480–650 нм), короткое (72–90 нм) электронно-плотное коническое окончание и базальную пластинку, которая их разделяет (Рис. 6, В). Электронно-прозрачная сердцевина стволочной части микротрихий заключена в толстостенную трубочку. Базальная пластинка состоит из двух электронно-плотных зон (полосок), разделенных менее плотным материалом. Не отмечено каких-либо контактов её с плазматической мембраной. Снаружи микротрихии покрыты тонким слоем гликокаликса. Авторы не оставляют сомнения в том, что впервые ими описанные микровилли имеют прямое отношение к трофике гельминтов, принимая непосредственное участие в сорбции пищевых частиц.

Данные об участии покровов гирокотилид в их питании довольно скудны. Известно лишь, что цитоплазматическая пластинка *G. fimbriata* и *G. parvispinosa* легко пропускает через себя глюкозу, галактозу и альфа-метилглюкозид, в то время как моносахариды ксилоза и манноза, дисахарид лактоза и полимер D-фруктозы – инулин преодолевают ее значительно медленнее (Laurie, 1971).

Уникальными образованиями покрова гирокотилид являются мощные шипы («spines» - Watson, 1911) встроенные в цитоплазматическую пластинку тегумента. В настоящее время они более известны как «склериты». Эти образования, похожие на известковые включения покровов цестод, встречаются

по всей поверхности червей при наибольшей концентрации на переднем и заднем концах тела. Строение этих уникальных образований подробно описано на примере *Gyrocotyle urna* В. Ксиландером и Л.Г. Поддубной (Xylander, Poddubnaya, 2009), внесших большой вклад в изучение ультратонкой организации этих представителей Plathelminthes.



**Вилли Ксиландер  
(W.E.R. Xylander)  
(1955)**

Известный немецкий зоолог и паразитолог. Директор Зенкенбергского музея естественной истории. Почетный профессор Лейпцигского университета. Вице президент Федерации музеев Германии. Автор более 300 работ по зоологии и музейному делу.



**Лариса Григорьевна Поддубная**

Ведущий научный сотрудник Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской Академии наук. Специалист по ультраструктуре паразитических червей. Автор 110 работ по исследованию Platyhelminthes.

Каждый склерит встроен в «карман» (pocket) цитоплазматической пластинки тегумента и состоит из 10-15 концентрических слоев различной электронной плотности и толщины (Рис. 7).

В полости карманов склериты удерживаются с помощью особых поверхностных структур стенок этих образований. В различных участках тела червей длина склеритов варьирует в пределах 25-86 мкм, а диаметр от 9 до 28

мкм. Под базальной пластинкой, подстилающей карманы склеритов, присутствуют мощные скопления мускулатуры. Вероятно, она обеспечивает выполнение склеритами их основной функции, отмеченной для них еще Е. Уотсон (Watson, 1911) - помогает паразиту закрепиться в теле своего хозяина.

Склериты, являясь производными неодеर्मиса гирокотилид, по своему строению и пространственной связи с покровами не имеют себе гомологов среди других неодермат и, судя по всему, являются апоморфией этой систематической группы (Хуландер, 2001; Хуландер, Поддубная, 2009).

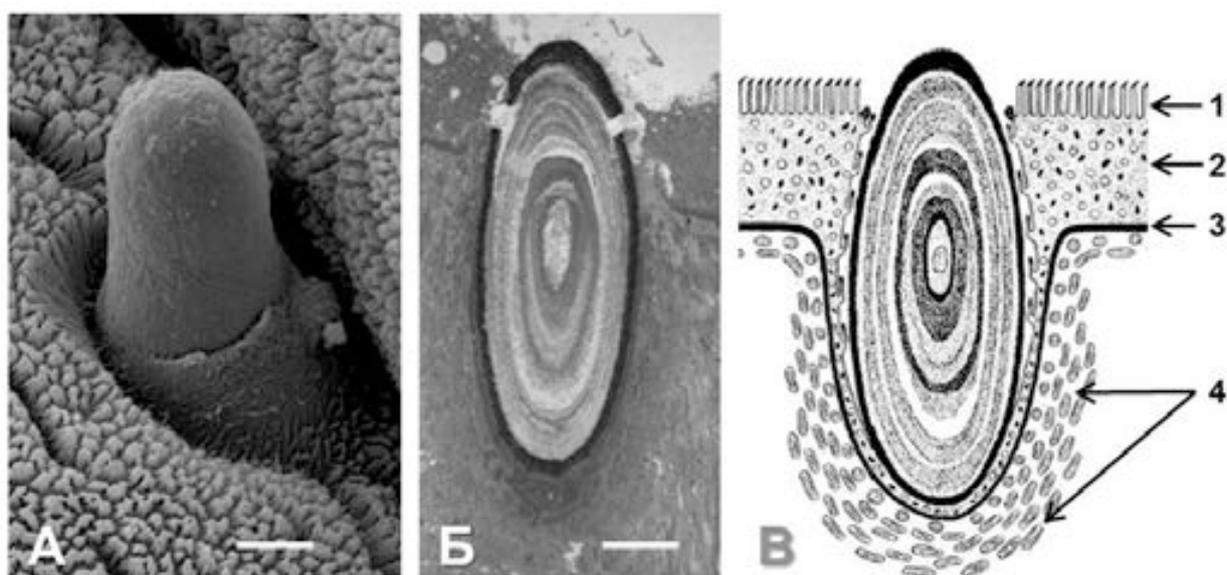


Рис. 7. Неодермальные склериты *Gyrocotyle urna*.

А – сканирующая и Б – трансмиссионная электронная микроскопия; В – схема строения склерита и его положение в толще цитоплазматической пластинки. Условные обозначения: 1 – микроворсинки; 2 – цитоплазматическая пластинка; 3 – базальная пластинка; 4 – мускулатура. (А - из архивов Л.Г. Поддубной; Б, В- по Хуландер, Поддубная, 2009).

Цитоплазматическая часть тегумента подстилается базальной пластинкой, под которой располагаются соединительнотканная прослойка и слои кольцевой и продольной мускулатуры. Тела мышечных клеток (миобласты) находятся в непосредственной близости от цитонов. Обращает на себя внимание большая величина и богатство хроматином ядер миобластов и сравнительная бедность их цитоплазмы (Рис. 8). Наиболее заметными

структурами здесь являются миофибриллы. На рисунке их присутствие отмечено стрелкой.

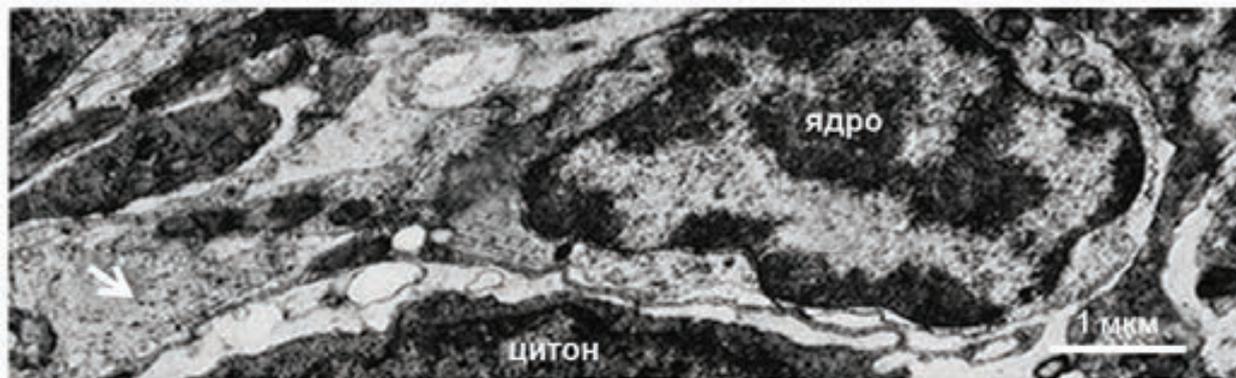


Рис. 8. Микрофотография миобласта *Gyrocotyle urna*. (по Lyons, 1969).

## 2.2. Нервная система

Без тени сомнения можно сказать, что современные представления об общем плане строения нервной системы гирокотилид целиком связаны с великолепной работой Эдны Уотсон (Edna Earl Watson), увидевшей свет еще в 1911 году в трудах Калифорнийского университета. Из уважения к проделанной автором работе приводим название статьи целиком: «Род *Gyrocotyle* и его значение для решения проблем строения и филогении цестод». С использованием различных красителей нервная система гельминта была изучена как на живых объектах, так и материале, залитым в парафин.

Центральная нервная система гирокотилид представлена двумя продольными нервными стволами, каждый из которых начинается и заканчивается ганглиозными утолщениями (Рис. 9, А). Рядом расположенные ганглии связаны друг с другом поперечными и кольцевыми комиссурами. От передней поперечной комиссуры вперед тянутся два коротких боковых нервных тяжа, которые вливаются в небольшое нервное кольцо, окружающее отверстие впадины передней присоски.

Под кольцевой (проксимальной) комиссурой, связывающей заднюю пару ганглиев, располагается нервное кольцо значительно большего диаметра.

Это – дистальная кольцевая комиссура. Вместе они связаны восьмью хорошо выраженными продольными коннективами (Рис.9, Б). За пределами кольца коннективы ветвятся, образуя обширный плексус в тканях прикрепительной розетки.

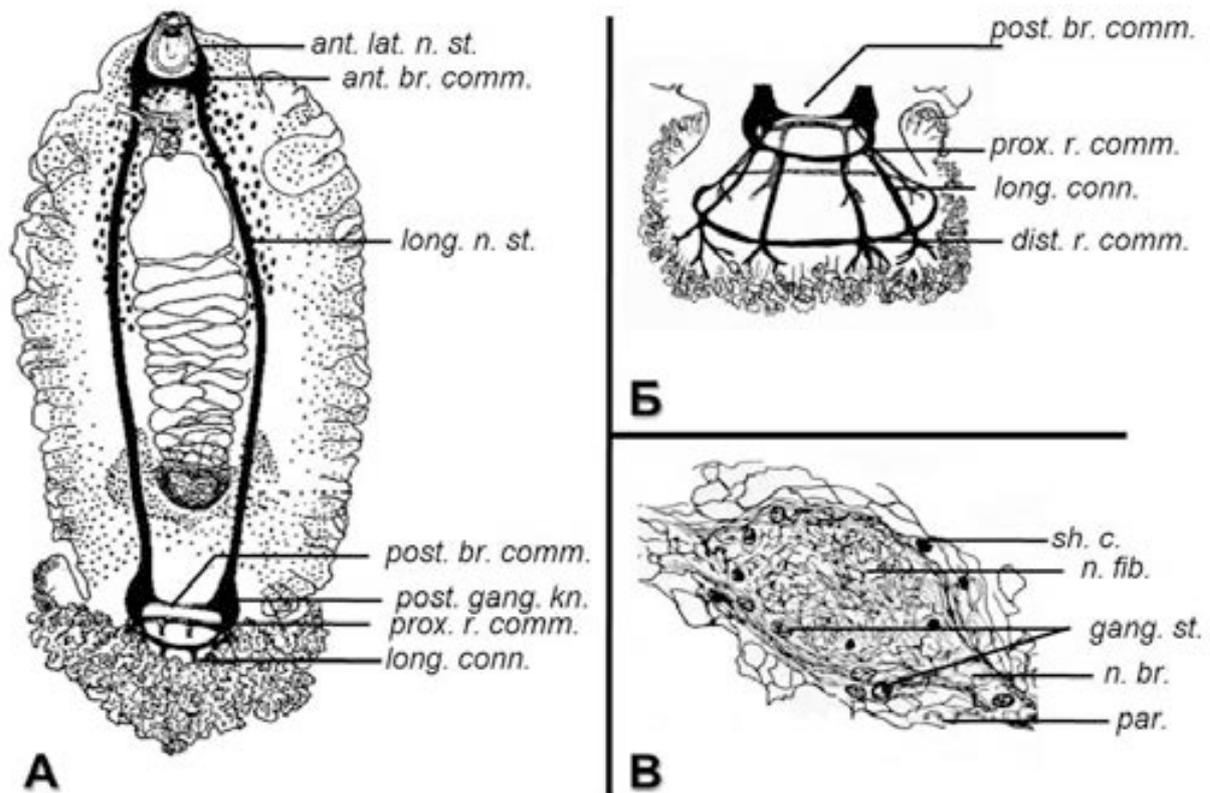


Рис. 9. Строение нервной системы *Gyrocotyle fimbriata*.

А – общий план строения; Б – нервная система в области прикрепительной розетки; В – схема строения поперечного среза продольного нервного ствола (*long. n. st.*). Условные обозначения: *ant. lat. n. st.*-передний боковой нервный ствол, *ant. br. comm.* – передняя поперечная комиссура, *long. n. st.* – продольный нервный ствол, *post. br. comm.* – задняя поперечная комиссура, *post. gang. kn.* – заднее ганглиозное утолщение, *prox. r. comm.* – проксимальная кольцевая комиссура, *long. conn.* – продольный коннектив, *dist. r. comm.* – дистальная кольцевая комиссура, *sh. c.* – клетка соединительно-тканной оболочки, *n. fib.* – нервные волокна, *gang. st.* – нервные клетки, *n. br.* – нерв, *par.*- паренхима. Сохранены условные обозначения, предложенные автором (по Watson, 1911).

Основная масса нервных клеток находит место в ганглиях и на периферии нервных стволов (Рис. 9, В). Картина ультратонкого строения

продольных нервных стволов представлена на рисунке 10. Периферическая нервная система гирокотилид образована многочисленными маленькими нервами, которые, ветвясь, теряются в мускулатуре.

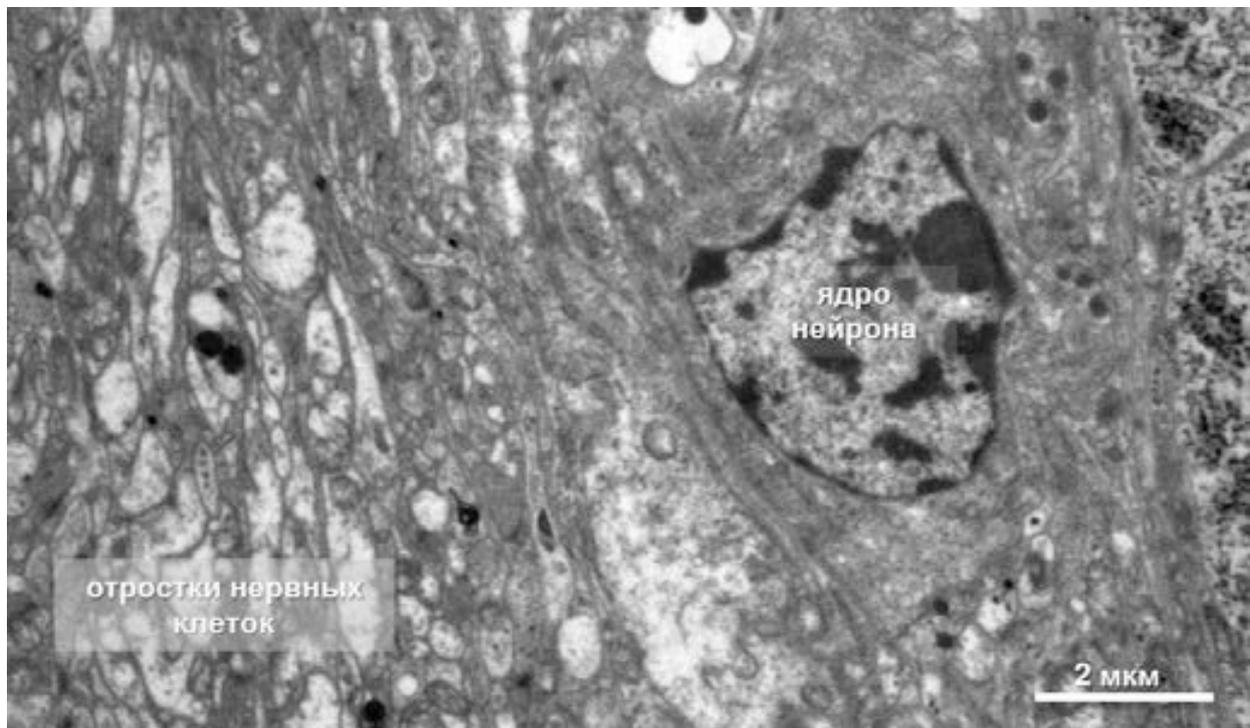
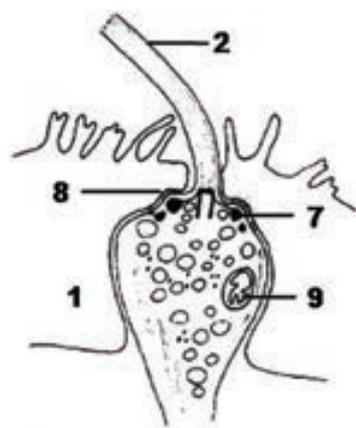


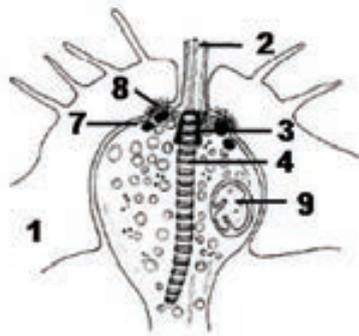
Рис. 10. Ультратонкое строение поперечного среза продольного нервного ствола (*long. n. st.*) (из архивов Л. Г. Поддубной).

Покровы гирокотилид богаты сенсорными образованиями. Впервые их присутствие в виде чувствительных ямок на теле *G. fimbriata* было запечатлено в рисунках Е. Watson (1911). С помощью электронного микроскопа чувствительные нервные окончания, заканчивающиеся в цитоплазматической пластинке тегумента, раньше других были описаны К.М. Lyons (1969) у *G. urna*.

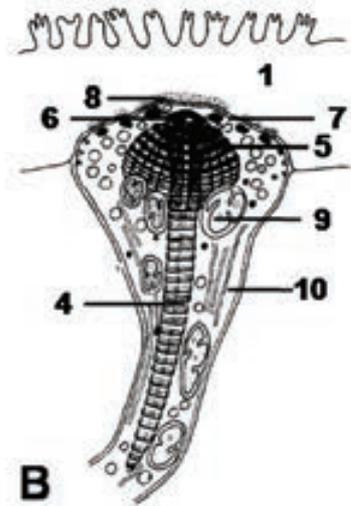
Наибольшее количество чувствительных образований у гирокотилид отмечено в тегументе переднего конца тела и прикрепительных розеток. У *G. rugosa* с помощью трансмиссионного электронного микроскопа в покровах прикрепительной розетки были выявлены три типа сенсорных окончаний (Allison, 1980) (Рис. 11).



**A**



**Б**



**В**

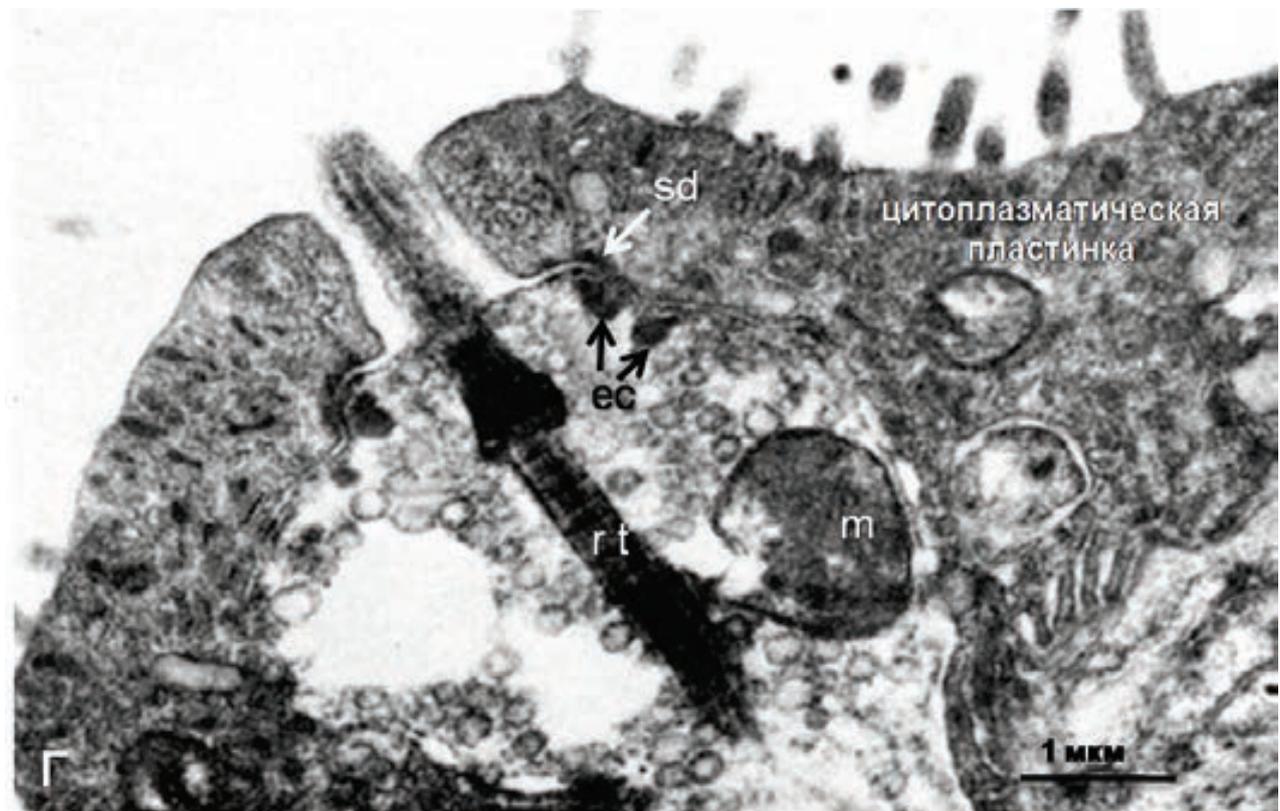


Рис. 11. Сенсорные рецепторы прикрепительной розетки *Gyrocotyle rugosa*.

А, Б, В – схемы строения рецепторов I, II и III типов; Г – микрофотография продольного среза рецептора II типа. Условные обозначения: 1- цитоплазматическая пластинка, 2 – ресничка, 3 – базальное тельце, 4 – корешок реснички (rt), 5 – сферическая решетка, 6 – базальная пластинка, 7 – электронно-плотный воротничок (ес), 8 – септированная десмосома (sd), 9 – митохондрия (m), 10 – нейротрубочки (по Allison, 1980).

Рецепторы 1 и 2 типов образованы бульбовидными расширениями дендритов, снабженными ресничками с формулой аксонемы 9+2, выходящими за пределы цитоплазматической пластинки (Рис. 11, А, Б). Реснички рецепторов второго типа имеют базальное тельце и хорошо заметный исчерченный корешок. Чувствительные окончания третьего типа не достигают свободной поверхности тегумента. В них обращает на себя внимание мощно развитый поперечно исчерченный корешок с крупной сложно устроенной трехмерной сферической решеткой на дистальном конце, а так же обилие митохондрий и нейротрубочек (Рис. 11, В). Сделано предположение, что сферическая решетка может воспрепятствовать деформации нервного окончания. Внешние мембраны чувствительных окончаний связаны с цитоплазматической пластинкой септированными десмосомами. В непосредственной близости от этих специализированных контактов располагаются кольцевые структуры, обычно называемые электронно-плотными воротничками. Наглядное представление о том, как выглядят структурные компоненты чувствительных окончаний на электронно-микроскопическом уровне, дает фотография продольного среза рецептора 2 типа, приведенная на рисунке 11, Г.

В распределении сенсорных окончаний (рецепторов) разных типов отмечена определенная закономерность. Рецепторы первого типа встречаются как на внешней, так и внутренней поверхности складок прикрепительной розетки. Чувствительные окончания второго типа отмечены только на внешней поверхности розетки. Погруженные рецепторы третьего типа обнаружены только вблизи внутренних поверхностей розеток.

По мнению Ф. Аллисона чувствительные окончания первого типа являются танго-рецепторами, обеспечивающими тактильную связь паразита со своим хозяином. Окончания второго типа, скорее всего, являются хемо-рецепторами, помогающими гирокотилидам закрепиться в определенном отделе кишечника химер, которым является спиральный клапан. Чувствительные образования третьего типа являются механо-рецепторами.

Они, по всей вероятности, принимают активное участие в контроле над работой мускулатуры прикрепительной розетки (Allison, 1980).

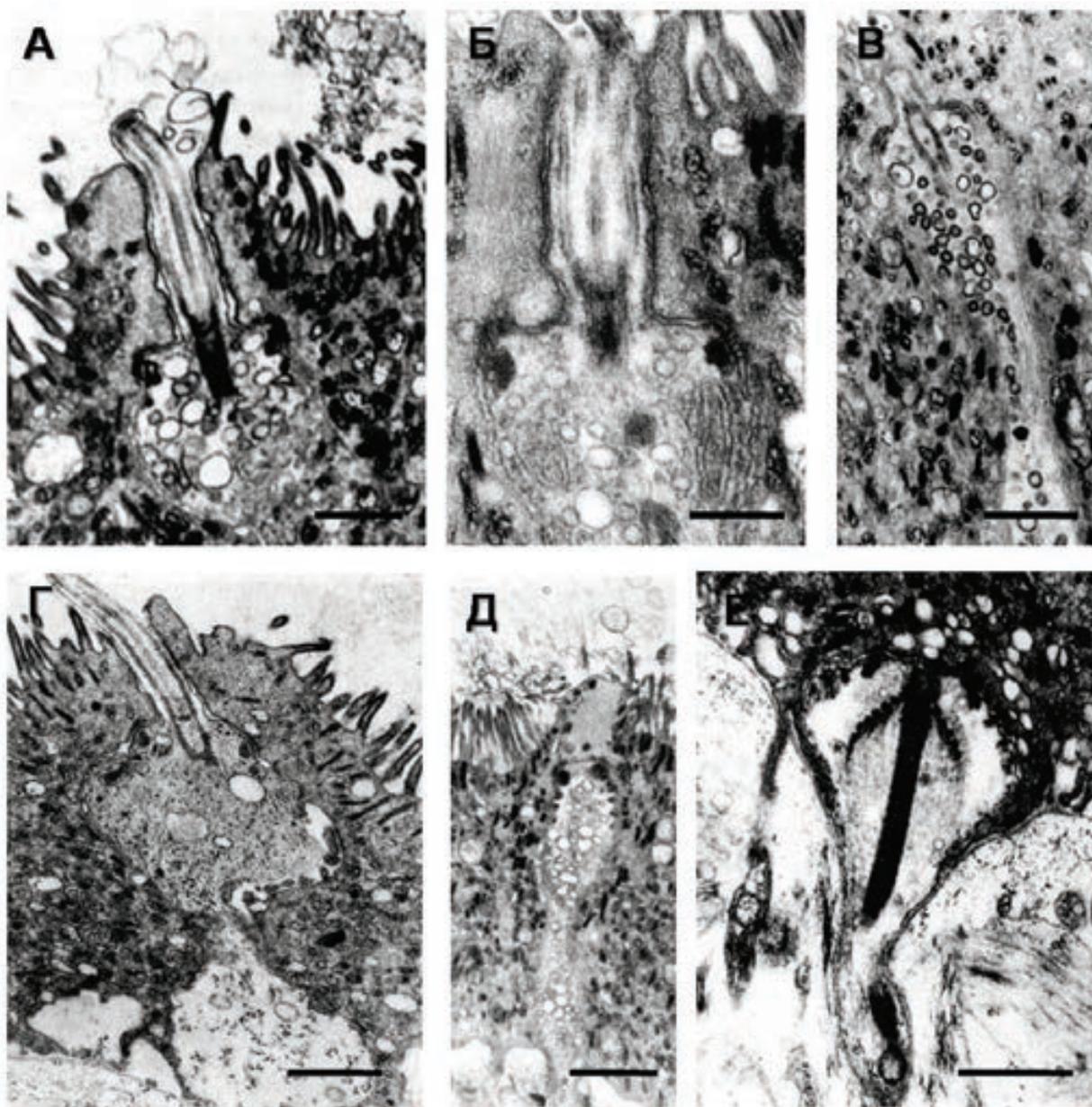


Рис. 12. Чувствительные образования передней части *G. urna*.

А – Д – ресничные рецепторы I – V типов; Е – рецептор VI типа. Увеличение 1 мкм (по Хуландер, 1986).

Спустя шесть лет были опубликованы данные о чувствительных образованиях передней части тела *G. urna* (Хуландер, 1986). Здесь в общей сложности обнаружено 6 типов рецепторов. Пять из них обладают ресничками, выходящими на поверхность тела червей. Разница в их ультратонком строении находит проявление в наборах структур цитоплазмы, степени развития

корешков ресничек, количестве электронно-плотных воротничков, характере выхода ресничек из тегумента гельминтов (Рис. 12, А - Д). Бульбовидные окончания рецепторов VI типа находят свое место в толще цитоплазматической пластинки. Для этого типа рецепторов характерно наличие большого количества электронно-плотных воротничков и крупного поперечно исчерченного корешка, снабженного сферической «коронай» с ячеистыми стенками (Рис. 12, Е, указано стрелками). В целом, подобно устроенные рецепторы весьма похожи на рецепторы III типа прикрепительных розеток (Allison, 1980).

Чувствительным окончаниям I – V типов автором отводится роль тактильных и хемо- рецепторов. а за рецепторами VI типа оставлено выполнение механо - чувствительной функции.

Поиски агентов, выполняющих роль нейромедиаторов в нервной системе гирокотилид (на примере *Gyrocotyle fimbriata*) привели к заключению, что ими, скорее всего, являются такие аминокислоты как глутамат и аспарат, нежели катехоламины (Keenan, Коорowitz, 1982).

### 2.3. Выделительная система

Выделительная система гирокотилид, обладая определенной спецификой, имеет характерное для всех плоских червей протонефридиальное строение. Она состоит из многочисленных циртоцитов - терминальных клеток мерцательного пламени, разбросанных группами по всему телу, и сложной сети выделительных каналов, открывающейся наружу двумя выделительными порами в передней трети тела червей (Рис. 13).

В работе Е.Уотсон (Watson, 1911) приводятся такие слова: «Сеть экскреторных каналов настолько богато развита у *Gyrocotyle*, что это первое из того, что бросается в глаза при рассмотрении живых животных» (Рис. 14).

С помощью электронного микроскопа протонефридиальная система постличиночных стадий развития гирокотилид изучена опять-таки на примере *Gyrocotyle urna* (Хуландер, 1992).

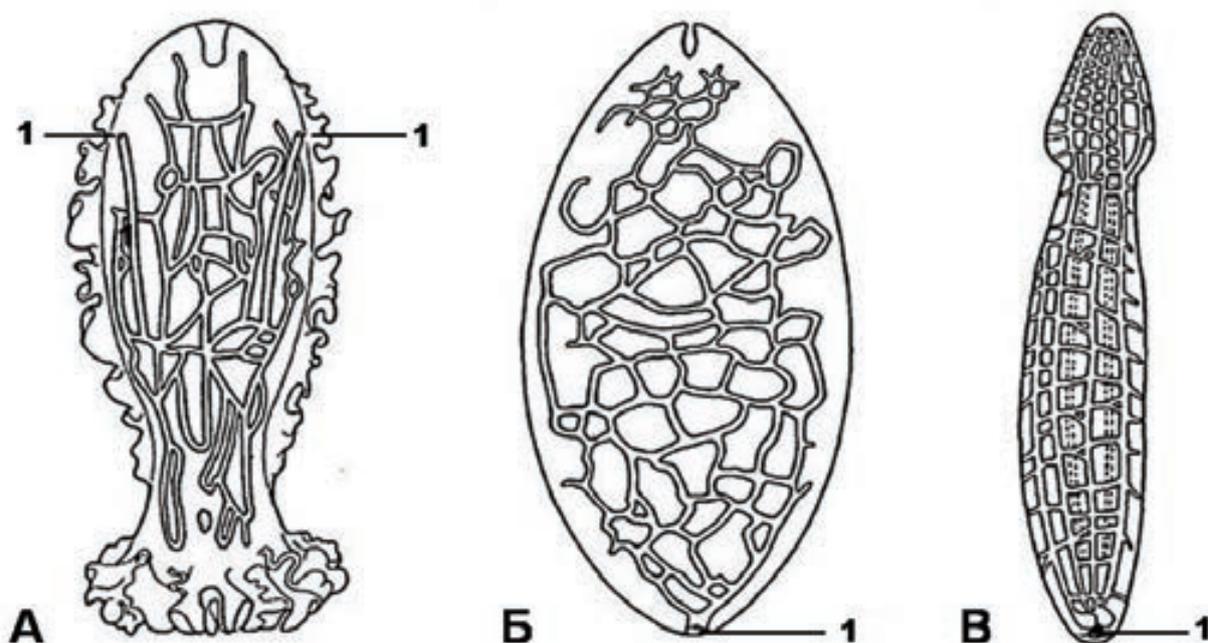


Рис.13. Сравнительная картина общего плана строения протонефридиальной системы некоторых представителей плоских червей.

А - *Gyrocotyle sp.*; Б – *Ampilina foliacea*; В – *Diphyllbothrium dendriticum*.  
Условные обозначения: 1- выделительная пора (по Хуландер, 1992).

Каждая терминальная клетка гельминта снабжена 42-48 плотно прижатыми друг к другу ресничками длиной 8.5 мкм с аксонемой 9+2. Все вместе они образуют «мерцательное пламя» (Рис. 15, Б). В основании каждой реснички лежит базальное тельце длиной около 250 нм. От него под углом 45 градусов отходит корешок длиной 0.5 мкм с периодом исчерченности 80 нм. Каждая из ресничек в поперечном сечении имеет гексагональную форму.

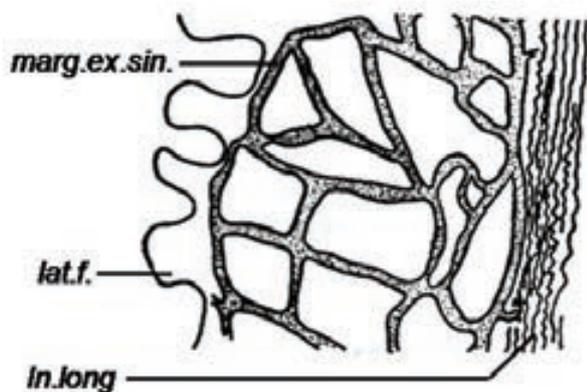


Рис. 14. Участок системы протонефридиальных каналов боковой части тела гирокотилиды *Gyrocotyle*. Условные обозначения автора: lat.f.-боковая складка тела, marg.ex.sin.- маргинальный экскреторный синус, in.long.- внутренняя продольная мускулатура *fimbriata* (рисунок с живого гельминта, Watson, 1911).

Фильтрующий аппарат выделительной системы (в англоязычной литературе – «weir» - плотина) сформирован двумя кругами стержне подобных (пальцевидных) выростов, расположенных по отношению друг к другу в шахматном порядке (Рис. 15, А, В). Внутренний круг образован выростами циртоцита, а внешний – выростами первой (проксимальной) клетки выделительного канала. Внешние и внутренние выросты связаны «мостиками» из межклеточного материала толщиной около 20 нм. Все, вместе взятые, мостики формируют мембрану, через которую, как полагают, и происходит фильтрация.

Между пучком ресничек мерцательного пламени и двурядной стенкой фильтрующего аппарата располагаются многочисленные внутренние выросты циртоцитов (*leptotriches*) длиной около 2.3 мкм и диаметром 80-100 нм (Рис. 15, В).

Первая (проксимальная) клетка выделительных каналов представляет собой полый цилиндр, который не связан с циртоцитом десмосомами или контактами типа «gap». Эта черта ультратонкого строения выделительной системы гирокотилид во многом уникальна. Она сближает их с цестодами и является аутопоморфией этих двух классов плоских паразитических червей. В передней (проксимальной) части стенка канала гладкая, а внутренний просвет шириной 1-1.5 мкм почти полностью заполнен ресничками мерцательного пламени.

Просвет дистальной части канала оказывается свободным от ресничек, сужается до 0.2-0.4 мкм и заполняется многочисленными цитоплазматическими складками длиной до 400 нм. В этом месте канал сильно изогнут. Именно здесь располагается ядра проксимальных клеток выделительных каналов.

По месту положения в теле червей и величине внутренних просветов все остальные протоки выделительной системы можно поделить на два типа.

Протоки 1-го типа. Свободный просвет каналов 2-3 мкм, при толщине стенок 150-300 нм. В просвет канала заходят многочисленные параллельно

расположенные пластинчатые цитоплазматические выросты длиной до 750 нм на поперечных срезах напоминающие микровилли (Рис. 15, Г).

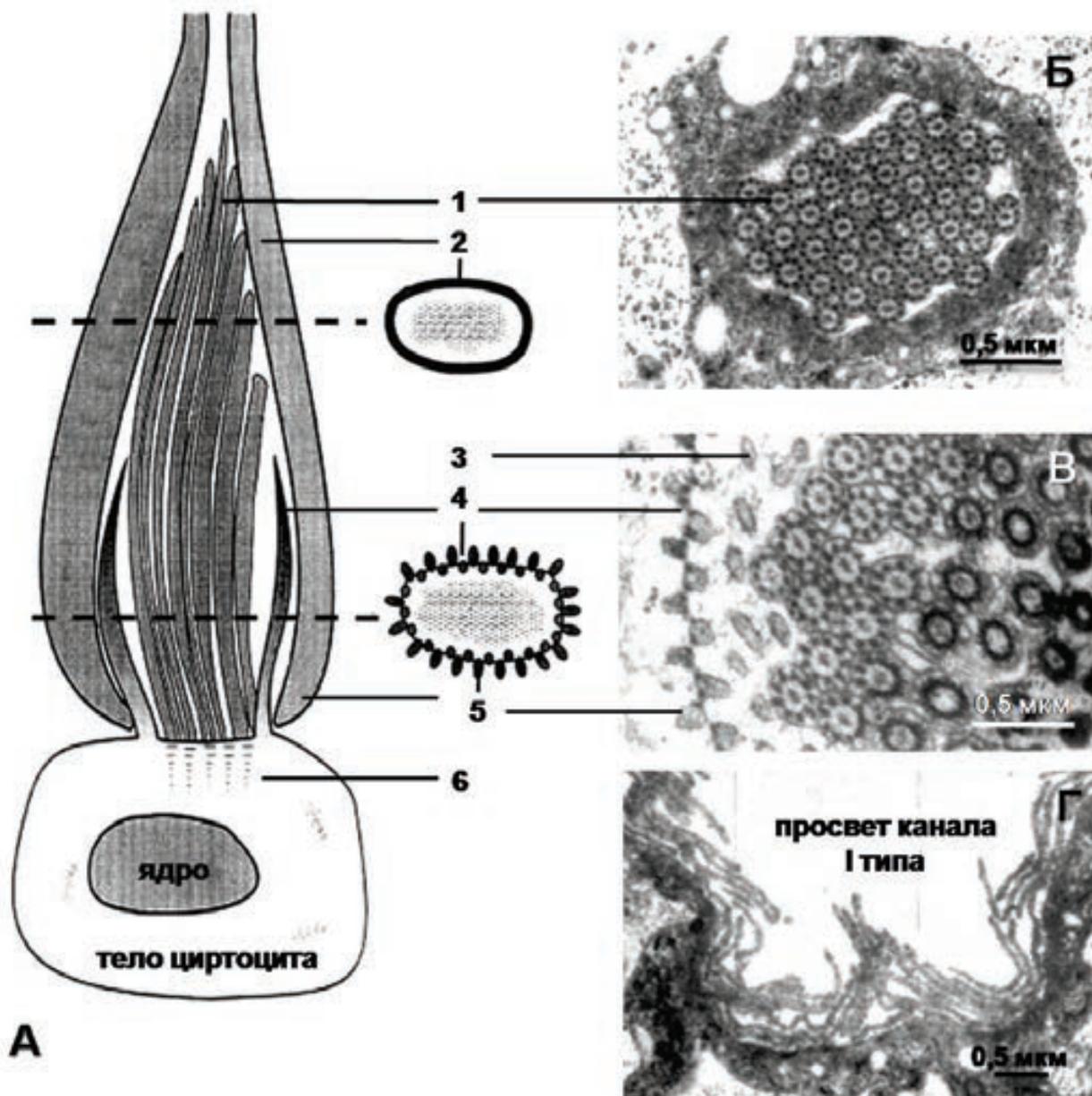


Рис. 15. Фрагменты выделительной системы *Gyrocotyle urna*.

А – принципиальная схема строения клетки мерцательного пламени (циртоцита) (из Саламатина и др., 2000); Б – поперечный срез «мерцательного пламени»; В – ультратонкое строение фильтрационного аппарата (weir); Г – поперечный срез канала 1 типа выделительной системы. Условные обозначения: 1 – реснички; 2 – проксимальная канальцевая клетка; 3-внутренние выросты циртоцитов (leptotriches), 4 - наружные пальцевидные отростки проксимальной канальцевой клетки; 5-внутренние пальцевидные отростки мерцательной клетки; 6 – поперечно исчерченные корешки ресничек (по Хуландер, 1992).

Ядра клеток, формирующих каналы, лежат за пределами их стенок, среди окружающей паренхимы. Ресничек в каналах этого типа не обнаружено.

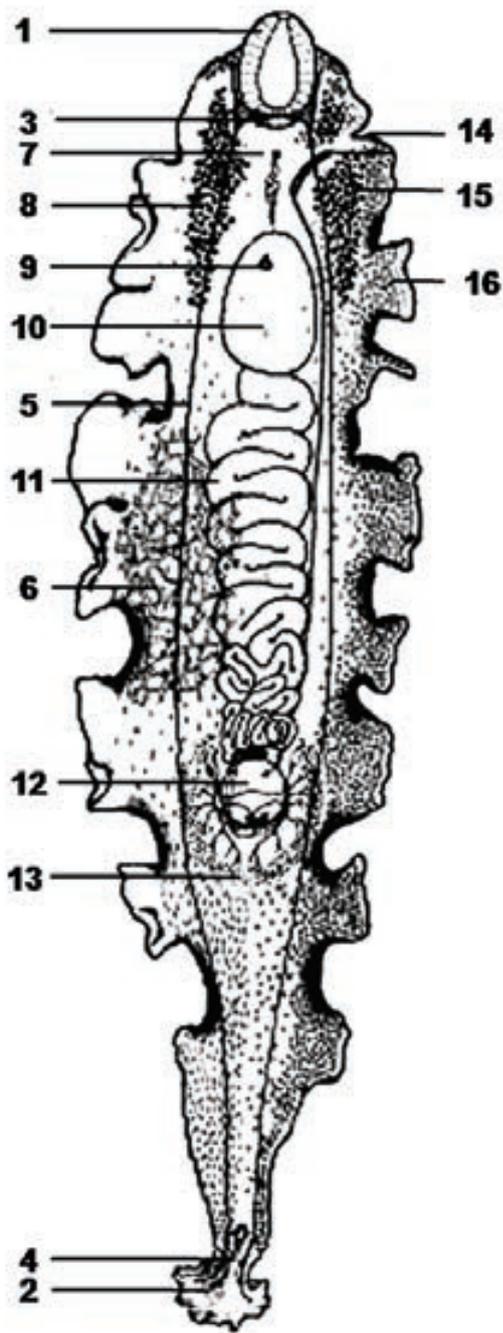
Протоки 2-го типа. Внутренний просвет варьирует в пределах 3-20 мкм. Толщина цитоплазматических стенок около 1.5 мкм. В просвете каналов отмечено присутствие микровиллей, а в отдельных участках и ресничек длиной до 12 мкм. В тех участках протоков, где реснички отсутствуют, длина микровиллей достигает 250 нм, а ширина - 40 нм.

Клетки, формирующие выделительные поры протонефридиальной системы *G. urina*, наиболее полно изучены на примере ее личинок – ликофор (см. ниже).

#### 2.4. Половая система

В спиральном клапане кишечника химер гермафродитные гирокотилиды собраны в плотные пары, в которые входят особи на различных стадиях полового созревания (Williams et al., 1987). Обычно, гирокотилиды рассматриваются как протандрические гермафродиты, у которых сначала развивается мужские половые органы, а затем женские. Животные функционируют сначала как самцы, а затем, как самки.

В расположении основных отделов половой системы в теле взрослых гирокотилид просматривается определенное единообразие (Рис. 16). В передней части тела сразу за присоской (acetabulum) находят место многочисленные семенники. Здесь же на брюшную (вентральную) сторону выходит мужское половое отверстие, а на спинную (дорзальную), располагаясь на дне особой генитальной ямки, открывается женское половое отверстие, ведущее во влагалище (вагину). Последняя длинным трубчатым каналом, проходящим латерально, связано с семяприемником. Стенки канала образованы тонким слоем продольных мышечных волокон, встроенных в паренхиму. Среднюю часть тела червей, располагаясь медиально, занимает мощно развитая петлеобразная матка. За ней, на границе с задней третью тела, локализованы яичник, семяприемник и оотип.



Условные обозначения:

- 1 - присоска
- 2 - прикрепительная розетка
- 3 - передний ганглий
- 4 - задний ганглий
- 5 - продольный нервный ствол
- 6 - каналы выделительной системы
- 7 - женское половое отверстие
- 8 - семенник
- 9 - брюшная экскреторная пора
- 10 - мочевой пузырь
- 11 - матка
- 12 - семяприемник
- 13 - яичник
- 14 - генитальная ямка
- 15 - спинная пора вагины
- 16 - желточники
- 17 - семенной проток
- 18 - овикапт
- 19 - оотип
- 20 - желточный мешок
- 21 - желточный проток
- 22 - вагина
- 23 - яйцеприемник



Рис. 16. Принципиальная схема организации половой системы гирокотилид.

А – общий план строения, Б – детали строения генитальной системы в районе яичника (по Williams et al., 1987).

Желточники гирокотилид образованы скоплениями овальных фолликулов, которые занимают все свободное пространство между

внутренними органами червей и тянутся от переднего конца тела до задней прикрепительной розетки. Наиболее плотные группы фолликулов отмечаются по бокам тела в фестонах ундулирующей каймы червей.

#### 2.4.1. Яичники, матка и овогенез (на примере *G. urna*)

Яичник *G. urna* состоит из большого количества изолированных фолликулов, расположенных в форме подковы. Каждый фолликул через тонкий яйцевод связан с одним из пяти собирательных каналов. По ним проходят зрелые ооциты. Эти каналы впадают в объемную центральную полость яичника, которая через мускульный сфинктер (оокапт) открывается в главный яйцевод. Его можно рассматривать как канал оплодотворения (Рис. 17).

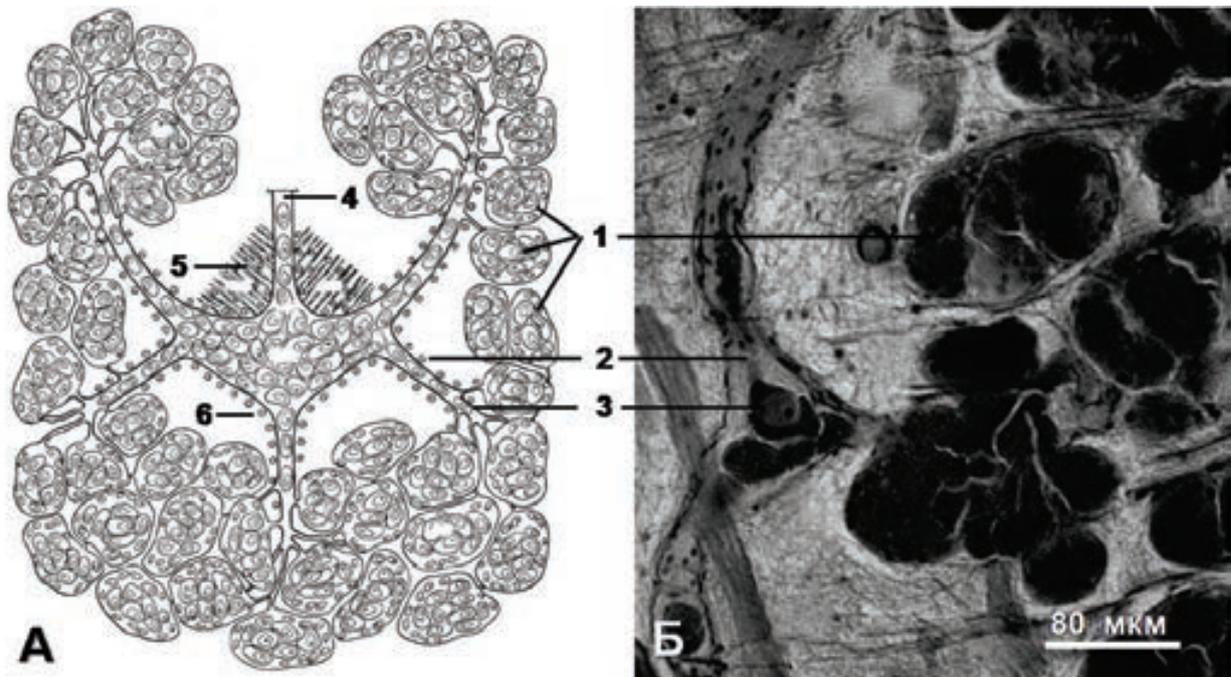


Рис. 17. Яичник *Gyrocotyle urna*.

А – схема строения; Б – участок яичника (световая микроскопия, парафин, окрашивание гематоксилин-эозином).

Условные обозначения: 1 – фолликулы, 2 – собирательные каналы, 3 – зрелые ооциты, 4 – канал оплодотворения, 5 – мускулатура сфинктера (оокапта), 6 – кольцевая мускулатура (по Poddubnaya et al., 2010).

Все фолликулы окружены тонкой эпителиальной оболочкой, лежащей на базальной пластинке. Ядра эпителиальных клеток располагаются рядом с основанием фолликулярного яйцевода.

Пространство между плотно упакованными ооцитами на разных стадиях созревания (оогонии – первичные ооциты – вторичные ооциты – зрелые яйцеклетки) заполнено интерстициальным синцитием, ядра которого расположены обычно по периферии фолликулов.

Оогонии (6,5× 4,5мкм) располагаются в периферических участках фолликулов. Они характеризуются относительно небольшим ядерно-цитоплазматическим отношением, обилием глыбок хроматина при отсутствии ядрышек и электронно-плотной цитоплазмой, заполненной рибосомами (Рис. 18). В ядрах первичных ооцитов хорошо заметны ядрышки, а в ооплазме отмечается присутствие митохондрий и центриолей.

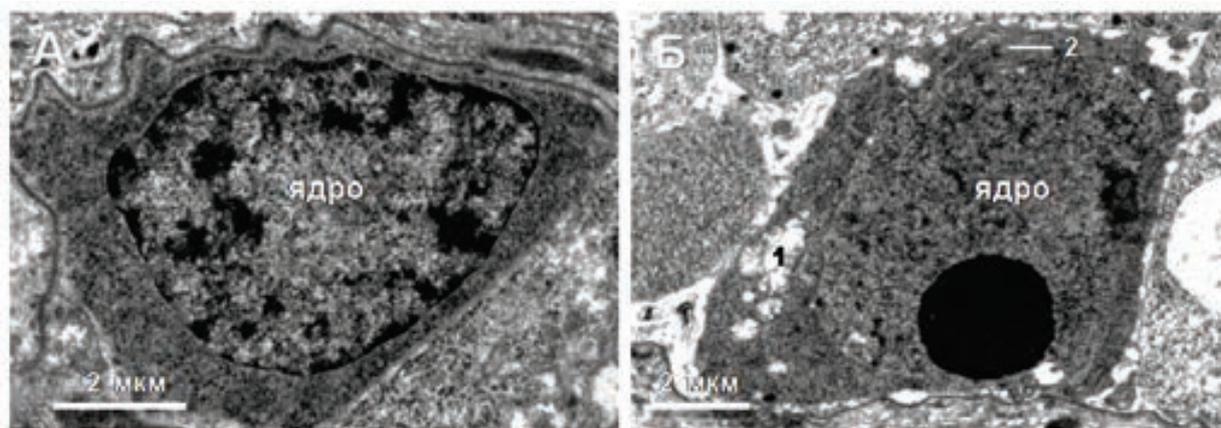


Рис. 18. Электронная микроскопия оогония (А) и первичного ооцита (Б) *Gyrocotyle urna*. Условные обозначения: 1 – митохондрии, 2 – центриоль (по Poddubnay et al., 2010).

Вторичные ооциты имеют овальную форму и достигают 11-16 мкм в длину и 7-8,5 мкм в ширину. Митохондрии, гранулированная эндоплазматическая сеть и диктиосомы комплекса Гольджи, а также центриоли, обнаружены по всей цитоплазме. Со стороны диктиосом цитоплазма заполняется многочисленными электронноплотными гранулами и мелкими пузырьками.

Зрелые яйцеклетки размером около 20-26 × 12-17 мкм расположены ближе к центру фолликулов. Их ядра содержат четко обозначенные ядрышки. Синаптонемные комплексы отсутствуют.

Два типа включений обращают на себя внимание в ооплазме зрелых ооцитов: небольшие электронно-плотные, слегка овальные кортикальные гранулы ( $0,26 \times 0,19 \mu\text{м}$ ), образующие сплошной монослой в кортексе ооплазмы, и сферические или слегка овальные липидные капли ( $2,0 \times 1,8 \mu\text{м}$ ) (Рис. 19).

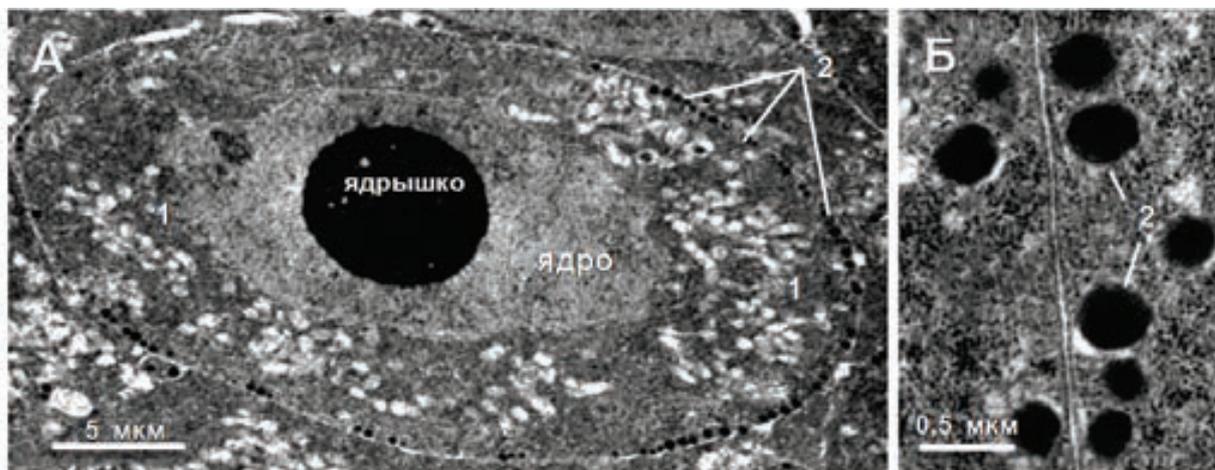


Рис. 19. Ультратонкое строение ооцитов *Gyrocotyle urna*.

А – зрелый ооцит; Б – кортикальные гранулы в двух соседних ооцитах. Условные обозначения: 1 – митохондрии, 2 – кортикальные гранулы (по Poddubnay et al., 2010).

Оплодотворение созревших яйцеклеток происходит в главном яйцевоме при поступлении в него очередных партий сперматозоидов из семяприемника. Здесь же происходит и встреча яйцеклеток с вителлоцитами. Вместе они поступают в оотип, где за счет содержимого гранул желточных клеток и при активной стимуляции со стороны секреторных продуктов тельца Милиса происходит формирование сложных яиц и построение их скорлуповой оболочки. В каждом яйце гирокотилид вокруг яйцеклетки располагается от 25 до 30 желточных клеток (Loser, 1965).

Облаченные в прочный скорлуповый панцирь, на апикальном полюсе которого находится крышечка, оплодотворенные яйцеклетки поступают в матку. При выходе из оотипа она имеет вид узкой трубки, которая, по мере движения вперед, постепенно расширяется, образует несколько петель и, наконец, превращается в мощное складчатое образование, на переднем конце

которого располагается объемный маточный мешок. На брюшной стороне тела червей он открывается особой порой. Такой тип маток обычно называют открытым. По данным E. Loser (1965) взрослая *G. urna* способна продуцировать около 25 000 яиц в день, а это значит, что каждые 3-5 секунд в оотип поступает очередное яйцо. Кстати, упомянутый автор полагает, что зрелые ооциты гирокотилид способны к амeboидному движению.

Возникает вопрос о том, как яйца, естественно распространяется. Возможны два варианта: 1) откладка яиц происходит в кишечнике хозяина непрерывно или отдельными порциями до тех пор, пока количество зрелых яиц оказывается достаточным для их реализации, или: 2) они накапливаются в матке, прежде чем выйти в полость кишечника хозяина, а затем и в воду. При последней ситуации яйца будут находиться, вероятно, на различных стадиях зрелости. Не исключено, что гирокотилиды реализуют оба этих варианта. Матка половозрелых червей всегда оказывается забитой яйцами (Рис. 20).

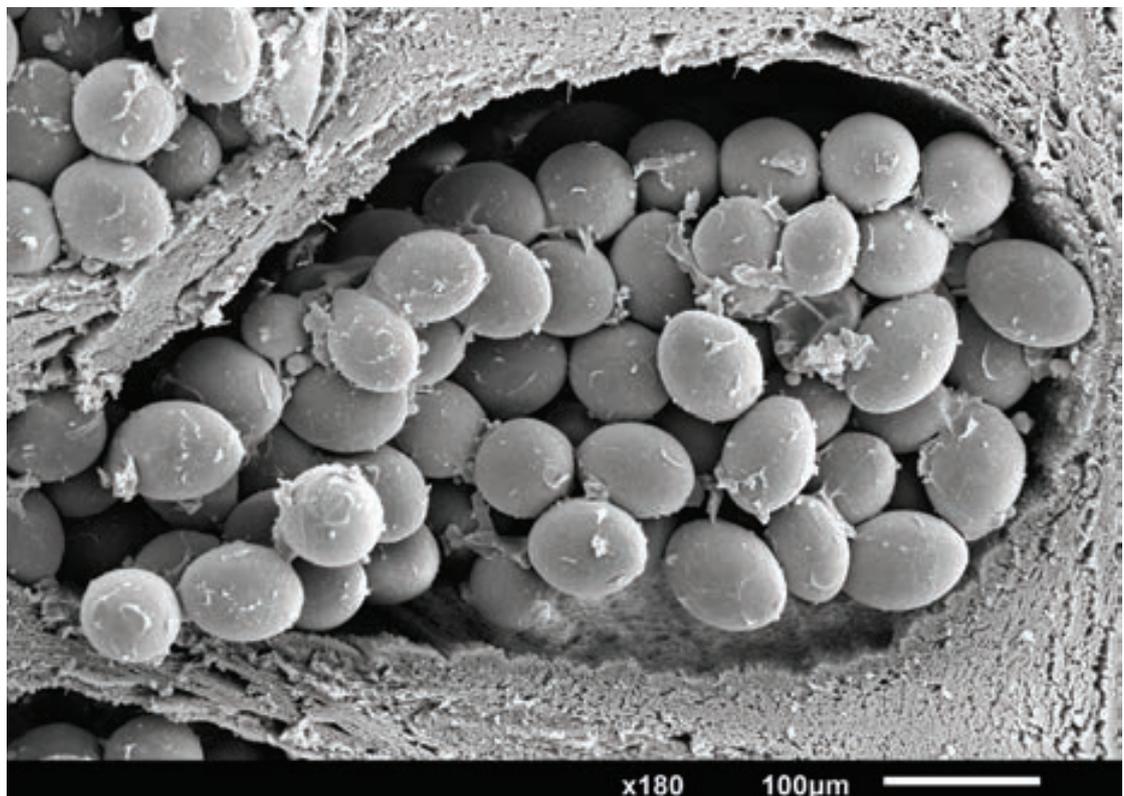


Рис. 20. Матка *Gyrocotyle urna* заполненная яйцами. Сканирующая электронная микроскопия (из архивов Л.Г. Поддубной).

Стенка матки образована сильно вытянутыми эпителиальными клетками, связанными друг с другом септированными десмосомами. Ядросодержащие участки клеток оказываются погруженными в подстилающие ткани. В просвет матки эпителий посылает многочисленные пластинчатые выросты, а отдельные клетки и реснички с аксонемой устроенной по формуле 9 + 2. Вместе взятые, они обеспечивают направленное движение оплодотворенных яиц по матке в сторону маточного мешка. Следует отметить, что у близких к гирокотилидам в филогенетическом плане амфилинид покровы матки имеют синцитиальное строение (Рис. 21). Интересно и то, что цитоплазматическая пластинка амфилинид образует в просвет матки множество чрезвычайно разных по форме выростов, совершенно не похожих на выросты эпителия матки других паразитических червей.

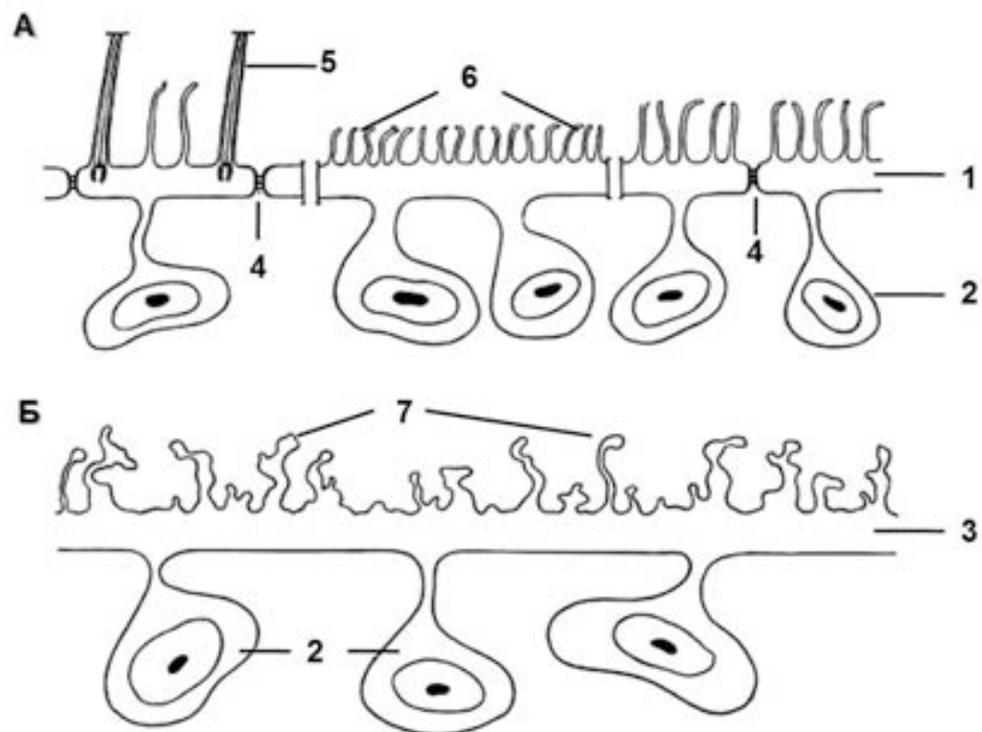


Рис. 21. Строение стенка матки Gyrocotylidae и Amphilidae.

Условные обозначения: 1 – эпителиальные клетки; 2 – ядросодержащие участки покровов; 3 – цитоплазматическая пластинка; 4 – септированные десмосомы; 5 – реснички; 6 – ламели эпителия; 7 – выросты цитоплазматической пластинки (по Poddubnaya et. el., 2009).

Две особенности в строении яичника *G.urna* являются уникальными для Neodermata. Это – разделение яичника на большое количество отдельных фрагментов (фолликулы) и присутствие в нем особых собирательных каналов, по которым зрелые ооциты транспортируются в центральную полость яичника. По такой же схеме устроены яичники моногеней из семейства Chimaericolidae, занимающего базальное положение в эволюции этой группы плоских червей (Poddubnaya et al., 2010).

#### 2.4.2. Желточники

Желточникм гирокотилид имеют фолликулярное строение. Диаметр фолликулов 60-70 мкм. Друг от друга они отделены прослойками, из отростков клеток паренхимы и мускулатуры. Каждый фолликул окружен двухслойной неклеточной оболочкой толщиной до 0.14 мкм. Её внутренний, обращенный к фолликулу слой – гомогенный, внешний – заполнен фибриллярными структурами. Изнутри фолликула неклеточная оболочка подстиается цитоплазматической оболочкой, в которой границы составляющих клеток не просматриваются. В и цитоплазме обнаруживаются митохондрии с электронно-плотным матриксом, ЭПС, электронно-прозрачные вакуоли диаметром 0.6- 0.75 мкм, ядра диаметром около 5.5 мкм с хорошо заметными глыбками хроматина, а также скопления электронно-плотных нитей, которые, вероятно, находятся в контакте с материалом внешней неклеточной оболочки (Рис.22). Отростки внутренней оболочки фолликулов заходят в пространство между вителлоцитами (Хуландер, 1987 а).

Каждый фолликул заполнен большим количеством желточных клеток (вителлоцитов), находящихся на различных стадиях зрелости. Различные стадии отличаются одна от другой присутствием или отсутствием специфических органелл и включений (Рис. 23).

Незрелые вителлоциты (I) имеют овальную или сферическую форму. Их диаметр обычно не превышает 6 мкм, при диаметре ядра 4 мкм. В не большой по объему цитоплазме присутствуют митохондрии длиной около 0.9 мкм и

электронно-прозрачным матриксом, редкие каналы ЭПС и рибосомы. На ранних этапах созревания ядра вителлоцитов не имеют ядрышек. Они будут появляться в них по мере увеличения их объема.

В процессе созревания объем вителлоцитов увеличивается примерно в 10 раз. Контуры их становятся неровными, электронная плотность цитоплазмы возрастает.

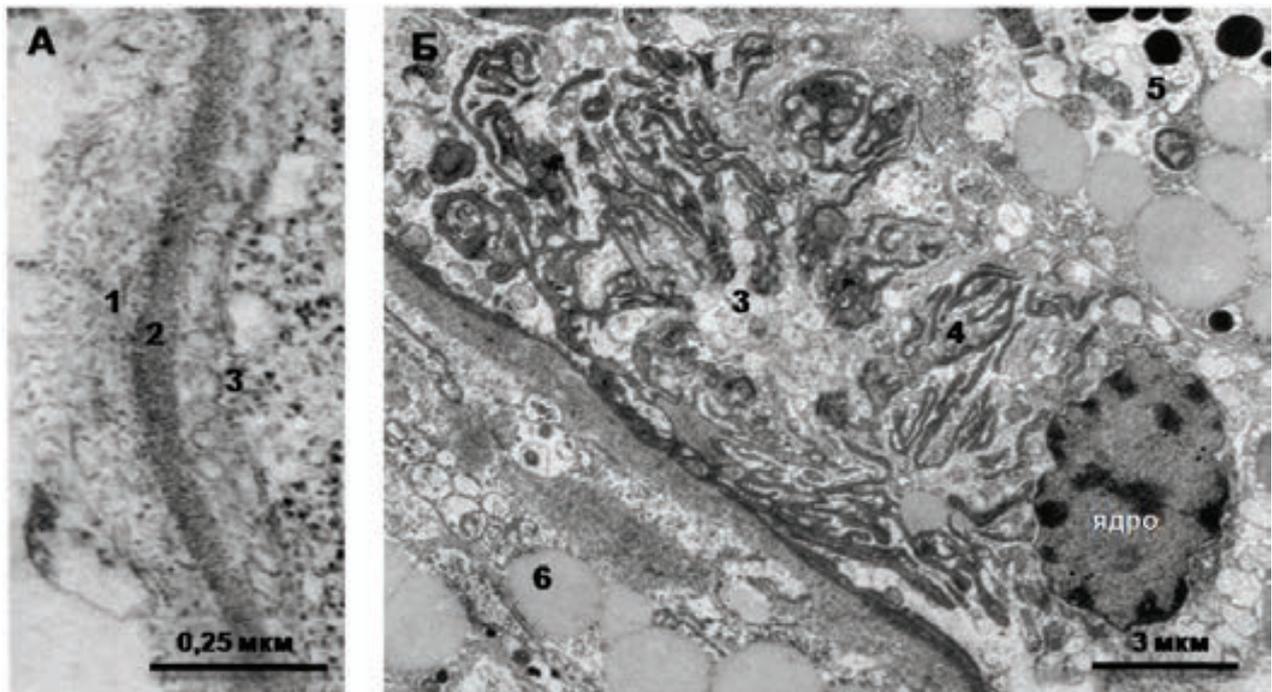


Рис. 22. Фрагменты оболочек желточных фолликулов *Gyrocotyle urna*.

А – участок двухслойной неклеточной оболочки; Б – ядросодержащий участок цитоплазматической оболочки, окружающей вителлоциты. Условные обозначения: 1 и 2 – гомогенный и волокнистый слои неклеточной оболочки, 3 – участки цитоплазматической оболочки, 4 – нитевидные структуры клетки, 5 – участок зрелого вителлоцита, 6 – капли липида (по Хуландер, 1987 а).

В созревающих желточных клетках ярко выражен процесс увеличения количества различных включений. Ограниченные мембранами везикулы диаметром 2.4 – 3.2 мкм, содержащие гранулы 0.8 мкм в поперечнике, и липидные капли диаметром 2.5 мкм появляются в процессе созревания

одновременно. Вскоре за ними в цитоплазме созревающих вителлоцитов начинает накапливаться гликоген.

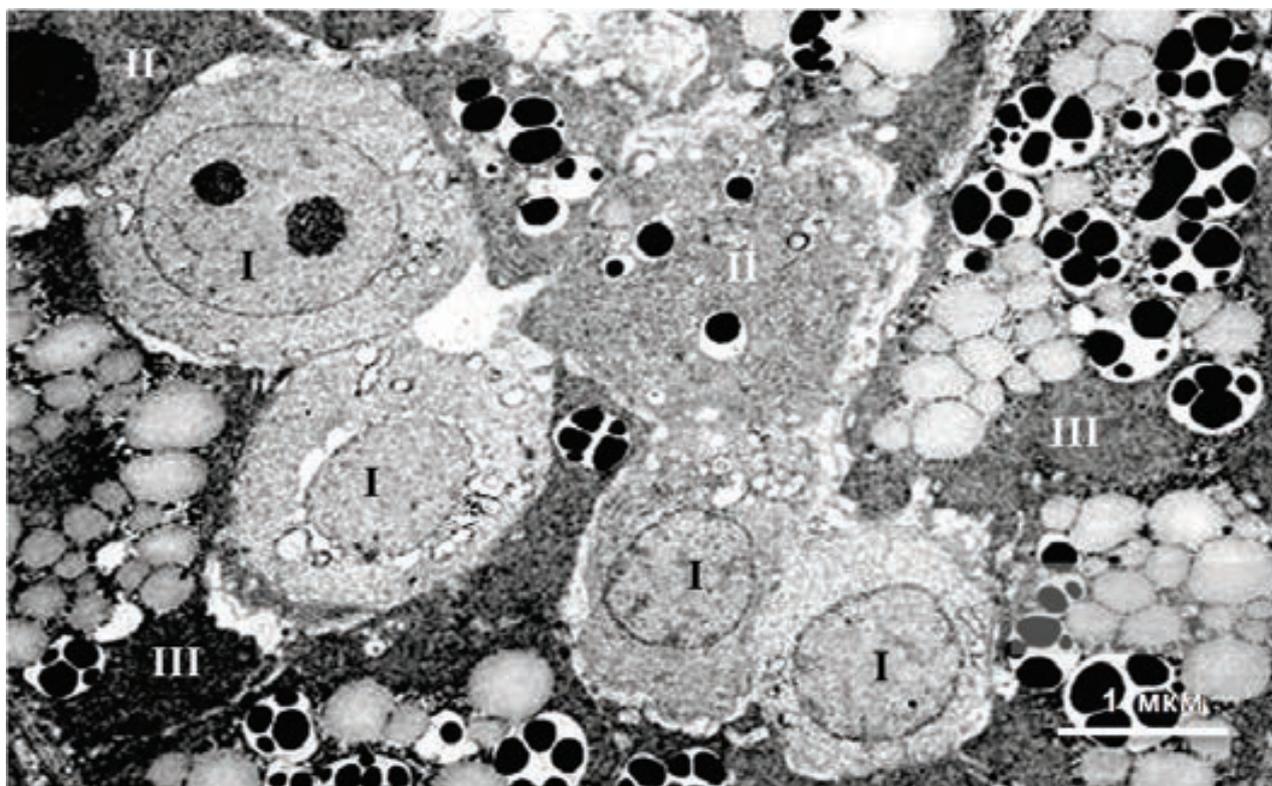


Рис. 23. Участок желточного фолликула гирокотилиды *G.urna*.

Условные обозначения: I, II, III – незрелые, созревающие и зрелые вителлоциты (по Xylander, 1987 а).

Зрелые вителлоциты – самые крупные клетки желточных фолликулов. Их цитоплазма буквально забита липидными каплями и пузырьками с плотными гранулами, содержимое которых будет принимать участие в формировании скорлупы яиц. Ядра, многочисленные рибосомы, эндоплазматическая сеть и диктиосомы КГ утрачиваются (Рис. 24). Из фолликулов зрелые вителлоциты попадают в выносящие каналы, ширина внутреннего просвета которых не превышает 20 мкм. Клетки, формирующие стенки каналов, посылают в их просвет многочисленные реснички длиной до 18 мкм (Рис. 25).

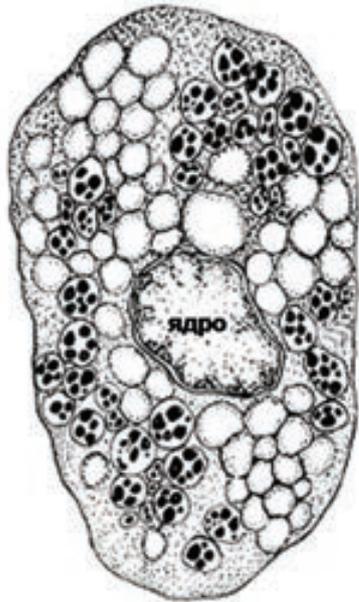


Рис. 24. Схема строения зрелого вителлоцита *Gyrocotyle urna* (по Swiderski, Xylander, 2000).



Рис. 25. Поперечный срез выносящего канала желточного фолликула *G. urna*.

На микрофотографии зафиксирован участок эпителиальной клетки, содержащий ядро (по Xylander, 1987 а).

### 2.4.3. Семенники и сперматогенез

Подробное светооптическое описание сперматогенеза *Gyrocotyle sp.* из спирального клапана химеры *Hydrolagus lemurs*, отловленной в районе о. Окленд, к югу от Новой Зеландии, дано А.А. Базитовым и Э.В. Ляпкало (1982).

Многочисленные семенники гирокотилид разбросаны в паренхиме передней трети тела червей между продольными мышечными волокнами. Размеры их не превышают 142 x 100 мкм. Столь малые размеры семенников, вероятно, находятся в прямой зависимости от мощного развития паренхимной мускулатуры. Оболочка семенников образована соединительно-тканными волокнами. При этом в её составе выявляется и сам десмобласт, ответственный за формирование волокон (Рис. 26, 1).

В каждом семенном пузырьке (фолликуле) содержится множество семенных клеток на разных стадиях развития. Сразу под оболочкой неравномерно рассеяны мелкие сперматогонии, собранные в пары или

небольшие группы (Рис.26,2). Подрастая, сперматогонии становятся спермацитами 1-го порядка, которые образуют скопления, называемые цитофорами (Рис.26,3).

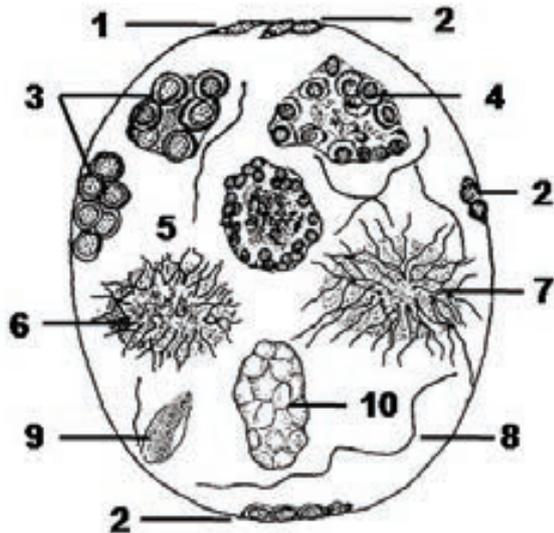


Рис. 26. Срез семенника *Gyrocotyle sp.* (фиксация в 70-ном спирте, окраска гематоксилин-эозином).

Условные обозначения: 1 – десмобласт, 2 – сперматогонии, 3 – цитофоры с первичными сперматоцитами, 4 – вторичные сперматоциты, 5 – сперматиды, 6 – средние этапы спермиогенеза, 7 – конечные этапы спермиогенеза, 8 – сперматозоид, 9 – поперечно перерезанные головки сперматозоидов, 10 – остаточная цитоплазма цитофора (по Базитов, Ляпкало, 1982).

После первого деления созревания сперматоциты 1-го порядка превращаются в сперматоциты 2-го порядка, а они, после второго мейотического деления, становятся сперматидами. Все это приводит к тому, что количество клеток в цитофорах увеличивается сначала до 32, а затем и до 64 штук. Стадия спермиогенеза, т.е. превращение сперматид в сперматозоиды, сильно растянута во времени. И как следствие этого, в каждом семеннике содержится большое количество цитофоров с формирующимися спермиями. Созревшие сперматозоиды покидают цитофоры и выходят в полость семенника, собранными в хорошо заметные пучки (Рис. 26, 7). Длина спермиев достигает 85 мкм, при длине головки 37-40 мкм. Остаточная цитоплазма цитофоров (Рис. 26, 10) вскоре лизируется.

Авторы приводят данные о последовательности нарастания числа клеток в цитофорах других представителей плоских червей. Оказалось, что у стробилированных цестод, моногеней и амфилинид цитофоры формируют 16

первичных сперматоцитов и результатом двух последовательных делений созревания являются 64 сперматиды (16; 32; 64). Из этого постоянства полностью выпадают кариофиллиды и трематоды. У первых сперматогенез обычно протекает по схеме 20, 40, 80, а у вторых – 8, 16, 32.

Электронно-микроскопическое изучение сперматогенеза у *G. urna* и *G. parvispinosa* (Хуландер, 1989) дало достаточно полное представление о тонком строении зрелых спермиев гирокотилид.

Сформированный сперматозоид (Рис. 27) несет в себе продолговатое ядро, несколько митохондрий в передней части, два инкорпорированных жгутика с аксонемой 9+1 и около 25 кортикальных микротрубочек, расположенных в виде двух полуколец, не достигающих аксонем. Передняя часть ядра кажется более электронноплотной, чем задняя. Диаметр митохондрий, в которых кристы почти не просматриваются, на поперечных срезах не превышает 500 нм. Диаметр микротрубочек варьирует в пределах 5 – 20 нм.

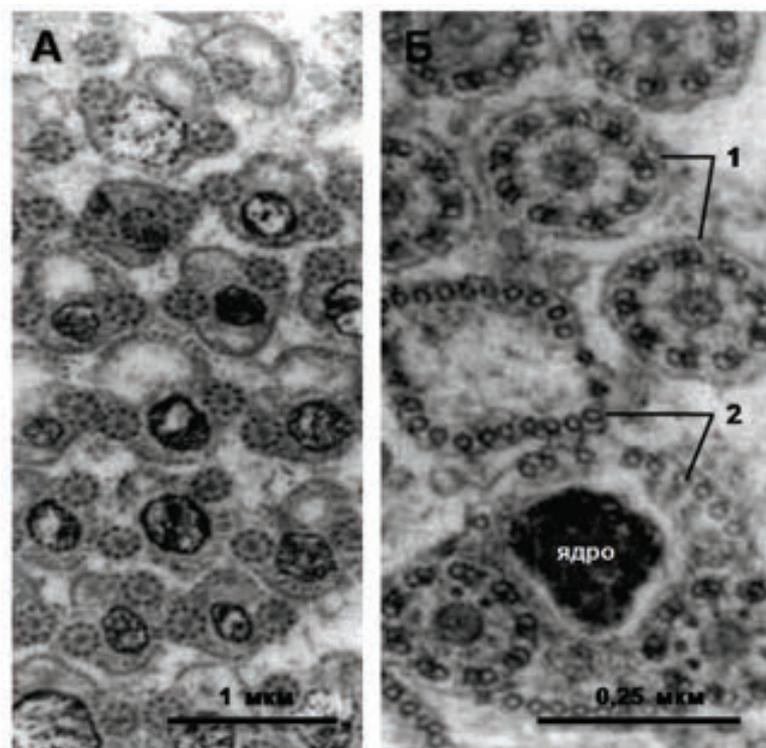


Рис. 27. Ультратонкое строение сперматозоидов *Gyrocotyle urna* (поперечное сечение). Хорошо видны пары инкорпорированных жгутиков. Условные обозначения: 1 – аксонемы, 2 – кортикальные микротрубочки (по Хуландер, 1989).

От каждого семенника отходят семенные каналцы, сливающиеся затем в один общий канал – семяпровод. Конечная часть семяпровода превращена в совокупительный орган – циррус, снабженный многочисленными мелкими крючьями.

При совокуплении с другими особями циррус способен выворачиваться через мужское половое отверстие, расположенное на брюшной стороне червей.

Было отмечено, что при помещении живых червей в морскую воду, они могут удерживать друг друга мощными передними присосками (acetabulum) (Кооровитц, 1973, Williams et al., 1987). Сделано предположение, что именно такие активные действия могут предшествовать спариванию. Для передачи спермы в такой ситуации есть все возможности. Расположение отверстия вагины и пениальной поры на противоположных сторонах тела способствует взаимной передаче семенного материала. Допускается и возможность самооплодотворения (Williams et. al., 1987).

Представление о взаимном пространственном расположении и некоторых деталях строения полового аппарата гирокотилид в области половых отверстий дает ниже приведенный рисунок из прекрасной монографии Э.Уотсон (Watson, 1911).

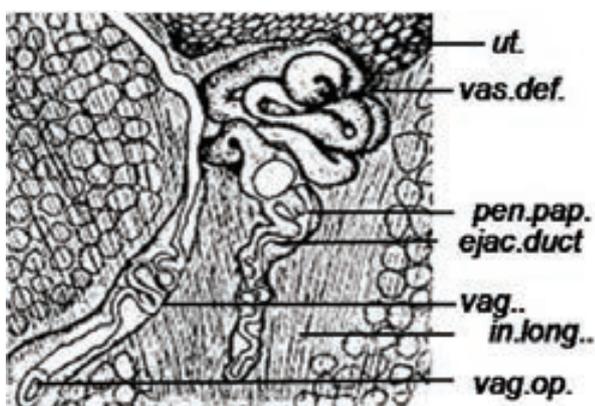


Рис. 28. Пространственное расположение элементов копулятивного аппарата гирокотилиды *Gyrocotyle fimbriata*.

Рисунок с брюшной стороны (из Watson, 1911. Сохранены условные обозначения автора).

Условные обозначения: ut – матка, vas. def. – семявыносящий проток, pen.pap. – папилла пениса, ejac. duct – эякуляционный канал, vag. – вагина. in. long. – продольная мускулатура, vag. op. – отверстие вагины.

### 3. СТРОЕНИЕ ЛИЧИНОК ГИРОКОТИЛИД – ЛИКОФОР

#### 3.1. Кожно-мышечный мешок

После вылупления из яйца личинки гирокотилид длиной 0,3-0,5 мм активно плавают в воде около 12 часов. Постепенно двигательная активность ликофор снижается и через 24 часа большинство из них погибает.

Тело личинок гирокотилид покрыто синцитиальным ресничным эпителием толщиной от 520 до 1100 нм, в котором не обнаружено присутствия ядер. Эта особенность является отличительной чертой (апоморфием) всех гирокотилид. Свободной от ресничек остается лишь каудальная полость личинок, из которой торчат её крючья. Между ресничками располагаются микровилли длиной 250 нм. Реснички и микровилли наиболее многочисленны в передней части тела ликофор (Рис. 29).

Каждая из ресничек (аксонема 9+2) длиной 10 мкм закреплена в эпителии с помощью короткого (160 нм) базального тельца. От него отходит всего один заостренный корешок длиной 2.2 мкм с хорошо заметным внутренним просветом. На концах корешки имеют исчерченность с периодом 40 нм.

В цитоплазме эпителия повсеместно встречаются различные по строению ограниченные мембранами гранулы, митохондрии с матриксом малой электронной плотности, мультиламеллярные тельца и капли липидов. Не обнаружено диктиосом комплекса Гольджи и каналов эндоплазматической сети. Последнее обстоятельство указывает на то, что в эпителии ликофор в период их свободного плавания активность биосинтетических процессов резко угасает.

Между эпителием и туловищной мускулатурой располагается межклеточное пространство шириной 25-85 нм, в котором находит свое место базальная пластинка толщиной 15-25 нм, лишенная фибриллярного слоя. Здесь же разбросаны фрагменты зачатков клеток неодермиса, часто связанные с эпителием плотными контактами («tight junctions»). Ширина межклеточного

пространства в этих участках уменьшается до 6.5 нм. Формирующиеся клетки будущего неодермиса характерны для всех личинок Neodermata. Однако, только у гирокотилид, амфилинид и близких им цестод фрагменты этих клеток не встраиваются в покровный эпителий (Рис. 30).

Ниже располагаются слои кольцевой и продольной мускулатуры. В общей сложности удалось выделить 26 продольных и 41-42 кольцевых тяжей мускулатуры. В некоторых участках тела личинок последние оказываются погруженными в инвагинации цитоплазматической мембраны эпителия. Специальный комплекс мускулатуры связан с личиночными крючьями. Вся мускулатура не имеет какой-либо исчерченности. Ядра мышечных клеток не превышают в диаметре 3.5 мкм. Присутствия ядрышек в них не отмечено (Хуландер, 1987 б).

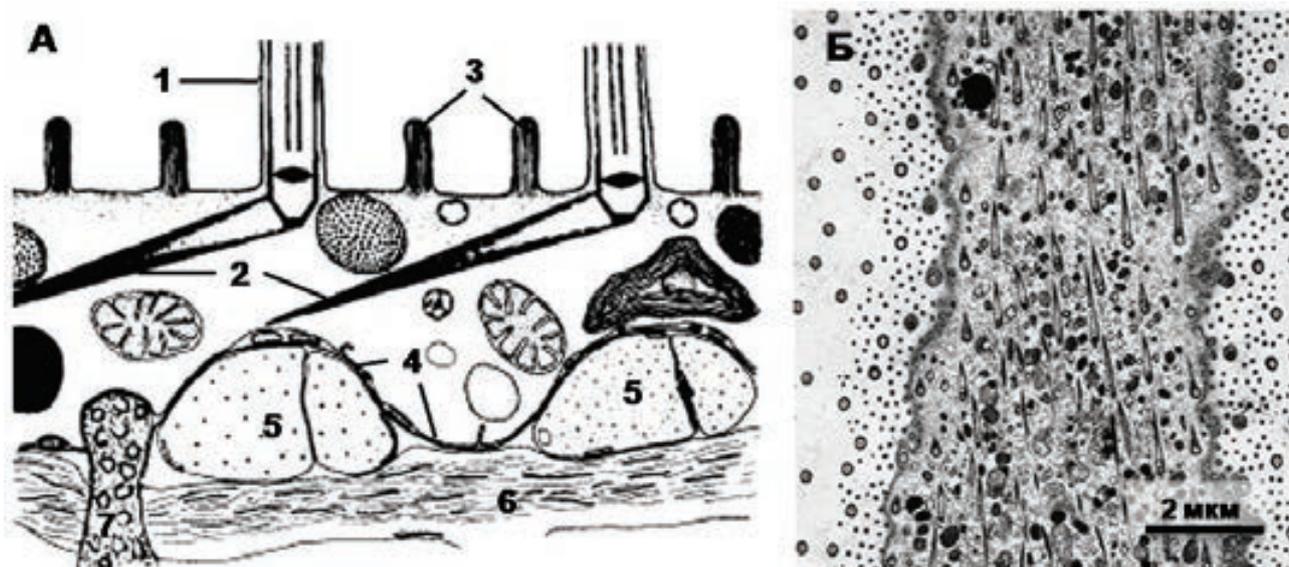


Рис. 29. Покровный эпителий ликофоры *Gyrocotyle urna*.

А – схема строения, Б – тангентальный срез эпителия. Хорошо видны остроконечные корешки ресничек.

Условные обозначения: 1 – локомоторная ресничка, 2 – корешок реснички, 3 – микровилли, 4 – базальная пластинка, 5 – кольцевая мускулатура, 6 – продольная мускулатура, 7 – отросток клетки неодермиса (по Хуландер, 1987 б).

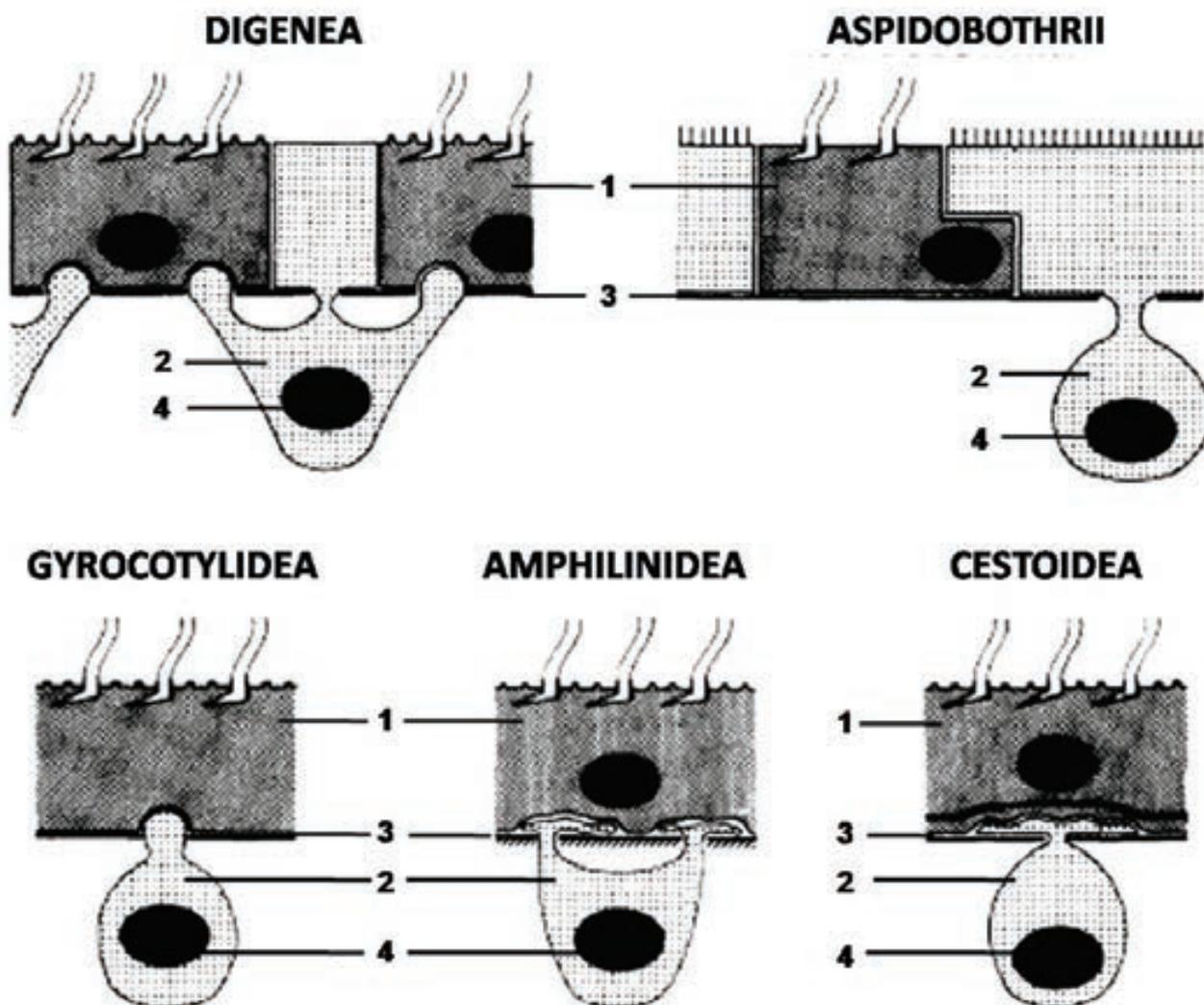


Рис. 30. Взаимное пространственное расположение клеток эпидермиса (1) и зачатков клеток неодермиса (2) у личинок различных Neodermata.

Реконструкции W. Xylander (1987 б) по работам Wilson (1969): Digenea; Rohde (1972) и Ehlers(1985 ): Aspidobothrii; Rohde and Georgi (1983): Amphilinidea; Crammeltvedt (1973) и Lumsden et al., (1974): Cestoidea.

Условные обозначения: 1 – клетки эпидермиса, 2 – зачатки клеток неодермиса, 3 – базальная пластинка, 4 – ядра клеток.

### 3.2. Секреторные железы

Значительный объем в теле личинок гирокотилид занимают одноклеточные секреторные железы. Продукты их секреции обеспечивают надежную фиксацию (адгезию) личинок на теле атакованного хозяина (Whittington, Cribb, 2001), помогают проникнуть через его покровы, оберегают от чужеродных энзимов и фагоцитарных клеток, создают возможность передвижения в теле хозяина за счет частичного лизиса его тканей (Manter, 1951).

У ликофор *Gyrocotyle urna* обнаружено четыре пары секреторных желез, отличающихся друг от друга расположением, ультраструктурой секреторных пузырьков и строением выделительных пор (Хуландер, 1990).

Ядросодержащие участки секреторных клеток располагаются на границе середины и задней трети тела личинок. Сформированные здесь секреторные везикулы транспортируются по цитоплазме вытянутых клеток, как по своеобразным выводным протокам. Две пары таких «протоков» проходят дорзально, а две вентрально относительно мозга личинок (Рис. 31). Каждая пара секреторных клеток формирует один из четырех типов секреторных везикул. Среди них: 1) везикулы, содержащие овальные «полосатые» гранулы длиной около 340 нм и шириной 170 нм, заполненные материалом средней электронной плотности с периодом исчерченности 40 нм (Рис; 31, Б); 2) пузырьки диаметром 230 нм, заполненные аморфным электронно-плотным материалом (Рис. 31, В); 3) пузырьки, содержащие гранулы средней электронной плотности диаметром 500 нм; 4) пузырьки, заполненные гомогенными электронно-плотными гранулами диаметром 400 нм (Рис.31,Д).

Секреторные везикулы высвобождают свое содержимое через восемь отверстий (пор), расположенных на переднем конце тела. В строении выделительных пор отмечены как частные, так и общие особенности.

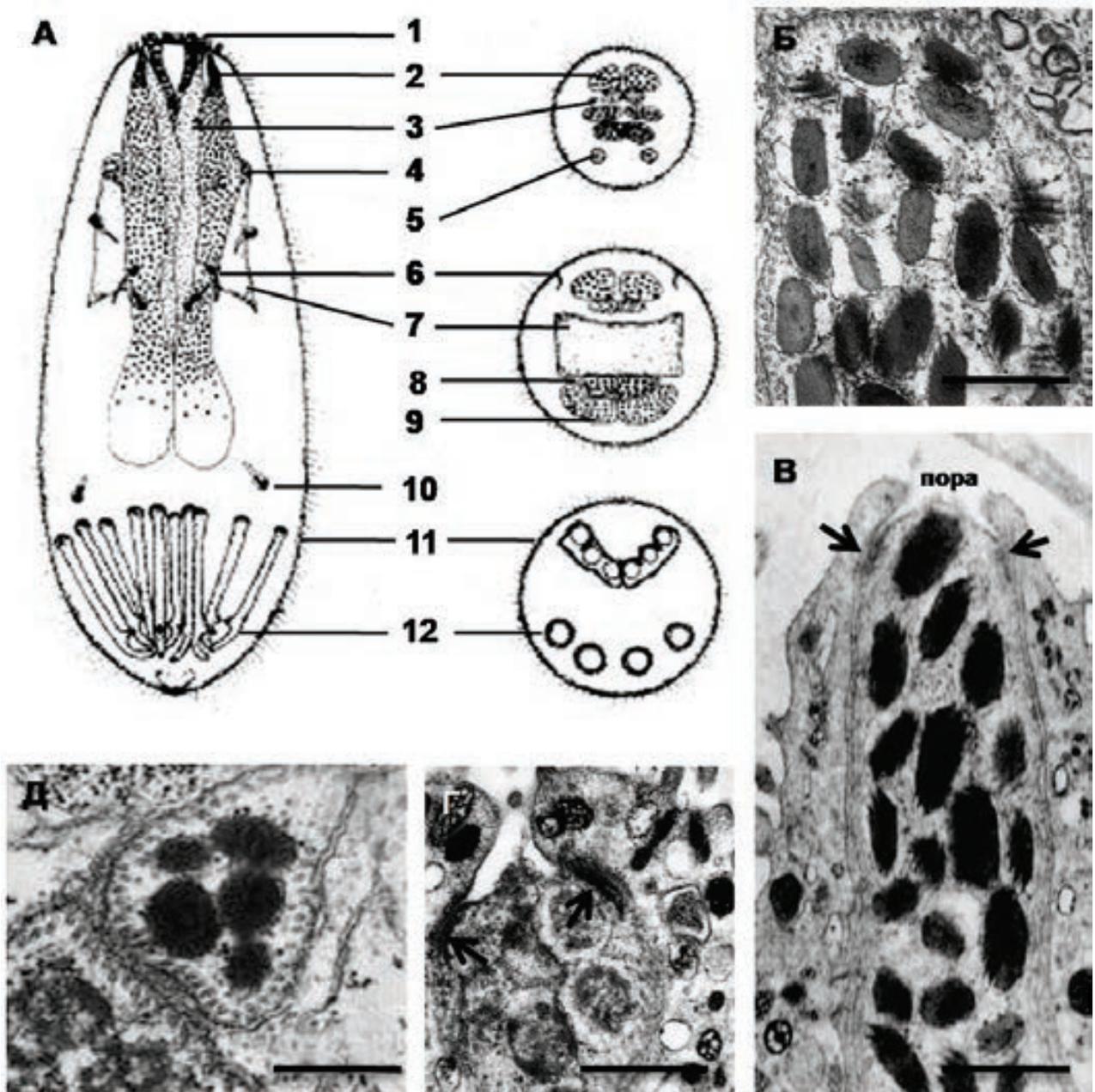


Рис. 31. Секреторная система ликофоры *Gyrocotyle urna*.

А - схематическая реконструкция личинки; Б - секреторные везикулы 1-го типа; В - секреторные гранулы 1-го типа рядом с выделительной порой; Г - выделительная пора везикул 2-го типа; Д - везикулы 4-го типа поблизости от выделительной поры. Стрелками показаны септированные десмосомы. Условные обозначения: 1 - выделительные поры секреторных желез, 2 - секреторная клетка с везикулами 1-го типа, 3 - секреторная клетка с везикулами 2-го типа, 4 - фоторецептор, 5 - нервные стволы, 6 - поры протонефридия, 7 - мозг, 8 - участок секреторной клетки с везикулами 3-го типа, 9 - участок секреторной клетки с везикулами 4-го типа, 10 - терминальная клетка протонефридия, 11 - покровный эпителий, 12 - личиночные крючья (по Хуландер, 1990).

Выделительные поры гранул 1-го типа открываются на самом переднем участке тела на вершине небольших, длиной 1.8 мкм, выростах покровного эпителия (Рис. 31, В). Отверстия всех других пор погружены в эпителий на глубину до 250-350 нм (Рис. 31, Г). В непосредственной близости от выделительных пор в цитоплазме всех секреторных клеток с внутренней стороны плазматической мембраны располагается кольцо из параллельно ориентированных микротрубочек с расстоянием одна от другой 25-35 нм (Рис. 31, Д). Все поры секреторных клеток закреплены в эпителии личинок кольцами из септированных десмосом.

У свободно плавающих личинок поры закрыты мембраной, отделяющей секреторные гранулы от внешней среды. Вокруг пор располагаются многочисленные сенсорные образования.

### 3.3. Крючья и каудальная полость

На заднем конце тела личинок располагаются диск (церкомер), несущий 10 крючьев. Все они построены одинаково и мало отличаются друг от друга по величине. Эту особенность не хочется оставить без внимания. Дело в том, что у других церкомероморфных червей, которых обычно рассматривают в качестве близких родственников гирокотилид, личинки обладают набором крючьев не одинаковых по внешнему виду и размерам (Рис.32).



Рис. 32. Внешний вид и размеры личиночных крючьев *Gyrocotyle urna* (a1-a2) и амфилинид *Gephyrolina paragonopora* (b1-b4) и *Amphilina foliacea* (c1-c8). (по Malmberg, 1974).

Крючья гирокотилид имеют форму серпа. Длина рукоятки или равна, или чуть длиннее лезвия. В ходе эмбриогенеза крючья формируются в особых клетках, названных онкобластов. По завершении процесса, ручки крючьев остаются связанными с остатками этих клеток (Рис. 33), которые закреплены в окружении сопутствующих клеток септированными десмосомами. В свою очередь, сопутствующие клетки такими же десмосомами связаны с эпителием, выстилающим каудальную полость. Реснички здесь отсутствуют, а во всем остальном эпителий каудальной полости похож на покров остальных участков тела личинок.

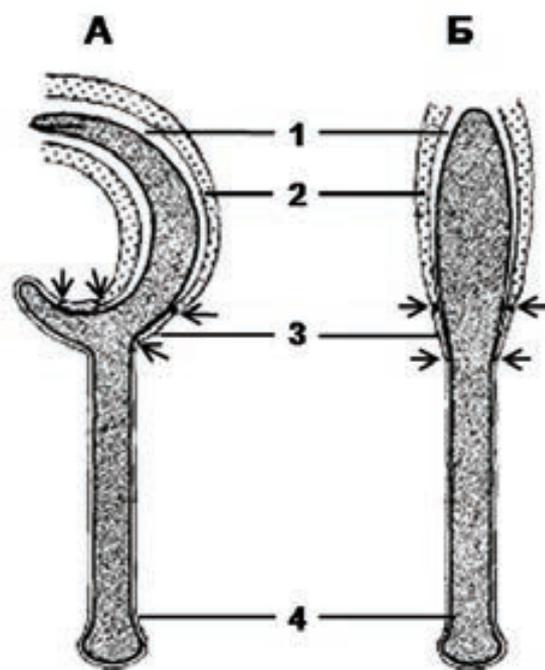


Рис. 33. Пространственная связь крючьев с окружающими тканями у ликофоры *Gyrocotyle urna* в латеральном (А) и фронтальном (Б) ракурсах.

Условные обозначения: 1 – каудальная полость, 2 – эпителий каудальной полости, 3 – первая клетка каудальной полости, 4 – онкобласт. Стрелками указаны контакты между онкобластом, первой клеткой каудальной полости и эпителием каудальной полости. (по Хуландер, 1991).

С помощью электронного микроскопа удается увидеть, что личиночные крючья являются трехслойными образованиями. Наружный слой толщиной 300-1000 нм обладает средней электронной плотностью и кажется более или менее гомогенным. За ним следует более электронно-прозрачный полый цилиндр, заполненный гранулированным и волокнистым электронно-плотным материалом.

В отдельных участках материала, формирующего наружный слой, отмечены электронно-плотные вставки (Рис. 34), которые, вероятно,

цементируют конструкцию крючьев. Движение крючьев обеспечивает целый комплекс специализированной мускулатуры.

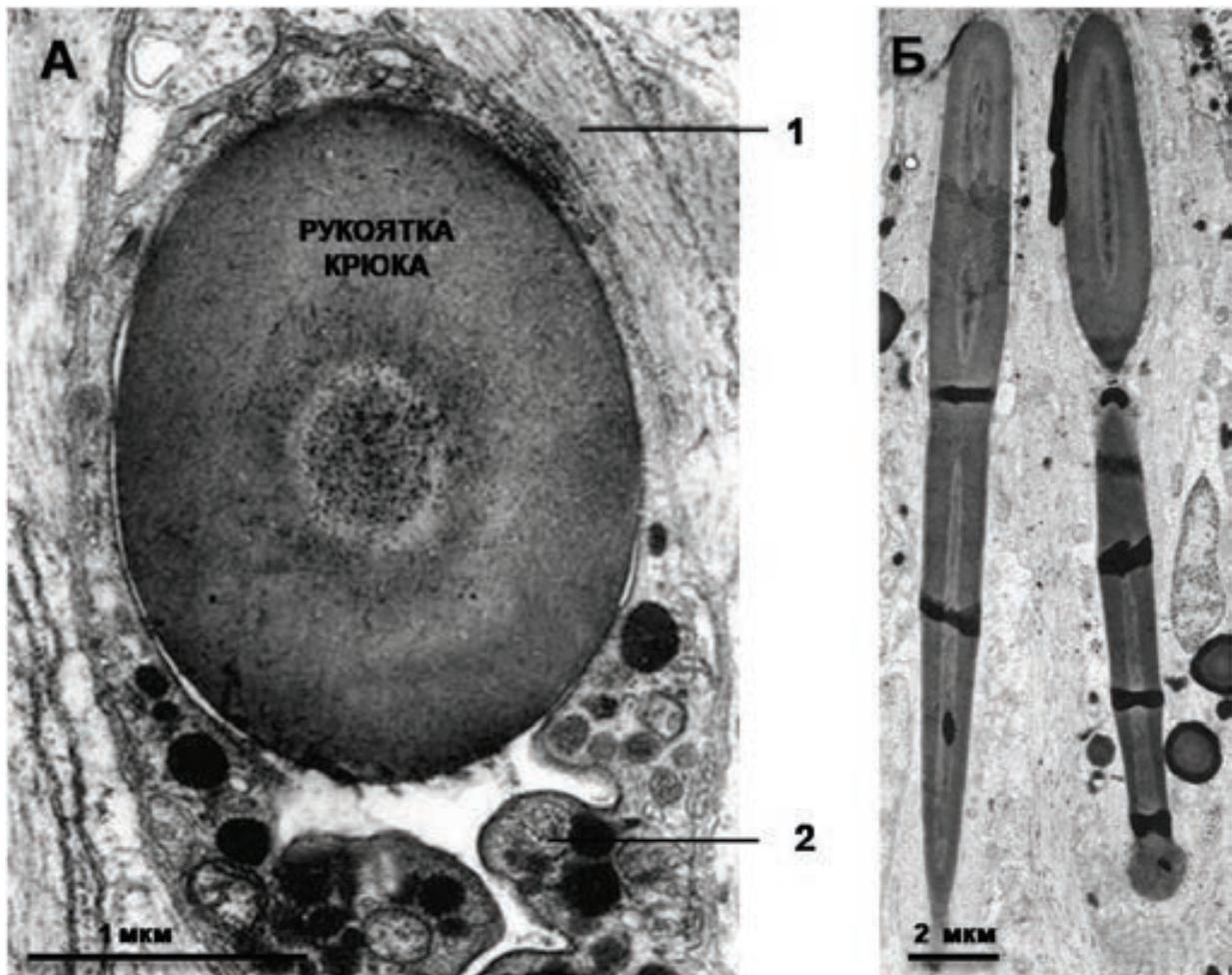


Рис. 34. Поперечный (А) и продольный (Б) срезы крючьев ликофоры *Gyrocotyle urna*.

Условные обозначения: 1 – базальная пластинка, 2 – эпителиальная клетка каудальной полости (по Хуландер, 1991).

Первые признаки формирования крючьев проявляются на 34-41 день эмбрионального развития (Рис. 35). Располагаются эти образования двумя рядами. В вентральном ряду их - 4, а в дорзальном - 5. Длина полностью сформированных крючьев 18-20 мкм, ширина - лезвия 2.5 мкм, рукоятки 780 нм.

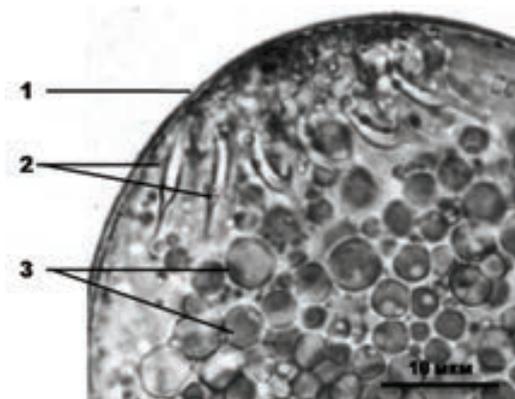


Рис. 35. Личинка гирокотилиды *Gyrocotyle urna* под оболочкой яйца на 41 день эмбрионального развития.

Условные обозначения: 1 – оболочка яйца, 2 – личиночные крючья, 3 – капли липидов. (по Xylander, 1991).

### 3.4. Нервная система и рецепторы ликофор

Всего лишь несколько работ содержат сведения о строении нервной системы личинок гирокотилид. Все они выполнены с использованием электронной микроскопии и принадлежат перу одного автора. Им является Вилли Ксиландер. А ликофоры, как и следовало ожидать, принадлежат хорошо знакомому автору виду – *Gyrocotyle urna*.

В работах описано строение мозга личинок гирокотилиды, восьми видов чувствительных образований, приведена краткая информация о продольных нервных стволах (Xylander, 1984, 1986, 1987 в), Пять видов рецепторов залегают внутри эпидермиса. Все они снабжены ресничкой, которая, в той или иной степени выходя за пределы покрова, контактирует с внешней средой (Рис. 36). Подчеркнуто, что отсутствие мультициллиарных рецепторов является характерной особенностью покровов гирокотилид.

Рецепторы 1-го типа, расположенные в эпидермисе на глубине от 100 до 500 нм ниже его поверхности, обнаружены по всему телу ликофор. Похожие по конструкции рецепторы 2-го типа (с глубиной погружения в эпидермис до 500 нм) встречены лишь на переднем конце личинок. Здесь же (ниже поверхности тела на 600 нм) залегают и рецепторы 5-го типа. Рецепторы 3-го типа, погруженные в эпидермис на глубину 360 нм, нашли место не только на роstralном полюсе личинок рядом с отверстиями различных секреторных желез, но и в задней полости тела, вместившей в себя личиночные крючья.

Проксимально по отношению к рецепторам 6-го типа располагаются глубоко погруженные (до 850 нм) рецепторные окончания 4-го типа, снабженные ресничкой необычной формы, которая проходит к поверхности тела через обширную полость со складчатыми стенками (Рис. 36, В).

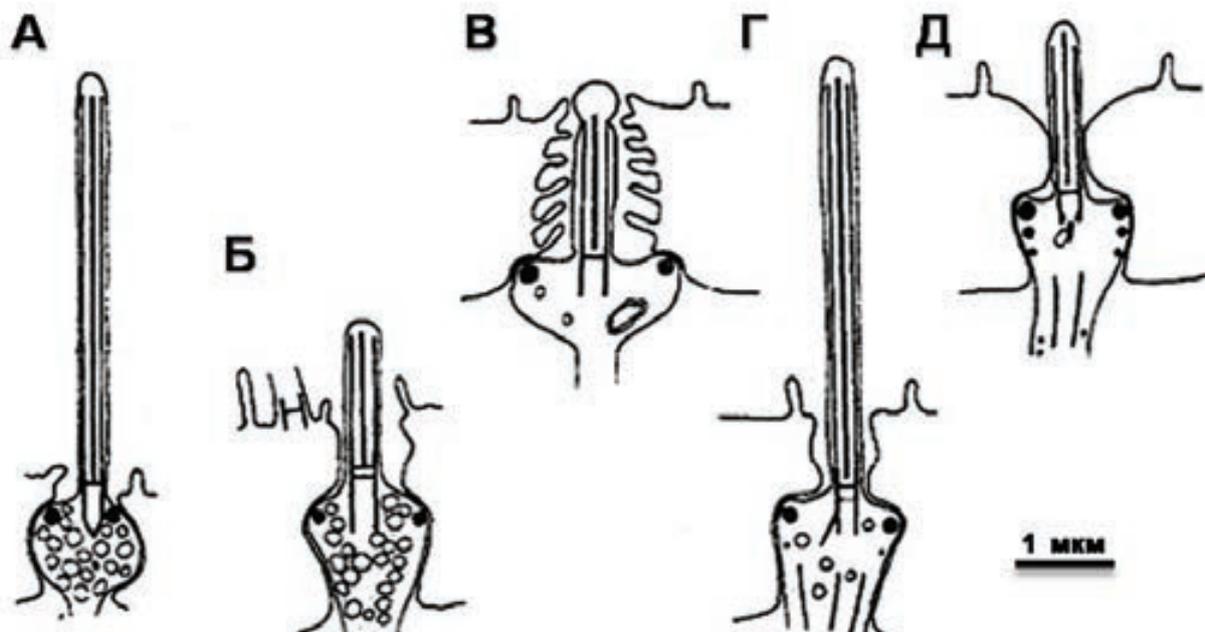


Рис. 36. Схемы строения рецепторов эпителия ликофоры *Gyrocotyle urna*.

А – рецептор 1-го типа, Б – рецептор 2-го типа, В – рецептор 4-го типа, Г - рецептор 3-го типа, Д – рецептор 5-го типа. (по Хуландер, 1987 в). Структуры, заполняющие нервные окончания, обозначены на схеме строения рецепторов взрослых червей (см. Рис. 11. А, Б, В).

Два из восьми обнаруженных рецепторов (рецепторы 6 и 7 типов) получили интраэпителиальное положение, без контакта с поверхностью личинок. Как те, так и другие – не имеют ресничек, или, как более емко подметил эту особенность организации, описавший их автор (W. Хуландер), - они полностью лишены сенсорной аксонемы.

Рецепторы 6-го типа расположены на переднем конце личинок и залегают по бокам (латерально) отверстий протоков желез, продуцирующих «полосатые» секреторные гранулы. Характерными признаками этого типа рецепторов являются хорошо развитый исчерченный ресничный корешок и две

пары электронно-плотных воротничков. Подстиляется бульбовидное расширение рецептора базальной пластинкой (Рис. 37).

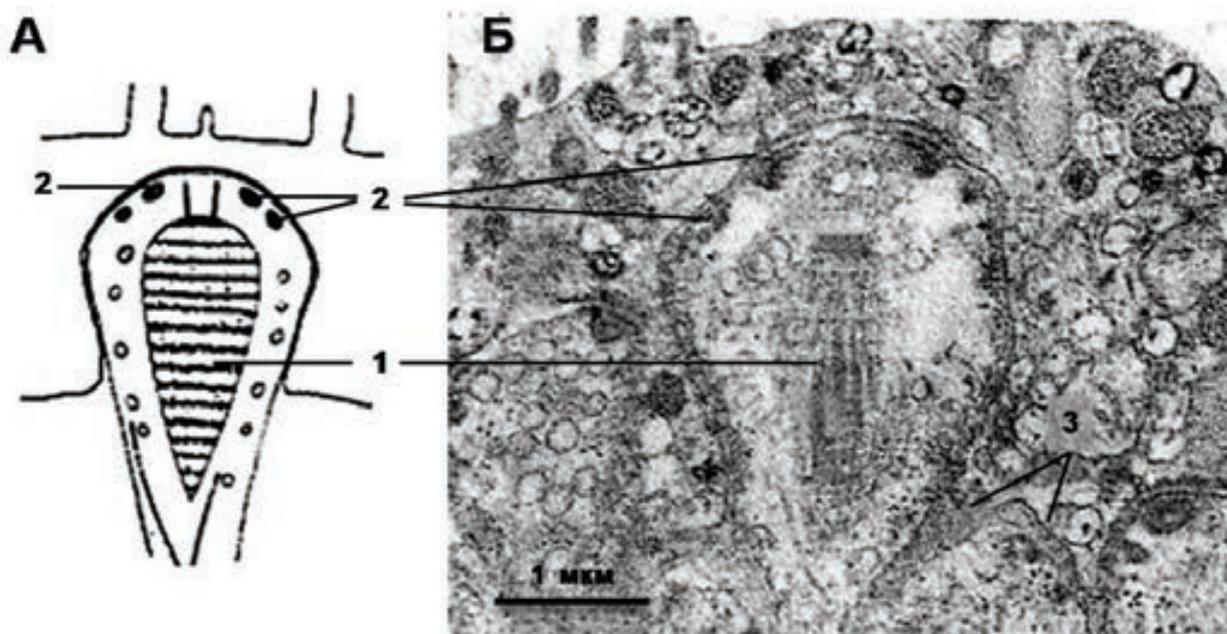


Рис. 37. Схема строения (А) и электроннограмма (Б) рецепторов 6-го типа гирокотилиды *Gyrocotyle urna*.

Условные обозначения: 1 – ресничный корешок; 2 – электронно-плотные воротнички; 3 – базальная пластинка (по Xylander, 1987 в).

Второй вид интраэпителиальных рецепторов (рецепторы 7 типа) присутствует в различных частях тела личинок. Две пары этих рецепторов расположены на переднем конце личинок рядом с отверстиями протоков секреторных желез. Рецепторы имеют весьма большие размеры (2,4 x 1,2 мкм), а глубина залегания их в эпителии не велика – всего лишь 200 нм от поверхности. Заметной особенностью строения рецепторов этого типа являются глубокие инвагинации базальной пластинки эпителия, пронизывающие их электронно-плотное содержимое (Рис. 38).

Обращает на себя внимание обязательное присутствие в рецепторах, так называемых электронно-плотных воротничков. Высказано мнение, что наличие этих структур в чувствительных окончаниях является аутапоморфией всех Neodermata (Ehlers, 1985).

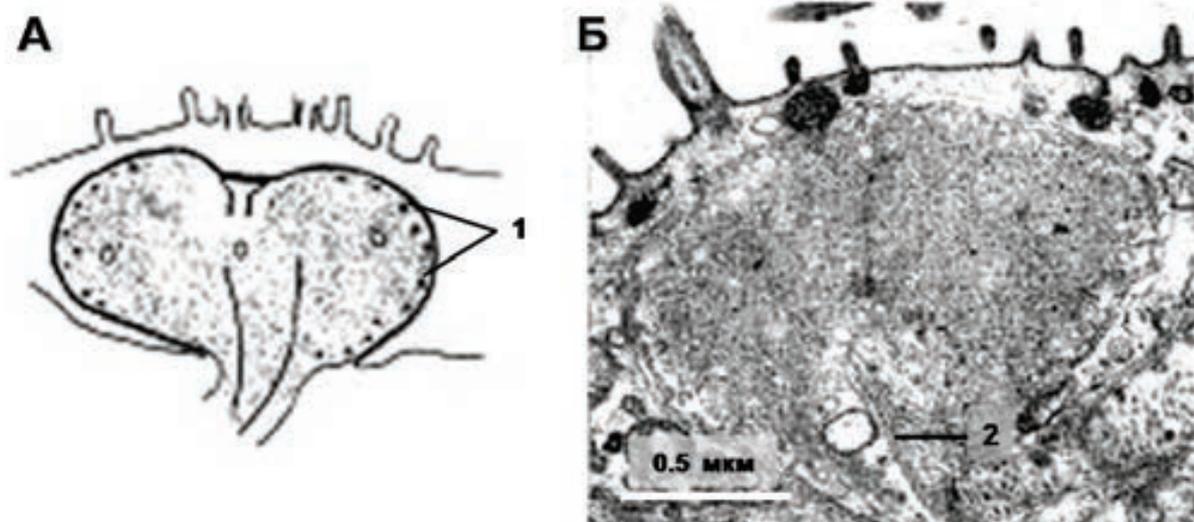


Рис. 38. Схема строения (А) и электроннограмма (Б) рецепторов 7-го типа гирокотилиды *Gyrocotyle urna*.

Условные обозначения: 1 – электронно-плотные воротнички; 2 – базальная пластинка (по Хуландер, 1987 в).

В литературе выводы о функциональной специфике моноциллиарных рецепторов свободно живущих и паразитических плоских червей, основывающиеся на морфологических данных, всегда отличаются особой осторожностью. И все же можно предположить, что рецепторы 1 типа, разбросанные по всему телу личинок гирокотилид, обладая длинными, заметно выступающими над поверхностью тела ресничками, имеют прямое отношение к регуляции ресничного биения покровов ликофор, а значит и контролю за их плаванием по выходе из яичевой скорлупы. Рецепторы 3-го типа, расположенные на переднем и заднем концах тела ликофор, скорее всего, являются тангорецепторами, обеспечивающими надежный контакт с предполагаемыми хозяевами. Рецепторы с короткими ресничками, углубленные в толщу эпидермиса (2, 4 и 5 типы), вероятнее всего выполняют функции хемо- и механо- анализаторов. Менее определенной кажется роль чувствительных образований лишенных ресничек и погруженных в эпителий.

И, тем не менее, в свете имеющихся литературных данных, чувствительные окончания 6-го типа можно отнести к проприорецепторам, реагирующим на изменения положения тела личинок в пространстве, а

структуры 7-го типа к промежуточным стадиям формирования более сложных рецепторных образований.

На этом перечень рецепторов у изученной ликофоры не исчерпывается. В передней части личинок на глубине около 4 мкм от поверхности тела обнаружена пара пластинчатых (ламеллярных) тел, наделенные функцией фоторецепторов (Хуландер, 1984). Они не имеют ни пигментной выстилки, ни связи с поверхностью тела. Каждое из них образовано одной специализированной клеткой. Пластинки являются выростами мембран 15 ресничек, погруженных в её полость. Каждая пластинка дает несколько уплощенных веточек, принимающих вид многослойных завитков (Рис. 39).

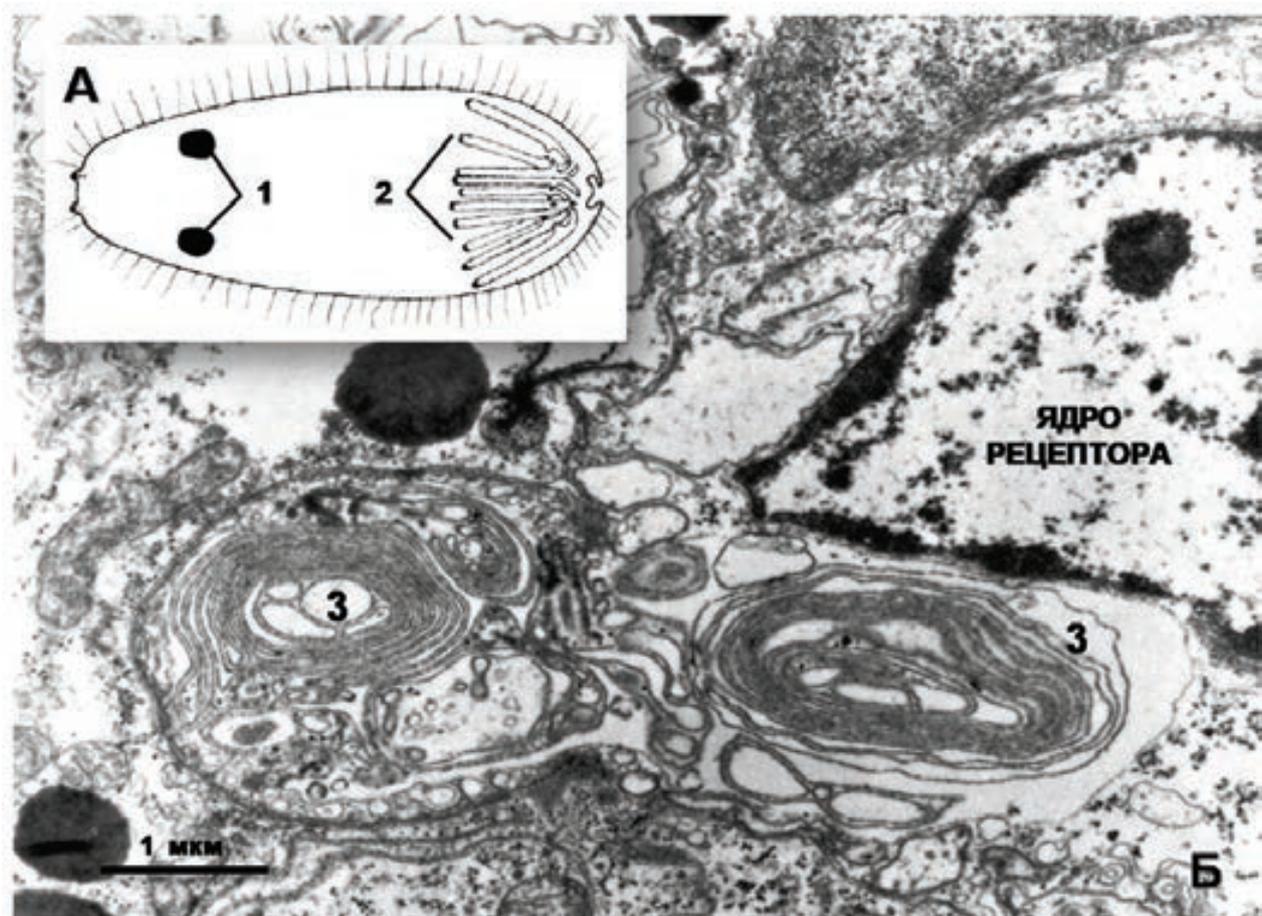


Рис. 39. Пластинчатые образования, предположительно являющиеся фоторецепторами личинок *Gyrocotyle urna*.

А – схема местоположения ламеллярных структур. Б – участок многоресничного рецептора.

Условные обозначения: 1 – ламеллярные структуры; 2 – личиночные крючья; 3 – пластинчатые тельца (по Хуландер, 1984).

Субэпителиальные многоресничные пластинчатые структуры не редкость для плоских червей. Если брать только паразитических Plathelminthes, то оказывается, что пластинчатые тельца гирокотилид более похожи на подобные образования онкомирацидиев моногеней (Lyons, 1972, 1973), чем на ламеллярные структуры различных личиночных стадий дигенетических сосальщиков (Wilson, 1970, Brooker, 1972, Short and Gagne, 1975). Это проявляется не только в более мощном развитии пластинчатых образований у первых, но и в строении аксоном ресничек мультициллиарных клеток. У дигеней формула аксоном, за редким исключением, - 9+0, а у гирокотилид и моногеней – 9+2.

Церебральный ганглий (мозг) ликофоры *Gyrocotyle urna* имеет вид подушки (Рис. 31, А) длиной 18 и шириной 27 мкм. Он располагается несколько впереди от базальной пластинки, отделяющей первую треть тела личинки от второй. Центр мозга занят нейропилем, по периферии которого размещаются нервные клетки (Рис. 40, А). Значительный объем в телах нейронов занимают ядра обычно неопределенной формы и длиной 4-5 мкм. Нуклеоплазма богата хроматином, расположенным, как правило, пристеночно. В цитоплазме нервных клеток в изобилии встречаются свободные рибосомы, скопления каналов гранулярной эндоплазматической сети, митохондрии и гранулы гликогена. Специализированная оболочка церебрального ганглия отсутствует. Не отмечено здесь и присутствия клеток нейроглии и каких-либо миелинизированных структур.

Нейропиль сформирован десятками нервных отростков диаметром 0,24 – 0,75 мкм, многие из которых связаны друг с другом синаптическими контактами. Наиболее заметными структурами в них являются везикулы, отнесенные по величине и плотности содержимого к 5 различным типам. Наиболее многочисленными оказались пузырьки диаметром 20-30 нм, заполненные материалом средней электронной плотности. Пресинаптические мембраны кажутся сильно утолщенными из-за присутствия на них отложений электронно-плотного материала шириною до 120 нм (Рис. 40,Б).

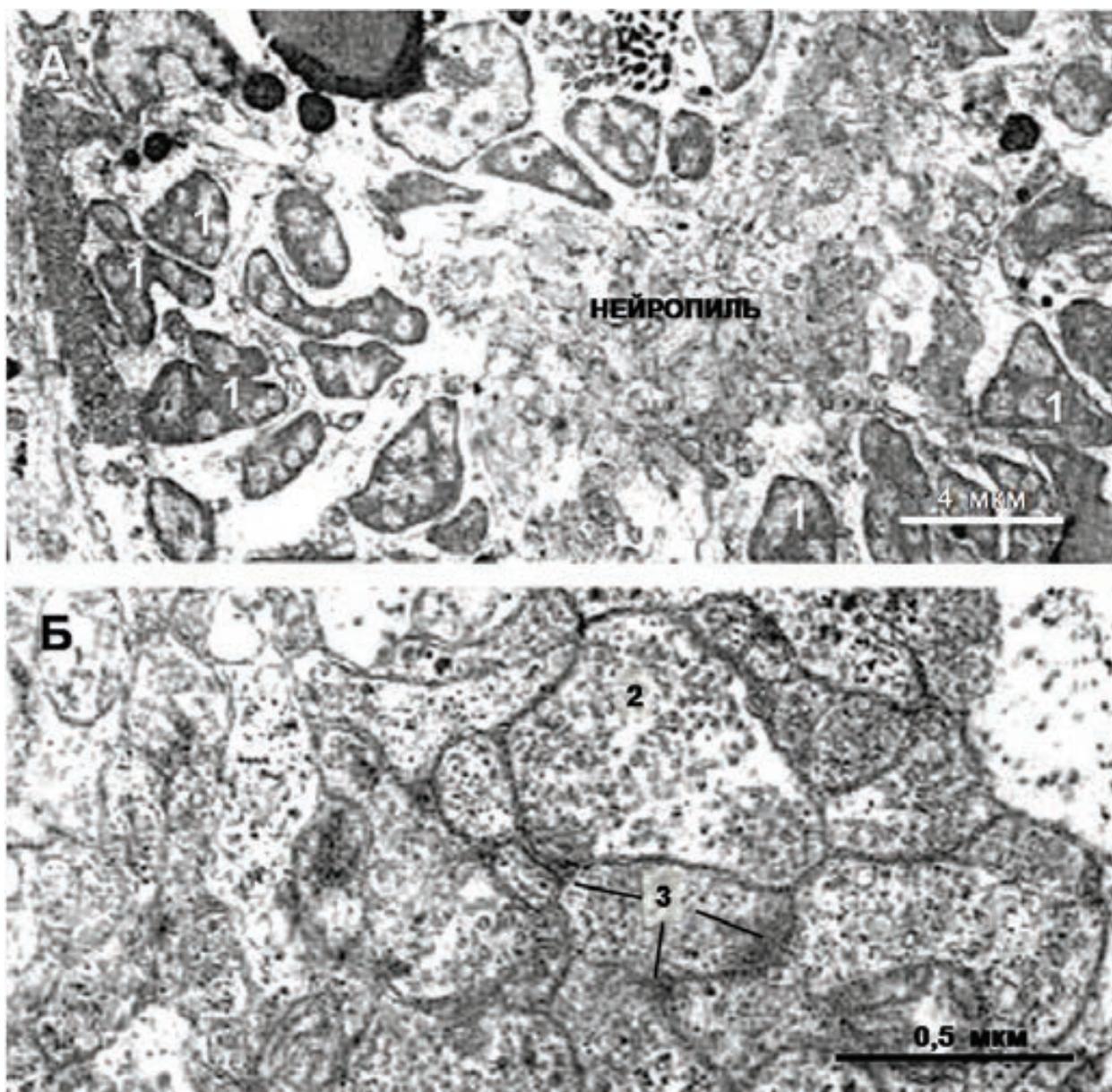


Рис. 40. Ультратонкое строение мозга личинки *Gyrocotyle urna*.

А - тонкое строение продольного срез мозга. Б – участок нейропиля. Условные обозначения: 1 – нервные клетки; 2 – синаптические пузырьки; 3 – синапсы (по Хуландер, 1987 в).

От мозга к переднему и заднему концу тела личинок тянутся по два нервных ствола шириною около 1,8 мкм, заполненных многочисленными нервными отростками – нейритами. Они несут в себе многочисленные везикулы, преимущественно - светлые пузырьки диаметром 80-115 нм, митохондрии, одиночные микротрубочки, а иногда и каналы гранулярной ЭПС.

Отдельные нейриты связаны друг с другом плотными контактами, которые отнесены автором к диктиосомам (Хуландер, 1987 в).

### 3.5. Выделительная система ликофор

Протонефридиальная система ликофоры *G. urna* состоит, по меньшей мере, из 12 клеток, среди которых: 6 терминальных клеток мерцательного пламени, 2 проксимальные и 2 дистальные каналообразующих клетки и 2 клетки, формирующие нефридиопоры (в дальнейшем «клетки нефропоры»), в передней половине тела. Все клетки, формирующие каналы протонефридиальной системы лишены ресничек. Друг с другом они связаны септированными десмосомами.

Терминальные клетки располагаются в теле личинок *Gyrocotyle* по схеме 2 x (2+2) (Malmberg, 1974; Rohde, Georgi, 1983; Хуландер, 1987 г, д) (Рис. 41).

Тело терминальной клетки имеет неправильную форму (L-shaped). Её ядро, бедное хроматином, располагается параллельно пучку ресничек мерцательного пламени, почти достигая их кончиков (Рис. 42А,43). Количество тесно расположенных ресничек в пучке невелико - от 14 до 20 штук. На поперечных срезах все они имеют гексагональную форму. Формула аксонемы 9+2. В основании каждой из них лежит базальное тельце, связанное с двойным корешком.

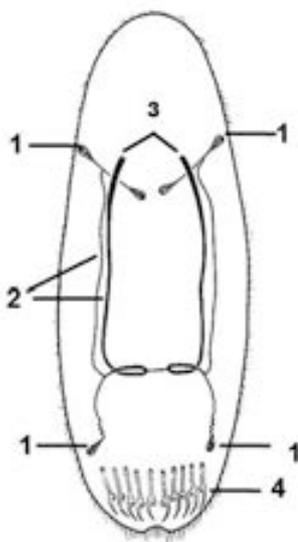


Рис. 41. Схема строения протонефридиальной системы ликофоры *Gyrocotyle urna*.

Условные обозначения: 1- клетки мерцательного пламени (циртоциты); 2 – каналы выделительной системы, образованные дистальными клетками; 3 – выделительные поры; 4 – крючья личинки (по Malmberg, 1974).

Длинный из них (300 нм) с неправильной исчерченностью расположен под углом 15 градусов к продольной оси реснички, короткий (120 нм) – под углом 45 градусов.

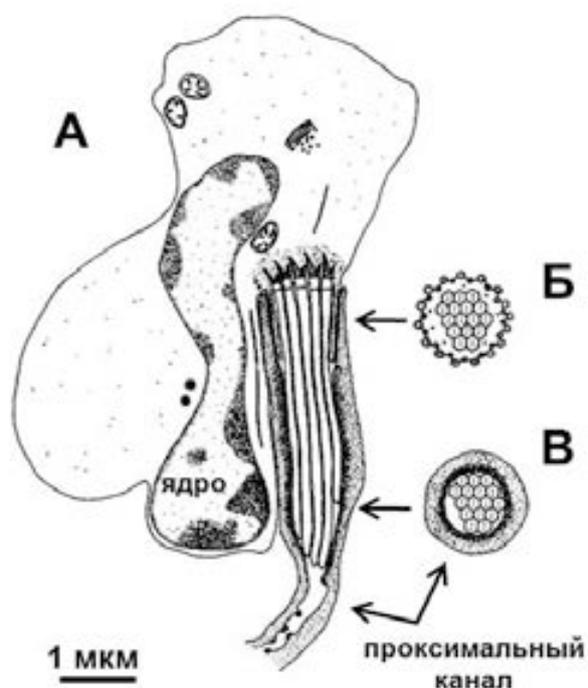


Рис. 42. Схематическая реконструкция терминальной клетки (циртоцита) и проксимального канала протонефридиальной системы ликофоры *Gyrocotyle urna*.

А – продольное сечение через терминальную клетку; Б – поперечное сечение района фильтрации (waier); В – поперечное сечение проксимального канала (по Хуландер, 1987 г).

Проксимальные клетки являются промежуточным звеном между терминальными клетками (циртоцитами) и дистальными клетками, связанными с клетками, формирующими выделительные поры (nephridiopore cells). Образованные им каналы на небольшом расстоянии от терминальных клеток делают изгиб, располагаясь параллельно поверхности тела. Здесь находит место овоидное ядро проксимальной клетки длиной около 4,7 мкм, диффузно заполненное глыбками хроматина. Количество микровиллей в просвете проксимальных каналов невелико.

Дистальные клетки имеют вид полых цилиндров длиной 15 - 20 мкм, и шириной 1.0-1.5 мкм. Большая часть клеток проходит параллельно поверхности тела червя (Рис. 41). Внутренний просвет редуцирован до узкой щели, из-за многочисленных цитоплазматических выростами длиной от 150 до 250 мкм.

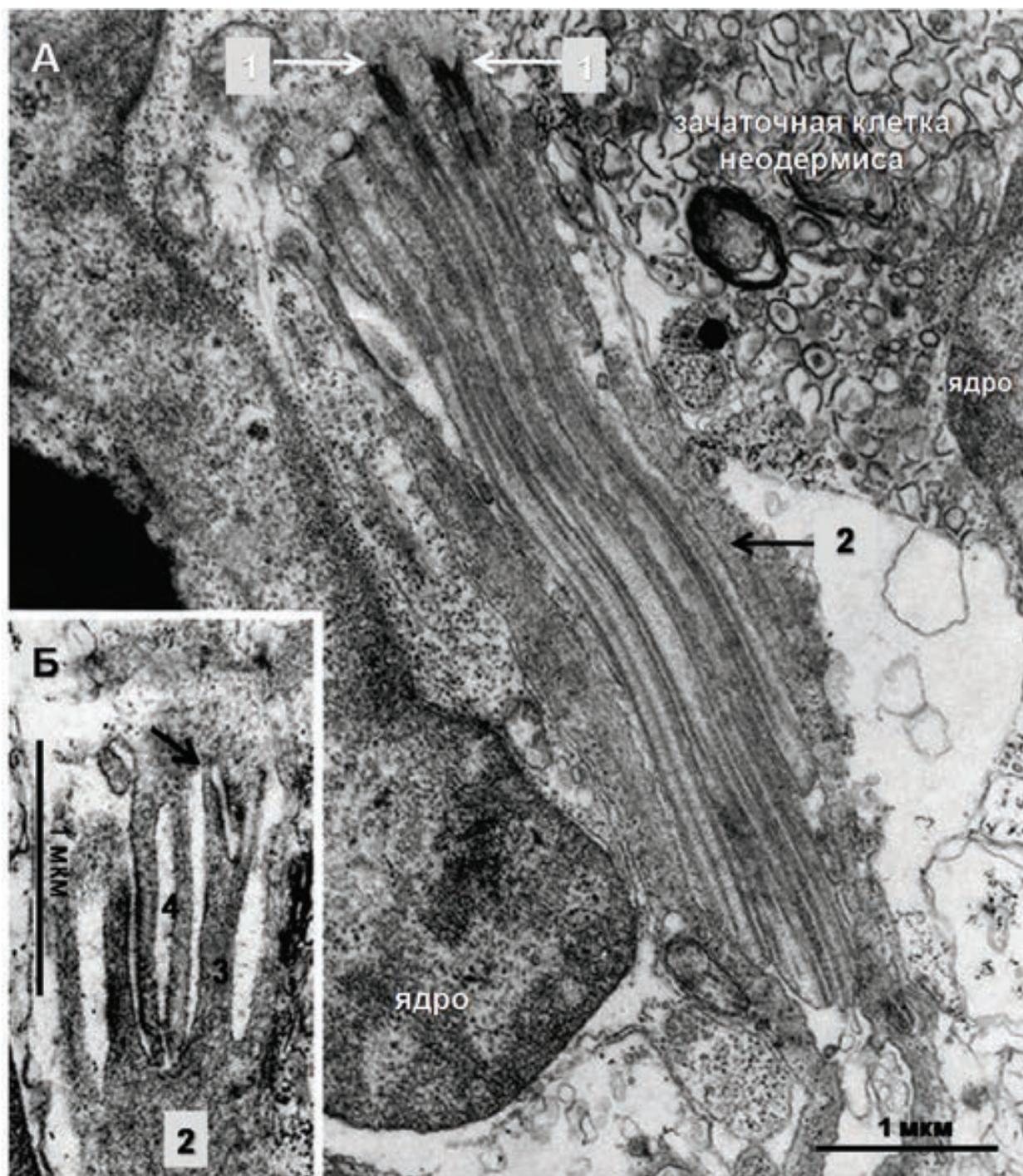


Рис. 43. Электронная микроскопия протонефридиальной системы лишайника *G. urna*.

А- продольный срез через терминальную клетку и участок проксимального канала; Б – продольный срез через периферию зоны фильтрации (weir).

Условные обозначения: 1 - раздвоенные корешки ресничек; 2 - проксимальная каналобразующая клетка; 3 – наружный и 4 - внутренние стержни аппарата фильтрации (weir). Стрелкой указан участок фильтрующей мембраны (по Хуландер, 1987 г).

Каждая дистальная каналобразующая клетка подослана уплощенным отростком клетки нефропоры, который располагается между двух ее отделов – цитоплазматическим, формирующим выделительную пору, и ядродержащим участком (тело клетки) (Рис. 44). Друг от друга клетки отделены узким межклеточным пространством (35-50 нм).

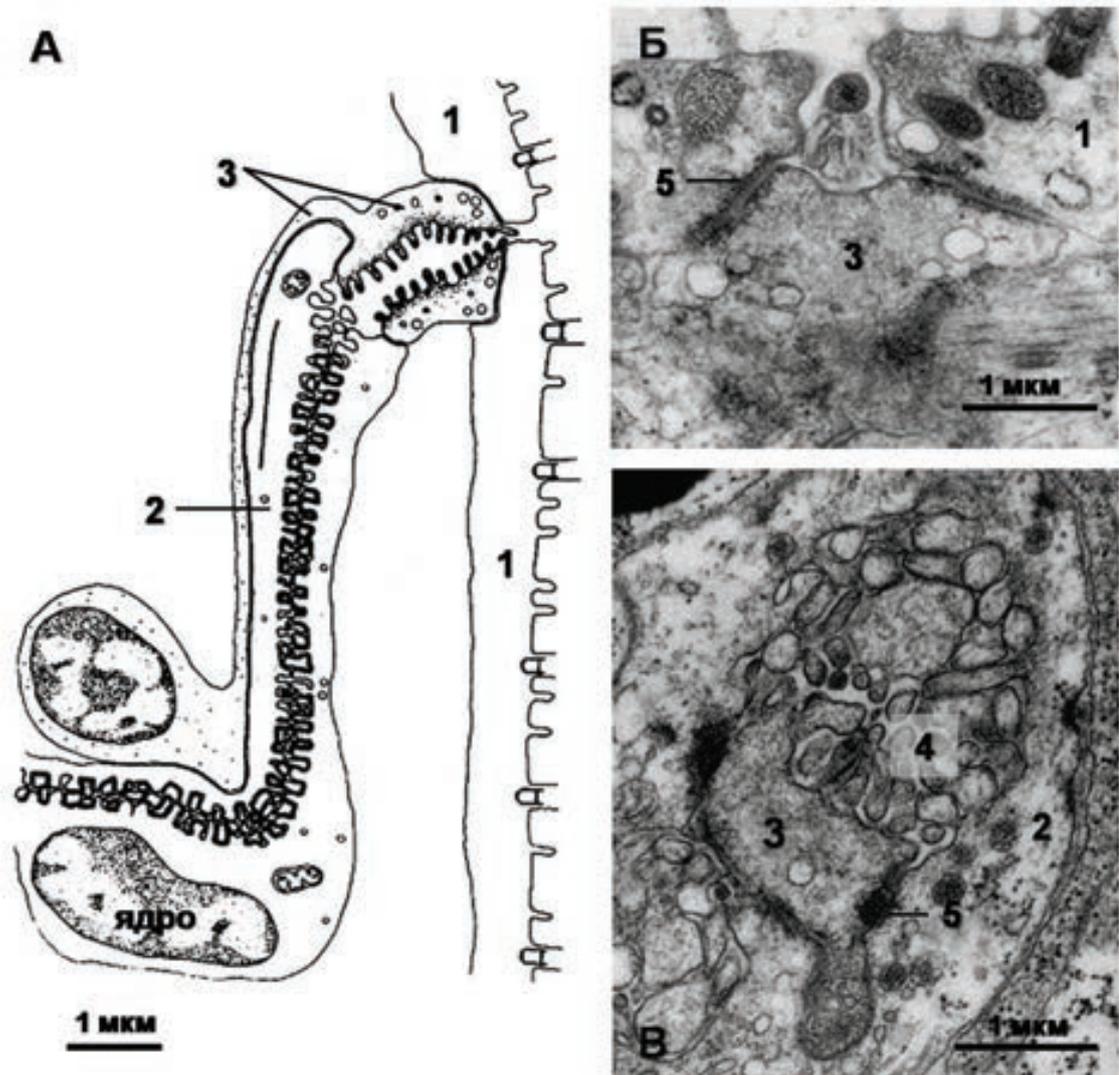


Рис. 44. Участок протонефридиальной системы ликофоры *G. urna* в области расположения выделительной поры.

А – схема строения обозначенного района; Б – нефропора и окружающий её эпидермис. Электронная микроскопия; В – продольный срез места стыковки дистальной каналобразующей клетки и клетки нефропоры. Электронная микроскопия.

Условные обозначения: 1 – эпидермис, 2 – дистальная каналобразующая клетка, 3 – клетка нефропоры, 4 – микровилли, 5 – септированные десмосомы (по Xylander, 1987 г).

Просвет дистального канала беспрепятственно переходит в просвет клетки нефридиопоры, который открывается наружу. В этом участке ширина клетки нефропоры 350-450 нм. От внутренних стенок цилиндра в просвет протока «тянутся» многочисленные микровилли правильной формы длиной 200 нм и диаметром около 60 нм. Отношение объема всех вместе взятых микровилл к объему свободному от них внутреннего просвета клетки нефропоры приблизительно 1:1. В целом, микровилли клетки нефропоры занимают значительно меньше пространства по сравнению с микровиллиями из канала, образованного дистальной клеткой. На стыке своих внутренних просветов клетки связаны кольцом септированных десмосом шириной 165 нм (Рис. 44 В).

Дистальный участок клетки, формирующей выделительную пору, проходит через слои мускулатуры и базальной пластинки и внедряется в толщу синцитиального покровного эпителия личинки и закрепляется в нем с помощью кольца септированных десмосом шириной около 380 нм.

Выделительная пора расположена на 250 нм ниже поверхности покровного эпителия. Последняя часть выделительного канала, в просвет которого «заходят» микровилли клетки нефропоры, образована покровным эпителием и открывается наружу отверстием диаметром 150 нм. Структур похожих на диафрагму в порах выделительной системы не обнаружено.

#### **4. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ГИРОКОТИЛИД**

Хозяева герокотилид – цельноголовые или слиточерепные (Holocerphali) - входят в подкласс, состоящий в основном из вымерших видов хрящевых рыб. Подкласс содержит всего лишь один современный отряд – химерообразные (Chimaeriformes). Заселение химер герокотилидами произошло, вероятно, на границе двух геологических эр – палеозойской и мезозойской, когда фауна цельноголовых достигла своего расцвета. Процесс инвазии, по всей вероятности, не носил экстенсивный характер. Это явление находит отражение

и в настоящее время. При интенсивности заражения, достигающего 90 и более процентов (Simmons, Laurie, 1972, Bush, Fernandez et al., 2007 и др.), инфрапопуляции гирокотилид характеризуются весьма скромными показателями. В частности, в спиральном клапане кишечника химер *Callorhynchus milii* (Bory), достигших годовалого возраста один паразит был обнаружен у 34,1%, два – у 53,6%, а более двух всего у 12,2% вскрытых рыб (Allison, Coakley, 1973). Инфрапопуляции, содержащие более трех особей паразитов, как правило, представлены более мелкими червями (Fernandez et al., 1987, Williams et al., 1987).

Заражение рыб паразитами происходит на самых ранних стадиях их роста и развития. Так, в теле химер *Callorhynchus milii* длиной всего лишь 16 см уже имелись взрослые черви весом до 0,3610 г с вполне зрелыми яйцами. Увеличение размеров червей и их веса происходит по мере роста их хозяев. В рыбах длиной 80-90 см гирокотилиды достигают веса 6 и более грамм. По всем признакам эти паразиты являются настоящими долгожителями (Dienske, 1968, Allison, Coakley, 1973).

Несмотря на то, что устойчивый интерес к гирокотилидам проявляется на протяжении уже около 150 лет, отдельные стороны жизненного цикла этих гельминтов до сих пор остаются загадкой. По-прежнему, не поддается выяснению вопрос о том, каким образом осуществляется заражение рыб паразитами – является ли оно прямым, или происходит при участии промежуточных хозяев. В поисках последних, попытки искусственного инфицирования брюхоногих (*Buccinulum multilineatum*) и двустворчатых (*Aulacomyia maoriana*) моллюсков, ракообразных (рак отшельник) личинками гирокотилид (*Gyrocotyle rugosa*) не дали положительных результатов (Manter, 1951).

В книге «Морская паразитология» («Marine Parasitology»), вышедшей в свет в 2005 году под редакцией Клауса Роде (Klaus Rohde), Вилли Ксиландер (W. Xylander), ссылаясь на ранее опубликованные данные (Bristow, 1992, Rohde, 1994, Xylander, 2001) делает попытку открыть секрет инфицирования

химер гирокотилидами. Оказывается, что совсем юные химеры, питающиеся еще запасами собственного желтка, никогда не бывают заражены паразитами. Однако, они всегда присутствуют в спиральном клапане кишечника рыб, которые, подрастая, переходят к питанию различными мелкими ракообразными. Какова же истинная роль этих членистоногих в процессе заражения рыб гельминтами? Могут ли они претендовать на роль промежуточных хозяев в жизненном цикле гирокотилид?

Одними из первых объектов питания маленьких химер считаются кумовые рачки (*Malacostraca*). С их участием был поставлен весьма интересный опыт. Личинки гирокотилид помещались в емкости с водой, с большим количеством живых рачков. Через день присутствие ликофор было отмечено в глотке раков, через три дня целые, но уже без мерцательного эпителия и признаков жизни личинки гирокотилид обнаруживались в желудке кумовых, через неделю их полупереваренные остатки отмечались в кишечнике раков и, наконец, в фекалиях рачков обнаруживались лишь личиночные крючки. Все вышесказанное говорит о том, что кумовые рачки явно не претендуют на роль промежуточных хозяев гирокотилид. Однако, они и другие, мелкие ракообразные (изоподы, амфиподы, декапода) вполне могут оказаться накопителями и поставщиками личинок паразита в тело хозяев (Allison, Coakey, 1973). Подобные наблюдения привели некоторых авторов к убеждению, что жизненный цикл гирокотилид включает в себя только одного хозяина – представителя цельноголовых рыб (Manter, 1951, 1953; Llewellyn, 1970, 1986).

Дж. Симмонс и Дж. Лори (Simmons J.E., Laurie J.S., 1972) допускают возможность заражения химер, при заглатывании ими в качестве корма гирокотилид, выброшенными другими рыбами. Стоит заметить, что «свободное плавание» этих червей было отмечено еще на заре их изучения (Lonnberg, 1891, Watson, 1911) и, если это явление в действительности имеет место, то гирокотилиды сами могут выступать в роли промежуточного хозяина.

На сегодняшний день, как нам кажется, жизненный цикл гирокотилид можно представить в двух наиболее вероятных вариантах (Рис. 45).

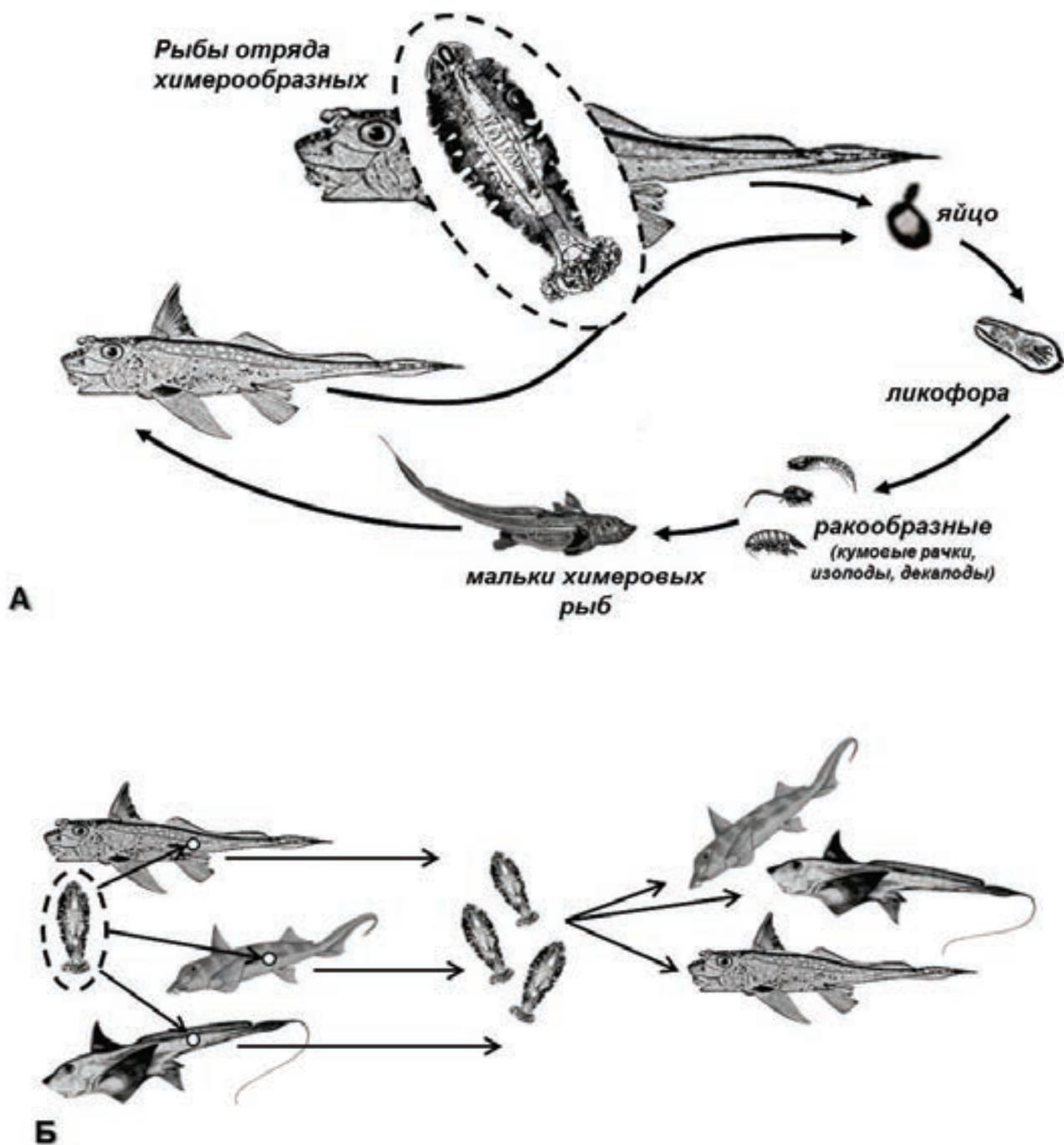


Рис. 45. Фантазии на тему жизненных циклов гирокотилид.

А – в этом варианте жизненного цикла ракообразные играют роль простых поставщиков инфекционного материала; Б – в этом цикле сами гирокотилиды являются своими промежуточными хозяевами.

## 5. ФИЛОГЕНИЯ ГИРОКОТИЛИД

Изучение морфо-функциональных особенностей организации и сиквенс нуклеиновых кислот (Ehlers, 1985, Campos et al., 1998, Корнакова, Пугачев, 2009, Waeschenbach et al., 2012 и др.) плоских червей, без всякого сомнения, позволяют рассматривать герокотилид в качестве ярко выраженного таксона неодермат в кладе Cestoda (Рис. 46).

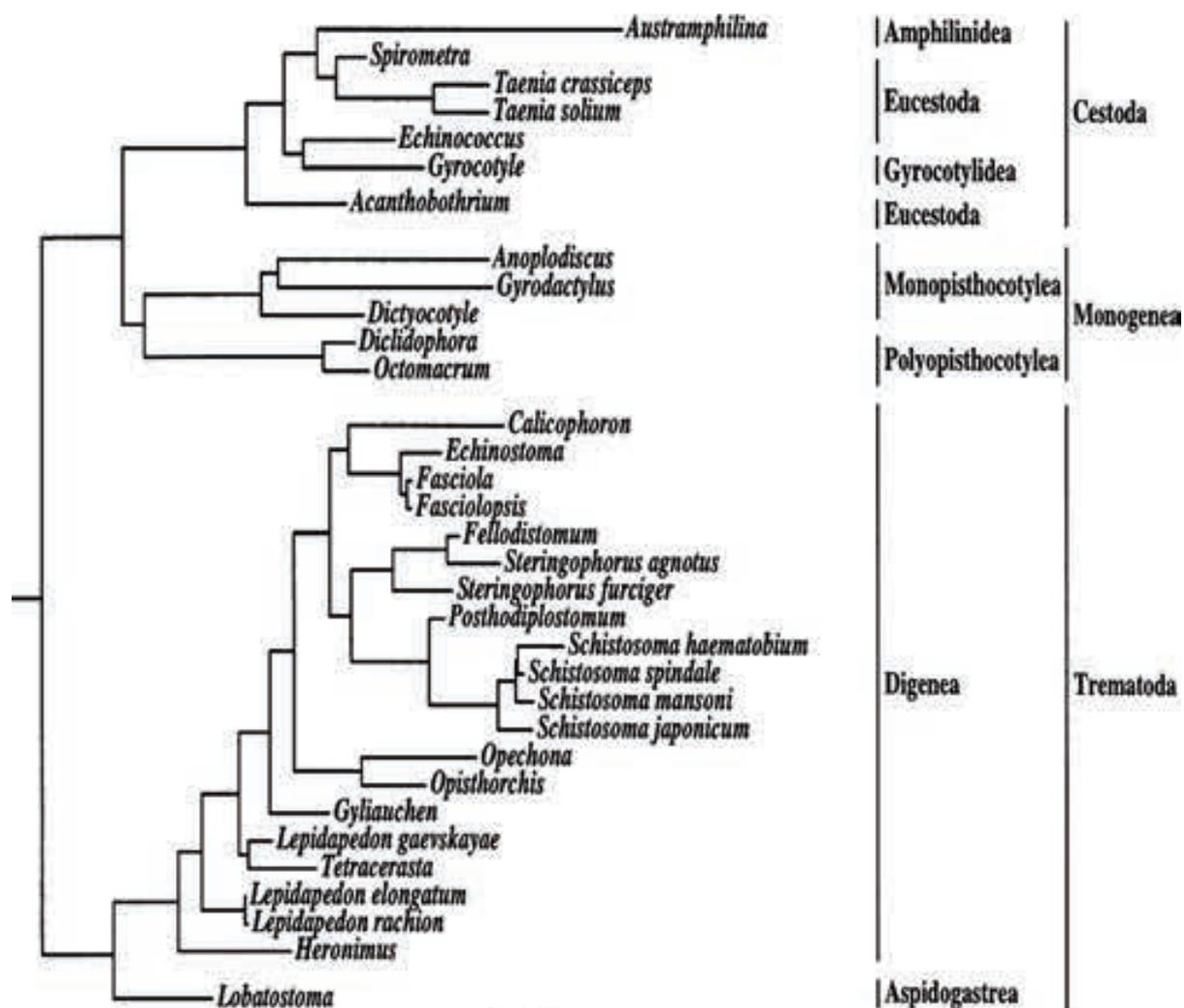


Рис. 46 . Филогенетическое дерево неодермат (Platyhelminthes) таксонов, на основе данных сиквенирования 18S рНК (по Campos et al., 1998).

Из приведенной кладо-схемы видно, что последовательности гена 18S р-РНК Gyrocotylidea сближены с Eucestoda, а Amphilinidea являются их

сестринской группой. Monogenea в этой схеме находятся на определенном удалении.

Несколько иную картину родственных отношений среди неодезмат дают филогенетические построения по данным сиквенса 28S *p*-РНК, имеющим высокие значения статистической достоверности (бутстреп-поддержка 73). Они позволяют в качестве монофилетичной единицы считать группу Amphilinidea - Gyrocotylidea, которая была выделена в таксон Cestodaria (Litvatis, Rohde, 1999). Eucestoda образуют по отношению к ним сестринскую кладу, а Monogenea оказываются сестринским таксоном по отношению к Trematoda (Рис. 47).

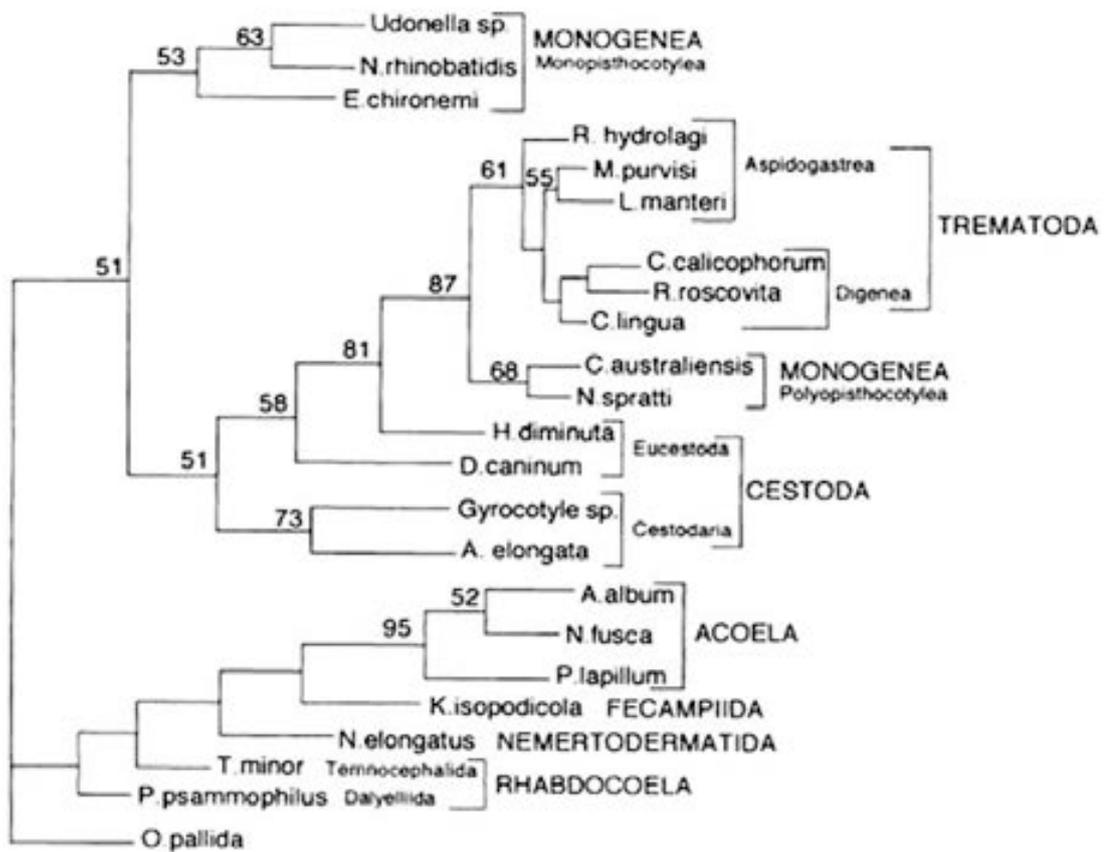


Рис.47 . Филогенетическое древо Neodermata на основе сиквенса 28S *p*-РНК (по Litvatis, Rohde, 1999).

Таким образом, вопрос о филогенетических отношениях Gyrocotylidea – Amphilinidea - Eucestoda к настоящему моменту окончательно еще не решен. Остается надеяться, что комплексное использование морфологических и

молекулярно - генетических методов исследования приблизит исследователей к решению этой проблемы.

Интересно отметить, что степень родства между различными видами гирокотилид далеко не одинакова. В частности, при использовании метода гибридизации ДНК было показано, что *G. fimbriata* и *G. parvispinosa*, извлеченные из химеры *Hydrolagus colliei* (Фрайдей-Харбор, Вашингтон) генетически значительно ближе друг другу, чем каждый из этих видов к *G. rugosa* и *G. maxima* из спирального клапана кишечника *Callorhinchus milii* (Новая Зеландия) (Simmons et al., 1972). Вполне возможно, что в основе этого явления лежит географический фактор. Разная степень родства между отдельными представителями гирокотилид из отдаленных друг от друга районов Мирового океана нашла свое подтверждение и в исследованиях по их химической организации, в частности, хемотрии жирных кислот (Berland et al., 1990).

## ЛИТЕРАТУРА

Базитов А.А., Ляпкало Э.В. Схема сперматогенеза у гирокотилид // Вестник зоологии. - 1982. - Т. 1. - С. 75-77.

Быховский Б.Е. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей // Изв. АН СССР. Серия биология. - 1937. - Т. IV. - С. 1354-1383.

Дубинина М.Н. Плоские черви класса Amphilinoidea // Проблемы зоологии. - 1976. - С. 34-37.

Корнакова Е.Е., Пугачев О.Н. Церкомероморфная гипотеза и современное положение в филогенетике паразитических плоских червей (к 100-летию со дня рождения академика Б.Е. Быховского) // Тр. Зоологического Института РАН. - 2009. - Т. 313. - № 3. - С. 231-240.

Малахов В.В. Система животного царства. <http://www.zin.ru/BioDiv/classall.asp>. - 2003.

Allison F. R., Coakley A. The two species of Gyrocotyle in the Elephant fish, *Callorhynchus milii* (Bory) // Journal of the Royal Society of New Zealand. - 1973. - V 3. - P. 381-92.

Allison F. R. Sensory receptors of the rosette organ of *Gyrocotyle rugosa* // J. Parasitology. - 1980. - V. 10. - P. 341-353.

Bandoni S.M. Phylogenetic analysis of the Amphilinidea and Gyrocotylidea: (Cercomeria: Brooks, 1982). - University of British Columbia. - 1985. - 490 p.

Berland B., Bristow G.A., Grahl-Nielsen O. Chemotaxonomy of *Gyrocotyle* (Platyhelminthes: Cercomeria) species, parasites of chimaerid fish (Holocephali), by chemometry of their fatty acids // Marine Biology - 1990. - 105. - P. 185-189.

Brooker B.E. The sense organs of trematode miracidia. - In: Canning EU, Wright CA (eds) Behavioural aspects of parasitetransmission // Zool J Linn Soc (Suppl 1). - 1972. - 51. - P. 171-180.

Bristow G. On the distribution, ecology and evolution of *Gyrocotyle urna*, *G. confusa* and *G. nybelini* (Cercomeromorpha: Gyrocotylidea) and their host *Chimaera monstrosa* (Holocephalida: Chimaeridae) in Norwegian waters, with a review of the species question // Sarsia. - 1992. - 77. - P. 119-124.

Bush A.O., Fernandez J.C., Esch G.W., Seed J.R. Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites. - Cambridge University Press. - 2007. - 566 p.

Campos A., Cummings M.P., Reyes J.L., Lacleste J.P. Phylogenetic relationships of Platyhelminthes based on 18S ribosomal gene sequences // Molecular phylogenetics and evolution. - 1998. - 10. - N. 1. - P. 1-10.

- Dienske H.* A survey of the metazoan parasites of the rabbit-fish *Chimaera monstrosa* L. Holocephali. Netherlands // Journal of Sea Research.- 1968.- 4.- P.32-58.
- Diesing C.M.* Systema Helminthum. - Vindobonae. - 1850. - 679 p.
- Ehlers U.* Phylogenetisches System der Platheminthes // Verh NaturwissVer Hamburg (NF). - 1984. - 27 - P. 291–294.
- Ehlers U.* Das Phylogenetische System der Plathelminthes. - G. Fischer Verlag, Stuttgart - New-York. - 1985. - 317p.
- Fernandez J., Villalba C., Albina A.* Parasitos del peje gallo, *Callorhynchus callorhynchus* (L.) en Chile: Aspectos biológicos y sistematicos. // Biología Pesquera. - 1987. - 15. - P. 63-73.
- Grammeltvedt A.F.* Differentiation of the tegument and associated structures in *Diphyllobothrium dendriticum* Nitsch (1824) (Cestoda: Pseudophyllidea). An electron microscopical study // J. Parasitology. - 1973. - 3. - P. 321-327.
- Keenan L., Koopowitz H.* Physiology and in situ identification of putative aminergic neurotransmitters in the nervous system of *Gyrocotyle fimbriata*, a parasitic flatworm // J. Neurobiology. - 1982. - 13(1). - P. 9-21.
- Koopowitz H.* Organisation of primitive nervous systems. Neuromuscular physiology of *Gyrocotyle urna*, a parasitic flatworm // Biological Bulletin. - 1973. - 144.- P. 489-502.
- Laurie J.S.* Carbohydrate absorption by *Gyrocotyle fimbriata* and *Gyrocotyle parvispinosa* (Platyhelminthes) // Experimental Parasitology. - 1971. - 29. - P. 375-385.
- Litvaitis M. K., Rohde K.* A molecular test of platyhelminth phylogeny: inferences from partial 28 SrDNA sequences // Invertebrate Biology. - 1999. - 118. - P. 42-56.
- Llewellyn J.* Taxonomy, genetics and evolution of parasites. Monogenea. Proceedings of Second International Congress of Parasitology // J. Parasitology. - 1970. - 56. - P. 493-504.
- Llewellyn J.* Phylogenetic inference from platyhelminth life-cycle stages. // In M. J. Howell (Ed.), Parasitology—quo vadit? Proceedings of the sixth international congress of parasitology. Brisbane.Canberra: Australian Academy of Sciences. - 1986. - P. 281-289.
- Lönnberg E.* Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. // Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. - 1891. - N.S. 24 (Pt. 1, No. 6). - P. 1-109.
- Loser E.* Der Feinbau des Oogenotop bei cestoden // Zeitschrift für Parasitenkunde. - 1965. - 25. - P. 413-458.
- Lumsden R. D., Oaks J. A., Mueller J. F.* Brush border development in the tegument of the tapeworm *Spirometra mansonoides* // J. Parasitology. - 1974. - 60. - P. 209-226.
- Lyons K.M.* The fine structure of the body wall of *Gyrocotyle urna* // Zeitschrift für Parasitenkunde. - 1969. - 33. - P. 95–109.

- Lyons K.M.* Sense organs in monogeneans. // In: E.U. Canning & C.A. Wright (eds) Behavioural aspects of parasite transmission. Zool J Linn Soc (Suppl 1). - 1972. - 51.- P. 181-199.
- Lyons K.M.* The epidermis and sense organs of the Monogenea and some related groups // *Advances in Parasitology*. - 1973. - 11. - P. 193-232.
- Malmberg G.* On the protonephridial system of *Gyrocotyle* and the evolution of Cercomeromorphae (Platyhelminthes) // *Zoologica Scripta*. - 1974. - 3. - P. 65-81.
- Manter H. W.* Studies on *Gyrocotyle rugosa* (Diesing, 1850), a cestodarian parasite of the elephant fish, *Callorhynchus milii* // *Zoology Publications from Victoria University College*. - 1951. - N. 17. - P. 1-11.
- Manter H. W.* *Gyrocotyle* a peculiar parasite of the elephant fish in New Zealand // *Tuatara*. - 1953. - 5(2). - P. 49-51.
- Monticelli F. S.* Appunti sui Cestodaria // *Atti E. Accad. Sci. fis.mat. Napoli* 1892. - 5. - P. 67-78.
- Poche F.* Das System der Platyodaria // *Archiv für Naturgeschichte* (1925) Abteilung A 91. - 1926. - P. 1-458.
- Poddubnaya L.G., Bruňanská M., Kuchta R., Scholz T.* First evidence of the presence of microtriches in the Gyrocotylidea // *J. Parasitology*. - 2006. - 92. - P. 703–707
- Poddubnaya L.G., Scholz T., Kuchta R., Levron C., Gibson D.I.* Ultrastructure of the surface structures and secretory glands of the rosette attachment organ of *Gyrocotyle urna* (Cestoda: Gyrocotylidea) // *Folia Parasitologica*. - 2008. - 55. - P. 207–218.
- Poddubnaya L. G., Kuchta R., Levron C., Gibson D.I., Scholz T.* The unique ultrastructure of the uterus of the Gyrocotylidea Poche, 1926 (Cestoda) and its phylogenetic implications // *Systematic Parasitology*. – 2009. - 74(2). - P. 81-93.
- Poddubnaya L.G., Kuchta R., Scholz T., Xylander W.E.R.* Ultrastructure of ovarian follicles, oviducts and oocytes of *Gyrocotyle urna* (Neodermata: Gyrocotylidea) // *Folia Parasitologica*. - 2010. - 57(3). - P. 173 - 184.
- Rohde K.* The Aspidogastrea, especially *Multicotyle purvisi* Dawes, 1941 // *Advances in Parasitology*. - 1972. – 10. - P. 78-151.
- Rohde K.* The minor groups of parasitic Platyhelminthes // *Advances in Parasitology*. - 1994. - 33. - P. 145-234.
- Rohde K., Georgi M.* Structure and development of *Austramphilina elongata* Johnston, 1931 (Cestodaria: Amphilinidea) // *International Journal for Parasitology*. - 1983. - 3. - P. 273-287.
- Short R.B., Gagne H.T.* Fine structure of a possible photoreceptor in cercariae of *Schistosoma mansoni* // *J.Parasitology*. - 1975. - 61. - P. 69-74.

*Simmons J.E., Buteau G.H., Austin J.M., Araxie K.* Characterization and hybridization of DNAs of gyrocotylidean parasites of chimaeroid fishes // *International Journal for Parasitology*. - 1972. - 2 (2). - P. 273-278.

*Simmons J. E., Laurie J. S.* A study of gyrocotyle in the San Juan Archipelago, Puget Sound, USA, with observations on the host, *Hydrolagus colliei* (Lay and Bennett) // *International Journal for Parasitology*. - 1972. - 2. - P. 59-77.

*Świdorski Z., Xylander W.E.R.* Vitellocytes and vitellogenesis in cestodes in relation to embryonic development, egg production and life cycle. // *International Journal for Parasitology*. - 2000. - 30. - P. 805–817.

*Van der Land K., Dienske H.* Two new species of *Gyrocotyle* (Monogenea) from chimaerids (Holocephali) // *Zoologische Medelingen (Leiden)*. - 1968. - 43. - P. 97-105.

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

*Watson E.E.* The genus *Gyrocotyle*, and its significance for problems of cestode structure and phylogeny // *Univ. Calif. Publ. Zool.* - 1911. - 6. - P. 353–468.

*Whittington I. D., Cribb B. W.* Adhesive secretions in the Platyhelminthes // *Advances in Parasitology*. - 2001. - 48. - P. 101–224.

*Wilson R.A.* Fine structure of the tegument of the miracidium of *Fasciola hepatica* // *J. Parasitology*. - 1969. - 55. - P. 124-133.

*Williams H.H., Colin J.A., Halvorsen O.* Biology of gyrocotylideans with emphasis on reproduction, population ecology and phylogeny // *Parasitology*. -1987. - 95. - P. 173–207.

*Xylander W.E.R.* A presumptive ciliary photoreceptor in larvae *Gyrocotyle urna* Grube and Wagner (Cestoda) // *Zoomorphology*. - 1984. - 104. - P. 21-25.

*Xylander W.E.R.* Zur Ultrastruktur und Biologie der Gyrocotylida und Amphilinida und ihre Stellung im System der Plathelminthen // *Dissertation, Univ. Göttingen*. - 1986. – P. 1-307.

*Xylander W.E.R.* Ultrastructural studies on the reproductive system of Gyrocotylidea and Amphilinidea (Cestoda). II. Vitellarium, vitellocyte development and vitellogonaduct of *Gyrocotyle urna* // *Zoomorphology*. - 1987 (a). - 107. - P. 293–297.

*Xylander W.E.R.* Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidea). I. Epidermis, neodermis and body musculature. // *Zoomorphology*. - 1987(6). - 106. - P. 352-360.

*Xylander W.E.R.* Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidea). II. Receptors and nervous system // *Zoologischer Anzeiger*. - 1987(B). - 219. - P. 239-255.

Xylander W.E.R. Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidea). III. The protonephridial system // Zoomorphology. - 1987(Г). - 107. - P. 88-95.

Xylander W.E.R. Das Protonephridialsystem der Cestoda: Evolutive Veränderungen und ihre mögliche funktionelle Bedeutung // Verh. Dtsch. Zool. Ges.-1987(Д). - 80. - P. 257-258.

Xylander W.E.R. Ultrastructural studies on the reproductive system of Gyrocotylidea and Amphilinidea (Cestoda). Spermatogenesis, spermatozoa, testes of *Gyrocotyle* // International Journal for Parasitology. - 1989. - 19. - P. 897-905.

Xylander W.E.R. Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidea). IV. The glandular system // Zoomorphology. - 1990. - 109. - P. 319-328.

Xylander W.E.R. Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidea). V. Larval hooks and associated tissues. // Zoomorphology. - 1991. - 111. - P. 59-66.

Xylander W.E.R. Investigations on the protonephridial system of post-larval *Gyrocotyle urna* and *Amphilina foliacea* (Cestoda) // J. Parasitology. - 1992. - 22(3). - P. 287-300.

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

Xylander W.E.R., Poddubnaya L.G. Ultrastructure of the neodermal sclerites of *Gyrocotyle urna* Grube and Wagener, 1852 (Gyrocotylidea, Cestoda) // Parasitology Research. - 2009. - 105. - P. 1593-1601.

Xylander W.E.R. The Gyrocotylidea // In: K. Rohde (Hrsg): Marine Parasites. CSIRO-Publishing, Sydney. - 2005. - P. 89-92.

**Голубев Анатолий Иванович**  
**Малютина Людмила Васильевна**  
**Сабиров Рушан Мирзович**

**МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ**  
**ГЕЛЬМИНТОВ**  
Часть 5

**GYROCOTYLIDA**  
Учебное пособие

Подписано в печать 25.12.2013.  
Бумага офсетная. Печать цифровая.  
Формат 60x84 1/16. Гарнитура «Times New Roman». Усл. печ. л. 4,18.  
Уч.-изд. л. 2,21. Тираж 100 экз. Заказ 115/12

Отпечатано с готового оригинал-макета  
в типографии Издательства Казанского университета

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