

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 576.895.133:595.133

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ТЕГУМЕНТА У ЦИСТАКАНТА
И ВЗРОСЛОГО СКРЕБНЯ *Acanthocephalus tenuirostris*

© 2023 г. Т. В. Давыденко^а, *, В. П. Никишин^а, **

^а Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия

*e-mail: sasha17@mail.ru

**e-mail: nikishin@ibpn.ru

Поступила в редакцию 02.06.2022 г.

После доработки 20.06.2022 г.

Принята к публикации 21.06.2022 г.

Проведено сравнительное свето- и электронно-микроскопическое исследование тегумента сформированного цистаканта и зрелого скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja–Achmerova, 1941). Показано, что, помимо морфометрических различий, тегумент цистаканта отличается от такового взрослого скребня терминальными расширениями инвагинатов наружной мембраны тегумента, предположительно обусловленными секрецией материала гликокаликса. В тегументе взрослого скребня обнаружен процесс отшнуровки от ядер мелких фрагментов, возможно являющийся аналогом известного процесса фрагментации ядер, происходящего на ранних стадиях постэмбрионального развития. Показано, что во многих случаях лакуны тегумента не полностью ограничены плотными образованиями, на срезах напоминающими фибриллы.

Ключевые слова: акантоцефалы, тегумент, гликокаликс, циста, лакуны, фрагментация ядер

DOI: 10.31857/S0320965223020043, **EDN:** BRXUPT

ВВЕДЕНИЕ

Тонкая и ультратонкая морфология покровов скребней изучена на примере относительно небольшого количества видов — представителей всех трех признанных классов (Archiacanthocephala, Palaeacanthocephala и Eoacanthocephala) (Богоявленский, Иванова, 1978; Taraschewski, 2000; Никишин, 2004). В частности, показано, что кожный эпителий скребней организован в виде симпласта, т.е., в сущности, представляет собой единую многоядерную клетку, выполняющую множество функций, вследствие чего по аналогии с синцитием плоских паразитических червей получил название “тегумент” (Lumsden, 1975). В составе тегумента всех исследованных скребней выделяют несколько морфологически различающихся слоев, толщина и организация которых могут несколько варьировать в зависимости от видовой принадлежности скребней (Богоявленский, Иванова, 1978). В то же время, гистогенез тегумента остается почти не изученным. В частности, развитие тегумента на фазе жизненного цикла в промежуточном хозяине прослежено только на примере скребней *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) Lühe, 1911 (Butterworth, 1969) и *Filicollis anatis* (Schrank, 1788) Lühe, 1911 (Nikishin, 1992). Еще у одного вида проведено сравнение морфометрических показателей тегумента у ци-

стаканта, ювенильной особи из паратенического хозяина и взрослого скребня *Centrorhynchus milvus* Ward, 1956 (Marchand, Grita-Timoulali, 1992). При этом особенности организации тегумента цистакантов не анализировали по сравнению с таковыми тегумента взрослых скребней. Между тем, возможная трансформация тегумента при переходе скребня от промежуточного хозяина к окончательному представляет особый интерес, поскольку в этот период могут реализовываться адаптации, способствующие более успешной инвазии окончательного хозяина.

Скребень *Acanthocephalus tenuirostris* распространен в северной части бассейна Охотского моря и рассматривается как фоновый гельминт хариуса; в качестве менее значимых хозяев отмечены колюшки, подкаменщики, лососевые (Атрашкевич и др., 2005). Паразит относится к числу высоко патогенных (Поспехов и др., 2014) и развивается с участием единственного промежуточного хозяина — водяного ослика *Asellus hilgendorfi* Bovallius, 1886 (Атрашкевич, 2001).

Предыдущими исследованиями взрослых особей этого вида показано, что элементы войлочноволокнистого слоя тегумента располагаются более рыхло по сравнению с представителями других видов, паразитирующих у наземных животных, что может быть обусловлено разной степе-

нию механических и химических воздействий на паразита в пищеварительном тракте наземных и водных окончательных хозяев (Климова, Никишин, 2014).

Цель работы – провести сравнительный анализ результатов гистологического и электронно-микроскопического исследования тегумента цистаканта и взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Цистаканты получены в ходе экспериментальной инвазии водяных осликов *Asellus hilgendorfi* (Isopoda), которых отлавливали в безымянном озере близ Ольского лимана. Зрелые яйца извлекали из самок скребней от колюшек *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758), пойманных в небольших озерцах в районе оз. Глухое. Зараженных водяных осликов вскрывали через 2 мес после заражения.

Половозрелые гельминты были получены в результате неполного гельминтологического вскрытия восточносибирских хариусов *Thymallus arcticus pallasii* Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1848, отловленных в среднем течении р. Буянда (правого притока р. Колыма). Этих скребней и цистакантов, полученных в эксперименте, фиксировали в 1%-ном растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере, постфиксировали в тетраоксиде осмия на 0.2 М фосфатном буфере, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заключали в смесь эпоксидных смол эпона и аралдита (Уикли, 1975). В процессе обезвоживания образцы контрастировали 1%-ным раствором уранилацетата в 70%-ном спирте. Свето-микроскопические исследования проводили на полутонких срезах, окрашенных смесью метиленового синего и кристаллического фиолетового в разных соотношениях. Электронно-микроскопические исследования проводили на тонких срезах, часть из которых контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу (Reynolds, 1963).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные цистаканты окружены неклеточной двуслойной цистой толщиной ~0.45 мкм (рис. 1). Наружный слой цисты состоит из хаотично расположенных фрагментов мембран и мелкогранулярного материала умеренной электронной плотности, среди которых рассеяны овальные гранулы диаметром 0.05–0.06 мкм по большей оси; их содержимое гомогенное, а плотность варьирует от умеренной до высокой. Внутренний слой цисты толщиной 0.056 мкм образован аморфным материалом относительно высокой электронной плотности.

В составе тегумента исследованных скребней определяются покровный комплекс и пять слоев:

поперечно-полосатый, везикулярный, войлочный-волоконный, радиально-волоконный и трубчатый; такие же слои выделены и у других изученных видов (Богоявленский, Иванова, 1978; Никишин, 2004). У цистакантов тегумент метасомы покрыт слоем гликокаликса, толщиной 0.3 мкм; у взрослых акантоцефалов подобный слой гликокаликса не выявлен.

Толщина покровного комплекса достигает 0.08 мкм, его структуру на полученных препаратах определить не удалось. Поперечно-полосатый слой тегумента цистакантов (толщиной в среднем 0.65 мкм) образован уплотненной цитоплазмой – интрасимпластным уплотнением (термин по: Вельш, Шторх, 1976). Его пронизывают многочисленные инвагинаты наружной плазматической мембраны, заканчивающиеся расширениями в виде светлых везикул диаметром до 0.6 мкм, которые в совокупности образуют везикулярный слой толщиной 1.25 мкм (рис. 1). У взрослых скребней толщина поперечно-полосатого слоя варьирует от 3 до 8 мкм, пронизывающие его инвагинаты наружной мембраны тегумента сужены и не имеют заметных терминальных расширений, поэтому везикулярный слой в тегументе этих скребней не выявляется.

Основу войлочного-волоконного слоя (толщиной 4–6 мкм у цистакантов и 16–50 мкм у взрослых червей) представляют многочисленные волокна, организованные в четыре подслоя: продольный, циркулярный, снова продольный и снова циркулярный. Толщина каждого подслоя в тегументе цистакантов варьирует в пределах 0.8–1.7 мкм. Каждое волокно, диаметром 0.04–0.07 мкм, состоит из электронно-плотного материала, окружающего относительно светлую сердцевину (рис. 2а); длину волокон определить не удалось. Между волокнами наблюдаются скопления митохондрий.

Радиально-волоконный слой – наиболее толстый из всех слоев тегумента и имеет толщину в среднем 49.9 мкм у цистакантов и 60–110 мкм у взрослых скребней. Он пронизан волокнами, ориентированными в радиальном направлении, и включает многочисленные ядра, липидные капли и лакуны. Ядра сконцентрированы в дистальной и центральной частях радиального слоя, часто граничат с лакунами, имеют неправильную форму и достигают в диаметре 25 мкм. Кариоплазма гомогенная, умеренной электронной плотности и включает одно крупное, нечетко очерченное ядрышко диаметром ~8 мкм, и одно-два мелких; скопления гетерохроматина не выявлены. На внутренней и внешней поверхностях ядерной оболочки имеется слой материала неясной природы, толщиной 0.1–0.7 мкм, более плотный, чем кариоплазма и цитоплазма. Кроме того, к поверхности каждого ядра снаружи прилегает

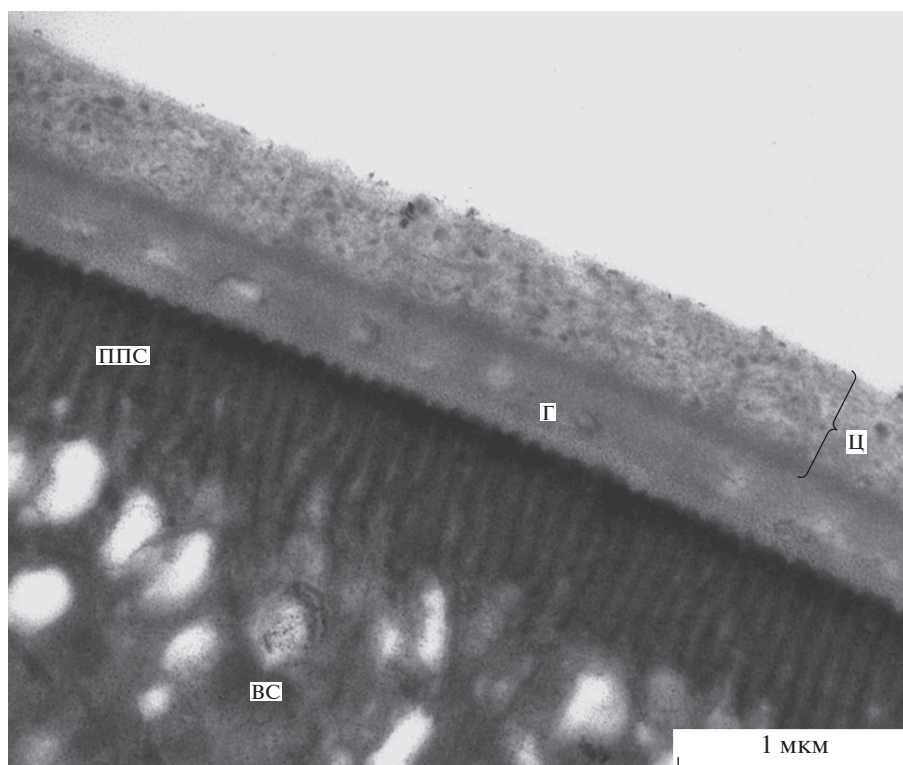


Рис. 1. Циста и поверхность тегумента цистаканта скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. ВС – везикулярный слой тегумента, Г – гликокаликс, ППС – поперечно-полосатый слой тегумента, Ц – циста ($\times 40000$).

узкий, толщиной 0.2–0.3 мкм, слой цитоплазмы, несколько более электронно-плотной, чем цитоплазма остальной части тегумента.

У взрослых скребней поверхность ядер на отдельных участках образует выпуклости или эвагинаты (рис. 3). На небольшом расстоянии от ядер (0.1–0.8 мкм) находятся везикулы, максимальный диаметр которых составляет 0.55 мкм. Структура оболочки этих везикул и электронная плотность их содержимого совпадают с таковыми оболочки и кариоплазмы рядом располагающегося ядра. По-видимому, наблюдаемые везикулы образуются путем отшнуровки от ядер фрагментов, первоначально имеющих внешность эвагинатов (рис. 3). Это явление отмечено у восьми ядер из 23 изученных.

У цистакантов в тегументе обнаружено огромное количество липидных капель, диаметром 0.7–3.5 мкм; электронная плотность их содержимого типично высокая. Некоторые липидные капли выглядят частично или полностью “опустошенными”; в последнем случае на их месте остаются электронно-светлые полости, иногда содержащие рыхлый материал умеренной электронной плотности.

Лакуны представляют собой участки цитоплазмы, не содержащие органоидов, но включающие незначительное количество липидных ка-

пель. На свето-микроскопических и электронно-микроскопических препаратах в большинстве случаев лакуны полностью или фрагментарно ограничены волокнистыми структурами (рис. 4). Толщина волокон варьирует от 0.2 до 0.3 мкм у цистакантов и достигает 0.8 мкм у взрослых скребней. Окрашиваются эти волокна интенсивнее, чем содержимое лакун или окружающая цитоплазма.

Толщина трубчатого слоя варьирует в пределах 0.8–1.3 мкм (рис. 2б). Образующие его инвагинаты внутренней плазматической мембраны настолько узки, что при небольших увеличениях электронного микроскопа определяются с трудом. У взрослых скребней некоторые из инвагинатов заканчиваются расширениями до 0.4–0.6 мкм, включающими либо неясное содержимое, размером до 0.2 мкм, либо мелкие плотные гранулы. Подобный материал обнаружен и в межклеточном материале за пределами тегумента.

Тегумент взрослых скребней подстилает базальная пластинка толщиной 0.5–1.0 мкм, образованная рыхло организованной переплетающимися фибриллами и переходящая в слой рыхлого межклеточного материала, окружающего элементы кожной мускулатуры. Тегумент связан с базальной пластинкой посредством типичных гемидесмосом.

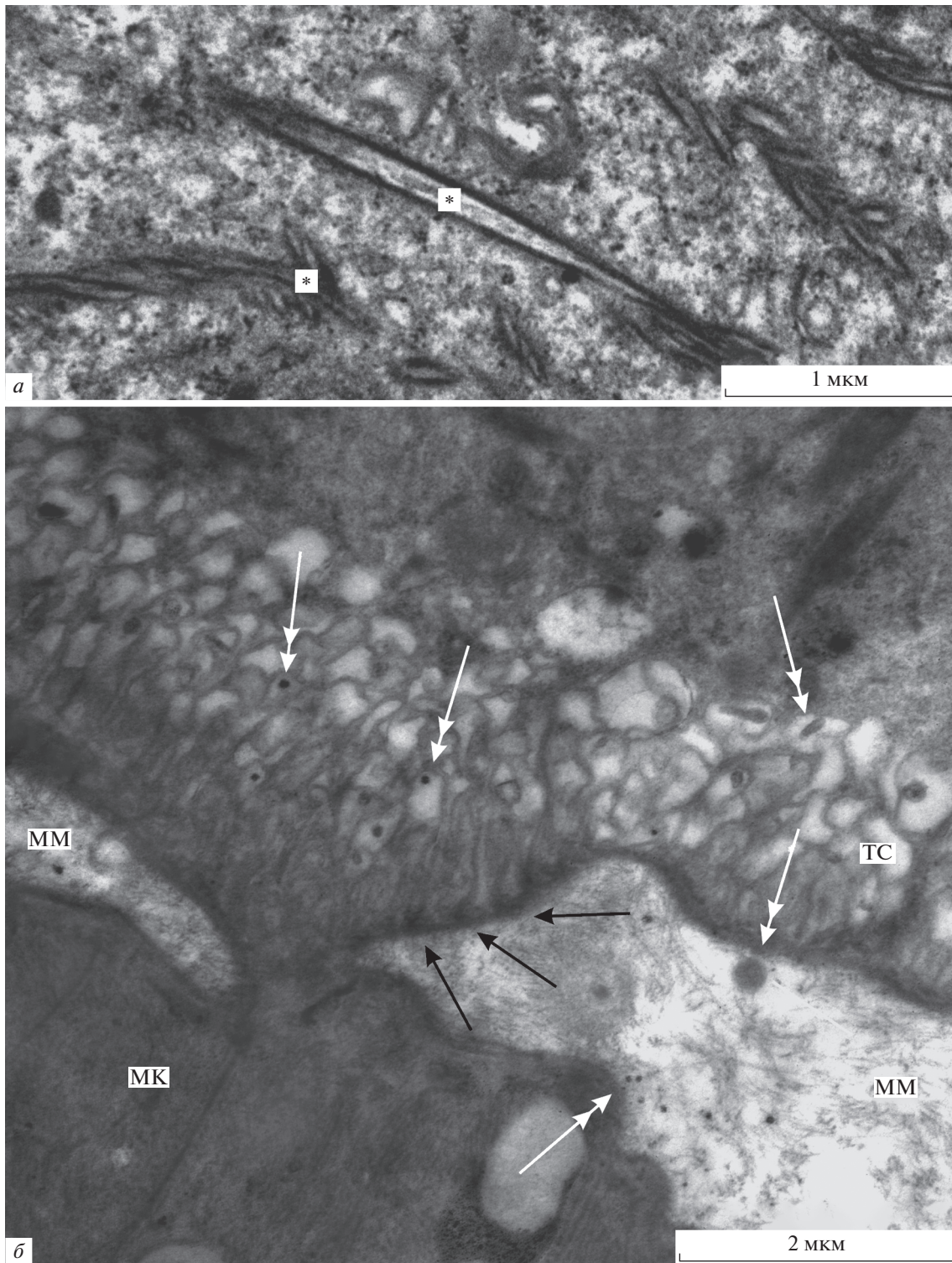


Рис. 2. Фрагменты тегумента взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*: а – войлочно-волоknистый слой тегумента ($\times 25000$), б – трубчатый слой тегумента ($\times 20000$). МК – мышечная клетка, ММ – межклеточный материал, ТС – трубчатый слой. Звездочками обозначены волокна войлочно-волоknистого слоя тегумента. Черными стрелками показаны гемидесмосомы, белыми – электронно-плотное содержимое расширений трубчатого слоя и аналогичные включения в межклеточном материале.

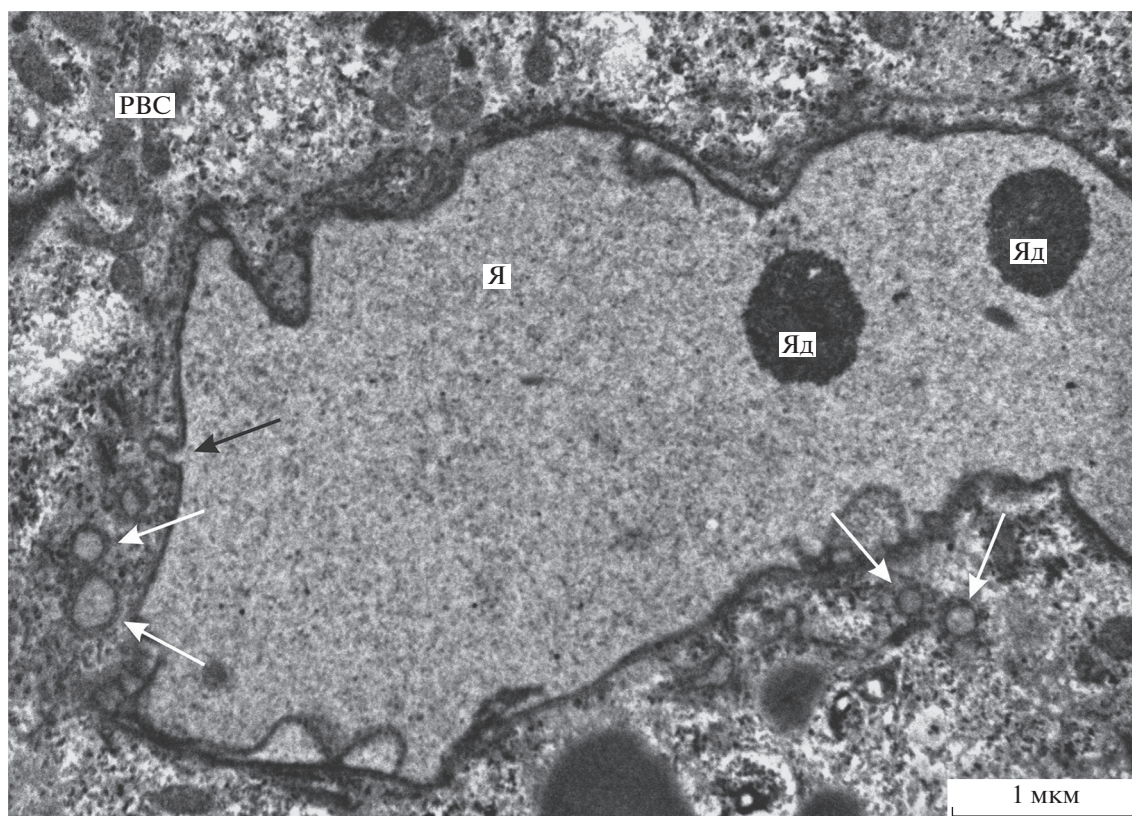


Рис. 3. Фрагмент одного из ядер тегумента взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. РВС – радиально-волоконный слой тегумента, Я – ядро тегумента, Яд – ядрышки. Белыми стрелками показаны отделившиеся фрагменты ядра, черной – предполагаемая отшнуровка фрагмента ядра ($\times 12000$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для полностью сформированных цистакантов скребней многих видов характерны не клеточная циста, окружающая паразитов, и утолщенный слой гликокаликса на поверхности их метасомы (Никишин, 2004, 2018). Исследованные цистаканты – не исключение, однако размерные характеристики этих элементов у них существенно уступают по сравнению с другими видами. Так, у цистаканта *Centrorhynchus milvus* толщина цисты в совокупности с гликокаликсом достигает 1.24 мкм (Marchand, Grita-Timoulali, 1992), у цистакантов рода *Polymorphus* – ≥ 2 –4 мкм (Никишин, 2004). Вряд ли эти различия обусловлены видовой принадлежностью промежуточного хозяина, поскольку толщина цисты, окружающей цистакантов *Acanthocephalus anguillae* в ослике *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), колеблется в пределах 1.1–1.6 мкм (Dezfuli, 2000), а акантелла скребня *Filicollis anatis*, развивающаяся в водяном ослике *A. tschaunensis*, заключена в цисту, толщина которой составляет несколько мкм (Nikishin, 1992). Скорее всего, различия в толщине цисты могут быть обусловлены различиями в размерах паразитов.

Различаются также сведения и о гликокаликсе на поверхности цистакантов. У цистаканта *Acan-*

thocephalus anguillae толстый слой гликокаликса на поверхности тегумента отсутствует (Dezfuli, 2000), а у цистаканта *A. clavula* из амфиподы *Echinogammarus stammeri* (S. Karaman, 1931) здесь отмечен “филаментный слой” неопределенной толщины, который авторы рассматривают как остатки цисты после ее отделения от тегумента (Dezfuli et al., 1994). Не обнаружен толстый слой гликокаликса и на поверхности цистаканта скребня *Corynosoma strumosum* (Skorobrekhova, Nikishin, 2019). Однако у цистакантов других исследованных видов слой гликокаликса на поверхности метасомы хорошо развит, и его толщина варьирует от 0.6 до 1.9 мкм (Никишин, 2018). У исследованных в настоящей работе цистакантов слой гликокаликса выражен в значительно меньшей степени, тем не менее, по толщине он все же заметно превышает “стандартный” слой, толщина которого колеблется в пределах 0.1 мкм (Никишин, 2018). Детальный анализ этих особенностей выходит за рамки настоящего сообщения, лишь отметим, что при их интерпретации необходимо учитывать возможные функции толстого слоя гликокаликса на поверхности гельминтов в промежуточных хозяевах, одна из которых – предположительно защитная (Никишин, 2018).

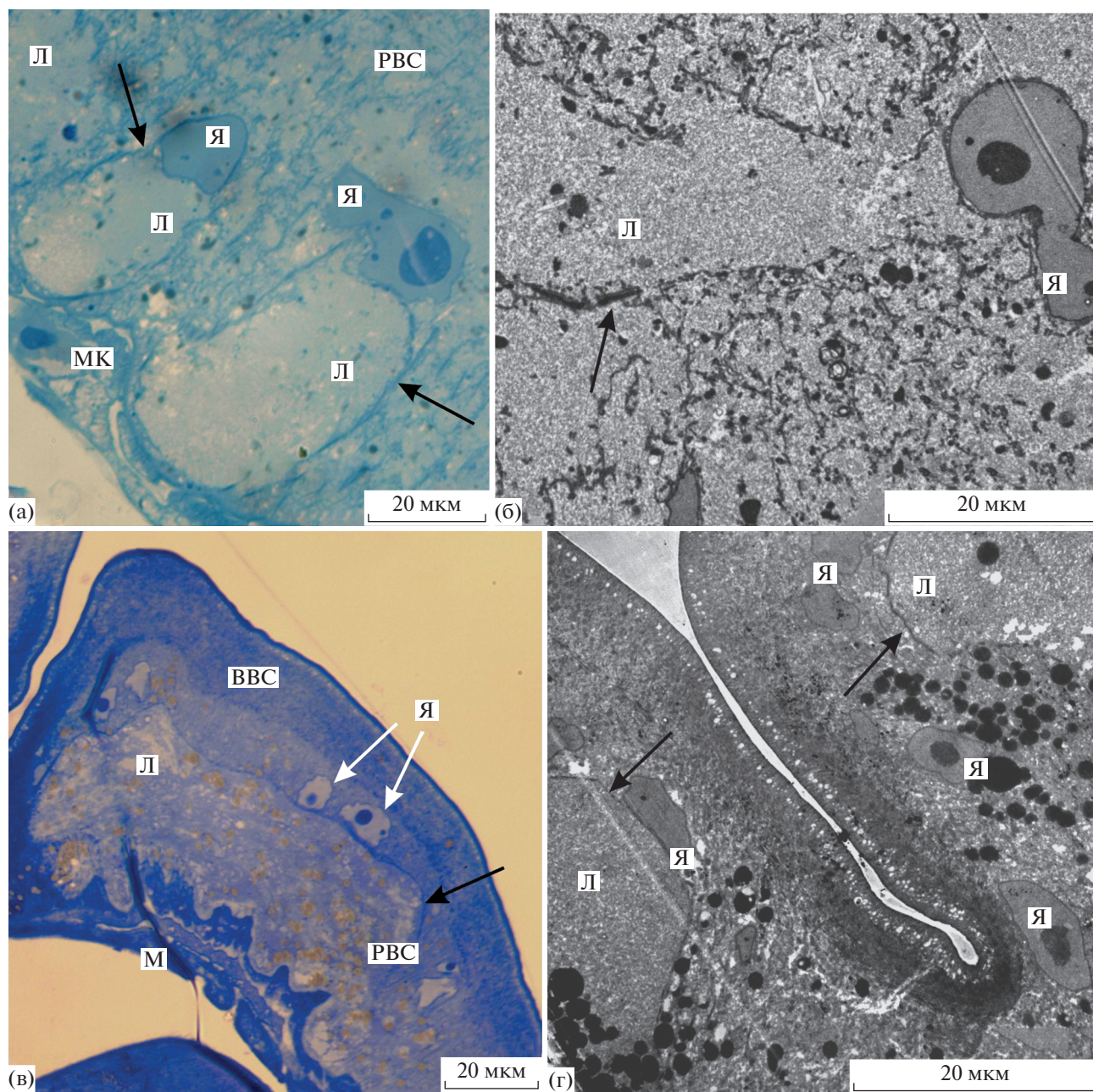


Рис. 4. Лакуны тегумента скребня *Acanthocephalus tenuirostris*: а, б – взрослый скребень; в, г – цистакант. ВВС – войлочно-волокнистый слой тегумента, Л – лакуны, М – мускулатура, МК – мышечная клетка, РВС – радиально-волокнистый слой тегумента, Я – ядра тегумента. Черными стрелками обозначены границы лакун. а, в – световая микроскопия ($\times 1000$); б ($\times 2000$); г – электронная микроскопия ($\times 2500$).

Результаты свидетельствуют, что тегумент метасомы цистаканта и взрослого червя различается не только количественными, но и качественными характеристиками. В тегументе цистаканта авторы наблюдали везикулярный слой, образованный терминальными расширениями инвагинатов наружной плазматической мембраны, тогда как у взрослой особи он отсутствовал. Поскольку одна из предполагаемых функций инвагинатов наружной мембраны тегумента – секреция компонен-

тов гликокаликса на его поверхность (Никишин, 2018), терминальные расширения инвагинатов можно рассматривать как механизм увеличения активной поверхности, через которую из цитоплазмы тегумента в инвагинаты и, затем, на поверхность паразита поступают секретируемые субстанции.

Во многих случаях лакуны в тегументе исследованных скребней полностью или фрагментарно ограничены элементами, на срезах напомина-

ющими волокна. Рассматривая систему лакун в тегументе скребней, Миллер и Данеган (Miller, Dunagan, 1985) используют термины “каналы лакунной системы” и “лакунные каналы”; при этом термин “каналы” предусматривает наличие у них ограничивающих структур, однако авторы о них не упоминают. Кромптон (Crompton, 1963) также пишет о лакунной системе, состоящей из двух слоев лакунных каналов, которые не окружены “сплошными стенками”, но на его рисунках видна четкая граница изображенных лакун. Другие авторы, подчеркивая отсутствие стенок у лакунных “каналов”, либо отмечают, что они ограничены “слоем рыхло уложенных умеренно электронно-плотных волокон” (Бобровских, 1992), либо определяют лакуны как пространства между пучками радиальных волокон (Барабашова, 1971), либо, опуская факт наличия или отсутствия “стенок”, описывают как участки мелкозернистой цитоплазмы, в которых могут располагаться ядра, либо их фрагменты и различные включения (Hammond, 1967). В целом, скопления волокнистых элементов обнаружены по границе лакун у нескольких видов скребней (Никишин, 2004), однако рассматривать эти элементы как радиальные волокна вряд ли возможно, поскольку, во-первых, они ограничивают лакуны с разных сторон, и, во-вторых, морфологически существенно отличаются от других волокнистых элементов тегумента. С другой стороны, отсутствие стенок у лакун или же их фрагментарность не соответствует взгляду на систему лакун как на гидростатический скелет. Однако наличие в их содержимом гликогена (Никишин, 2004) и липидных капелек свидетельствует об их роли в транспортировке питательных веществ. Для уточнения структуры лакун в тегументе скребней и состава ограничивающих их элементов необходимы специальные исследования.

Феномен отшнуровки мелких фрагментов от ядер тегумента у скребней отмечен впервые. Общеизвестно явление фрагментации ядер, характерное для многих представителей классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala* (Van Cleave, 1928; Петроченко, 1956; Богоявленский, Иванова, 1978; Miller, Dunagan, 1985 и др.). Количество, размеры и форма ядер соответствуют таксономической принадлежности паразита. По некоторым данным (Uznanski, Nickol, 1980), фрагментация ядер происходит на завершающем этапе развития паразита в промежуточном хозяине. Микроскопическое описание процесса фрагментации в имеющейся у нас литературе отсутствует. Предположено (Петроченко, 1956), что уменьшение количества ядер осуществляется в результате amitоза, однако доказательств “неправильного” деления до сих пор не получено. Возможно, отшнуровка от ядер мелких фрагментов или микрофрагментация, обнаруженная нами, — некий

аналог процесса фрагментации ядер. Биологический смысл обоих процессов остается неясным. Вероятно, случаи “типичной фрагментации” можно рассматривать как механизм оптимизации контроля над обменными процессами, происходящими в тегументе. Косвенным доказательством этого предположения служит постоянное количество (обычно их шесть) не фрагментированных, но гигантских, ядер в тегументе скребней сем. *Neoechinorhynchidae* (Miller, Dunagan, 1985), которые, по сравнению с представителями многих других семейств, характеризуются мелкими размерами. Однако для случаев отшнуровки от ядер мелких фрагментов, описанных в настоящей работе, такое объяснение вряд ли приемлемо. По-видимому, это явление может рассматриваться как некий атавизм “типичной фрагментации”.

Морфология трубчатого слоя свидетельствует об активных обменных процессах между тегументом и подлежащими структурами. Об этом свидетельствует расширение инвагинатов внутренней мембраны тегумента и наличие в них мелких плотных гранул. Такие же гранулы рассеяны в толще межклеточного материала, что позволяет предполагать их транспорт между тегументом и “полостью” тела. Сходное явление авторы наблюдали ранее у скребней *Filicollis anatis* и *Polytomorphus magnus* Skrjabin, 1913, однако у этих видов диаметр подобных элементов, по форме и плотности напоминающих липидные капли, варьировал (Никишин, 2004). Следует отметить, что во всех случаях электронно-плотные элементы наблюдали только у взрослых скребней. Если гипотеза о липидной природе этих гранул (точнее, капелек) верна, то, учитывая высокое содержание липидов в тегументе скребней, можно допустить их миграцию из тегумента в “полость” тела. Для проверки этого предположения необходимы цитохимические исследования.

Выводы. Результаты гистологического и электронно-микроскопического исследования тегумента цистакантов и взрослых скребней *Acanthocephalus tenuirostris* свидетельствуют об особенностях его строения и функционирования. В тегументе взрослых червей обнаружено явление эвагинации ядерной оболочки и последующей отшнуровки от ядер этих эвагинатов в виде мелких фрагментов. Это явление, названное нами микрофрагментацией, отличается от процесса фрагментации ядер, характерного для развивающихся цистакантов классов *Archiacanthocephala* и *Palaeacanthocephala*, и, предположительно, может быть интерпретировано как пример атавизма. Ярко выраженный везикулярный слой тегумента в виде терминальных расширений инвагинатов наружной плазматической мембраны, характерный для цистакантов и отсутствующий у взрослых скребней, подтверждает функцию этого слоя — секрецию компонентов гликокаликса на поверхность

паразита. Подтверждено наличие волокнистых структур по периферии лакун тегумента, ранее отмеченное рядом авторов у представителей других видов. Остается неясным, можно ли эти структуры рассматривать в качестве “стенок” лакун. Обнаружены косвенные доказательства миграции липидных капель из трубчатого слоя тегумента в полость тела взрослого скребня.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме “Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии” (№ ААА-А17-117012710031-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атрашкевич Г.И.* 2001. Роль водяных осликов *Asellus* s.str. (Crustacea: Isopoda: Asellidae) в паразитарных системах гельминтов Дальнего Востока России // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 87.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В. и др.* 2005. Паразитические черви животных Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 175.
- Барабашова В.Н.* 1971. Строение и роль покровных тканей скребней (Acanthocephala) в их жизнедеятельности // Паразитология. Т. 5. № 5. С. 446.
- Бобровских Э.Ю.* 1992. Ультратонкое строение покровов половозрелых скребней *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) // Паразитология. Т. 26. Вып. 5. С. 396.
- Богоявленский Ю.К., Иванова Г.В.* 1978. Микроструктуры тканей скребней. Москва: Наука.
- Вельш У., Шторх Ф.* 1976. Введение в цитологию и гистологию животных. Москва: Мир. (Welsch V.U., Storch V. 1973. Einführung in Cytologie und Histologie der Tiere. Stuttgart: Gustav Fischer).
- Климова Т.В., Никишин В.П.* 2014. Первые данные о тканевой организации скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Систематика и экология паразитов. Тр. центра паразитологии. Т. 48. Москва: Тов-во научн. изд. КМК. С. 122.
- Никишин В.П.* 2004. Цитоморфология скребней. Москва: ГЕОС.
- Никишин В.П.* 2018. Модификации гликокаликса скребней // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 42. <https://doi.org/10.7868/S000233291801006X>
- Петроченко В.И.* 1956. Акантоцефалы домашних и диких животных. Т. 1. Москва: Изд-во АН СССР.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М.* 2014. Паразитические черви проходных лососевых рыб Северного Охотоморья. Магадан: Кордис.
- Уикли В.С.* 1975. Электронная микроскопия для начинающих. Москва: Мир.
- Butterworth P.* 1969. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex* // Parasitology. V. 59. P. 373.
- Crompton D.W.T.* 1963. Morphological and histochemical observations on *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782), with special reference to the body wall // Parasitology. V. 53. № 3–4. P. 663.
- Dezfuli B.S.* 2000. Host-parasite interface between *Asellus aquaticus* (Isopoda) and larvae of *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala) // Folia Parasitologica. V. 47. P. 154.
- Dezfuli B.S., Bosi G., Rossi R.* 1994. Fine structure of the envelope surrounding the cystacanth of *Acanthocephalus clavula* (Acanthocephala) in its intermediate host *Echinogammarus stammeri* (Amphipoda) // Trans. Amer. Microsc. Soc. V. 113. P. 34.
- Hammond R.A.* 1967. The fine structure of the trunk and praesoma wall of the *Acanthocephalus ranae* (Schrank, 1788), Lühe 1911 // Parasitology. V. 57. № 3. P. 475.
- Lumsden R.D.* 1975. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // Exp. Parasitol. V. 37. № 2. P. 267.
- Marchand B., Grita-Timoulali Z.* 1992. Comparative ultrastructural study of the cuticle of larvae and adults of *Centrorhynchus milvus* Ward, 1956 (Acanthocephala, Centrorhynchidae) // J. Parasitol. V. 78. № 2. P. 355.
- Miller D.M., Dunagan T.T.* 1985. Functional morphology // Biology of the Acanthocephala. Cambridge: Cambridge University Press. P. 73.
- Nikishin V.P.* 1992. Formation of the capsule around *Filicolis anatis* in its intermediate host // J. Parasitol. V. 78. № 1. P. 127.
- Reynolds E.S.* 1963. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. V. 40. P. 43.
- Skorobrekhova E.M., Nikishin V.P.* 2019. Encapsulation of the acanthocephalan, *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904, in the intermediate host, *Spinulogammarus ochotensis* // J. Parasitol. V. 105. № 4. P. 567. <https://doi.org/10.1645/19-22>
- Taraschewski H.* 2000. Host-parasite interaction in Acanthocephala: a morphological approach // Advances in Parasitology. V. 46. P. 1.
- Uznanski R.L., Nickol B.B.* 1980. A sequential ranking system for developmental stages of an acanthocephalan, *Leptorhynchoides thecatus*, in its intermediate host, *Hyalella Azteca* // J. Parasitol. V. 66. P. 121.
- Van Cleave H.J.* 1928. Nuclei of the subcuticula in the Acanthocephala // Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. V. 7. S. 109.

Features of the Organization of the Tegument in Cystacanth and Adult Acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris*

T. V. Davydenko¹, * and V. P. Nikishin¹, **

¹*Institute of the Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia*

**e-mail: sasha17@mail.ru*

***e-mail: nikishin@ibpn.ru*

A comparative light- and electron-microscopic study of the tegument of a formed cystacanth and a mature acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja – Achmerova, 1941) was carried out. It was shown that, in addition to morphometric differences, the tegument of cystacanth differs from that of the adult acanthocephalan by terminal expansions of invaginations of the outer tegument membrane, presumably due to the secretion of glycocalyx material. In the tegument of an adult acanthocephalan, a process of detachment from the nuclei of small fragments was found, which may be an analogue of the well-known process of nuclear fragmentation that occurs at the early stages of postembryonic development. It has been shown that in many cases tegument lacunae are not completely limited by dense formations resembling fibrils on sections.

Keywords: acanthocephalans, tegument, glycocalyx, cyst, lacunae, nuclear fragmentation