

УДК 576.895.133

ТКАНЕВАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ СКРЕБНЯ *ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS* (PALAEACANTHOCEPHALA, ECHINORHYNCHIDA)

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

^аИнститут биологических проблем Севера ДВО РАН,
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: sasha17@mail.ru

**e-mail: nikishin@ibpn.ru

Поступила в редакцию 21.04.2023 г.

После доработки 26.04.2023 г.

Принята к публикации 01.09.2023 г.

Проведено гистологическое и электронно-микроскопическое исследование половой системы самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Установлено, что организация и строение органов половой системы исследованного скребня в целом сходны с таковыми, характерными для представителей класса Palaeacanthocephala. В ее составе выявлены парные семенники с семяпроводами (которые затем объединяются в общий семяпровод), шесть цементных желез, сумка Сэффтигена, копулятивная бурса и пенис. Дистальная часть семяпровода, сумка Сэффтигена, бурса и основание пениса окружены генитальной оболочкой. Показано, что оболочки органов половой системы образованы группами миофиламентов, погруженными в волокнистый межклеточный материал, по всей вероятности являющийся производным мышечной ткани. Наиболее мощные мышечные пучки обнаружены в составе генитальной оболочки. Не удалось подтвердить существующее мнение о симпластической организации органов мужской половой системы скребней.

Ключевые слова: акантоцефалы, мужская половая система, семенники, цементные железы, *Acanthocephalus tenuirostris*

DOI: 10.31857/S0044513423110041, EDN: HGXCPN

Согласно существующим представлениям, мужская половая система скребней состоит из парных (в редких случаях одного) семенников, выводных протоков, цементных желез, сумки Сэффтигена, пирамидных желез, копулятивной бursы и пениса (Parshad, Crompton, 1981). Большая часть органов системы, за исключением семенников и проксимальной части выводных протоков, окружены генитальной оболочкой (Miller, Dunagan, 1985). Эта схема, однако, носит общий характер, и для разных таксонов скребней описаны особенности как в количестве тех или иных органов, так и в характере их организации, например в организации цементных желез (Van Cleave, 1949; Parshad, Crompton, 1981). Противоречивы и сведения о строении стенок органов, включая выводные протоки. Так, генитальная оболочка и оболочка сумки Сэффтигена рассматриваются как “сложный комплекс кольцевых мускулов” (Miller, Dunagan, 1985), тогда как, согласно данным других исследователей, семенники окружены соединительной тканью, которая связывает их с лигаментом (Parshad, Crompton, 1981).

При изучении тканевой организации женской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* мы обнаружили, что выводные пути, включая матку, образованы своеобразной двухслойной тканью, внутренний слой которой представлен цитоплазмой с органоидами, а наружный — включает миофиламенты. Эта ткань, как и клетки субповерхностной мускулатуры, в дополнение к сократительной функции имеют и функцию синтеза межклеточного материала. Кроме того, было обнаружено, что стенка матки не является сплошным образованием, а состоит из “блоков” этой ткани с выраженными межклеточными пространствами между ними. Вероятно, сходными характеристиками обладают и элементы мужской половой системы. С целью проверки этого предположения, а также уточнения особенностей ее тканевой организации нами проведено изучение мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Самцы скребней были получены в результате неполного гельминтологического вскрытия во-

сточносибирских хариусов (*Thymallus arcticus pal-lasii* Valenciennes in Cuvier et Valenciennes 1848) (по: Черешнев и др., 2005), которые были отловлены в среднем течении р. Буюнда — правого притока р. Колыма. Для гистологических исследований скребней фиксировали в 70% спирте, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заключали в парапласт. Для электронно-микроскопических исследований объекты фиксировали в 2% растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4), постфиксировали в 2% растворе тетраоксида осмия на 0.2 М фосфатном буфере, обезвоживали в спиртах восходящей концентрации, контрастировали в 1% растворе уранилацетата на 70% спирте и заключали в смесь Эпона и Аралдита.

Гистологические срезы изготавливали на санном микротоме MC-2, окрашивали гематоксилин-эозином и исследовали в световом микроскопе Olympus CX41 с использованием фотокамеры Olympus E-420. Полутонкие срезы окрашивали смесью (в соотношении 1 : 1) 1% метиленового синего и 1% кристаллического фиолетового. Исследования проводили на том же микроскопе с помощью той же фотокамеры. Ультратонкие срезы получали с помощью микротомы РТ-РС (США), исследования проводили с использованием трансмиссионного электронного микроскопа JEM1400PLUS и фотокамеры SIS Veleta. Всего было исследовано семь самцов скребня *A. tenuirostris*.

Полученные фотографии обрабатывали с помощью комплекта программ CorelDRAW 20.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Половую систему самца скребня *A. tenuirostris* можно условно разделить на 3 части: парные семенники с отходящими от них семяпроводами (vasa efferentia), три пары цементных желез в совокупности с протоками и задняя треть половой системы, органы которой окружены генитальной оболочкой (термин введен Kaiser (1893)) (рис. 1А). Обобщающая схема задней трети репродуктивной системы самца скребня представлена на рисунке 1В.

У исследованных самцов обнаружены два семенника, располагающихся в передней половине тела вдоль его продольной оси последовательно один за другим (рис. 1А). На гистологических срезах семенники окрашиваются в неяркий красномалиновый цвет. Семенник имеет форму эллипсоида, его размеры составляют 343–454 × 208–216 мкм (в среднем 400 × 210 мкм). Оболочка его состоит из двух слоев. Внутренний слой, более тонкий, толщиной 0.6 мкм, электронно-плотный, предположительно имеет мышечную природу. Наружный слой оболочки, толщиной 2.1 мкм,

представлен рыхло организованными волокнами межклеточного материала, которые имеют едва заметную поперечную исчерченность (рис. 2А, 2С).

От каждого семенника идет отдельный семяпровод (vas efferens) (рис. 2С). В составе стенки семяпровода определяются три слоя. Внутренний слой, обращенный к просвету семяпровода, толщиной 0.6 мкм, представляет собой вакуолизируемую мускулатуру с многочисленными тонкими отростками, которые направлены в просвет семяпровода и между которыми наблюдаются сперматозоиды (2С). Средний слой стенки семяпровода, толщиной 0.7 мкм, образован филаментами межклеточного материала. Структурно этот слой напоминает наружный слой оболочки семенника. Третий слой стенки семяпровода представлен мышечной тканью, которая на его начальном участке представлена отдельными мелкими образованиями, но затем их протяженность увеличивается, и слой становится сплошным, достигая 2.1 мкм в толщину, а на его наружной поверхности располагается рыхлый слой межклеточного материала, толщиной 0.5 мкм. В стенке семяпровода мы обнаружили одно ядро вытянутой формы, размерами 41 × 11.5 мкм, с одним ядрышком, диаметром 8.6 мкм (рис. 2В). После проникновения в генитальную оболочку семяпроводы сливаются в единый проток (vas deferens).

Цементные железы, размерами в среднем 210 × 140 мкм, располагаются позади семенников и окрашиваются на гистологических препаратах в более яркий красно-оранжевый цвет, на полутонких срезах — в ярко-синий. На одном срезе мы могли наблюдать до шести цементных овальных желез, слегка деформированных от взаимного сдавливания (рис. 1А, 3А). Каждая из желез организована в виде симпласта и включает до семи-восьми ядер, диаметром до 15 мкм (рис. 3А), располагающихся преимущественно по периферии железы. Цитоплазма желез на электронных микрофотографиях выглядит как относительно однородная масса умеренной электронной плотности с небольшими уплотнениями (рис. 3С, 3Д). Секрет в виде электронно-плотных слегка угловатых гранул, диаметром около 1 мкм, образует скопления до нескольких десятков на срезе (рис. 3Д).

Каждая цементная железа окружена двухслойной оболочкой. Ее внутренний слой окружает железу полностью и представлен рыхлой хлопьевидной субстанцией, напоминающей межклеточный материал (рис. 3С, 3Д). Внешний слой оболочки более плотный, не сплошной и выявляется в виде узких протяженных участков мышечной ткани, с поверхностью которых связаны элементы межклеточного материала (рис. 3С).

Протоки цементных желез (рис. 1А) проникают в генитальную оболочку, расширяются, обра-

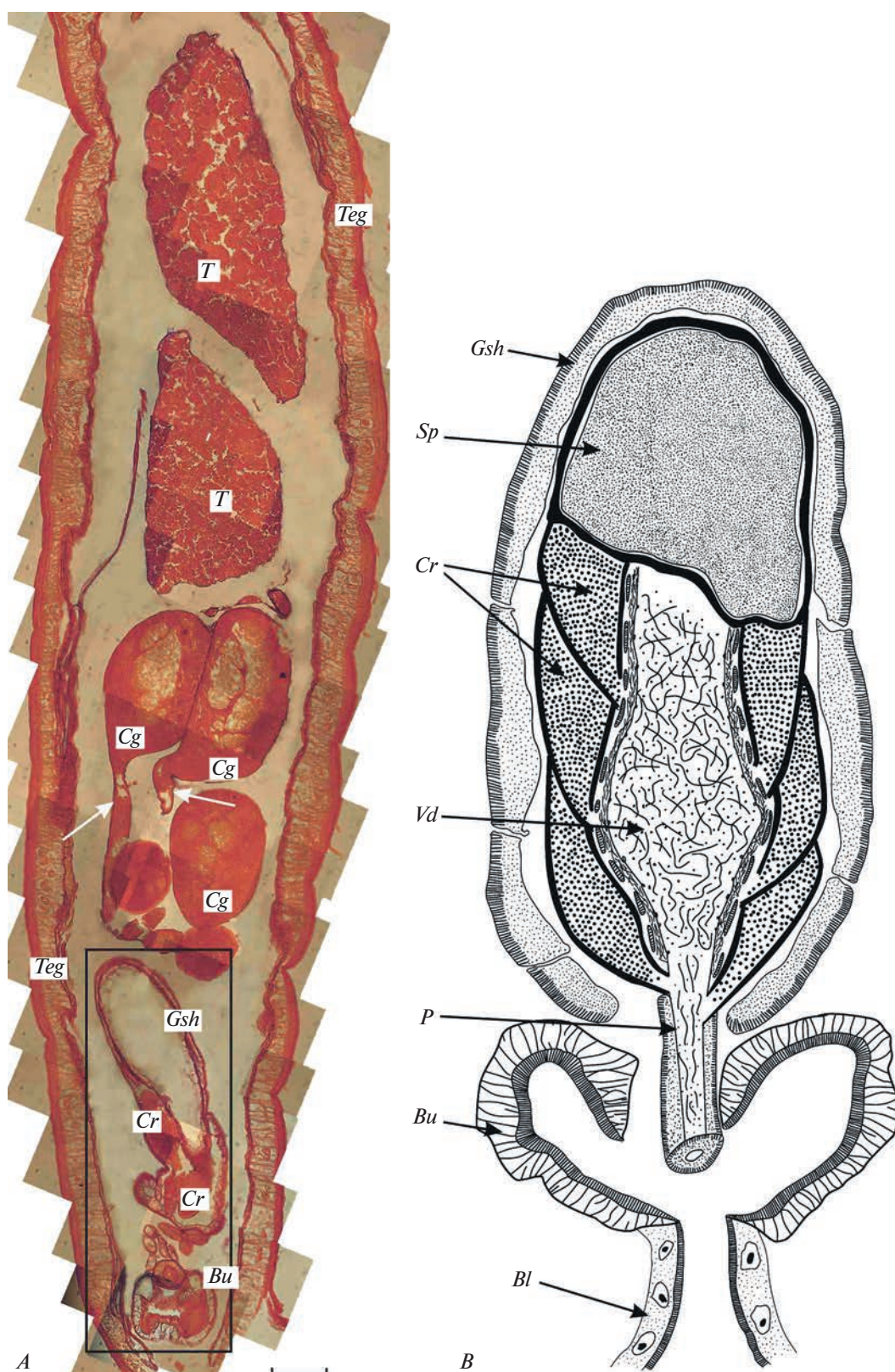


Рис. 1. Общий вид мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *A* — световая микроскопия. Масштаб 100 мкм; *B* — обобщенная схема задней трети мужской половой системы, выделенной прямоугольником на рис. 1*A*. *Bl* — нижняя часть бурсы, *Bu* — верхняя часть бурсы, *Cg* — цементные железы, *Cr* — цементные резервуары, *Gsh* — генитальная оболочка, *P* — пенис, *Sp* — сумка Сэффтигена, *T* — семенники, *Teg* — тегумент, *Vd* — vas deferens. Белыми стрелками показаны протоки цементных желез.

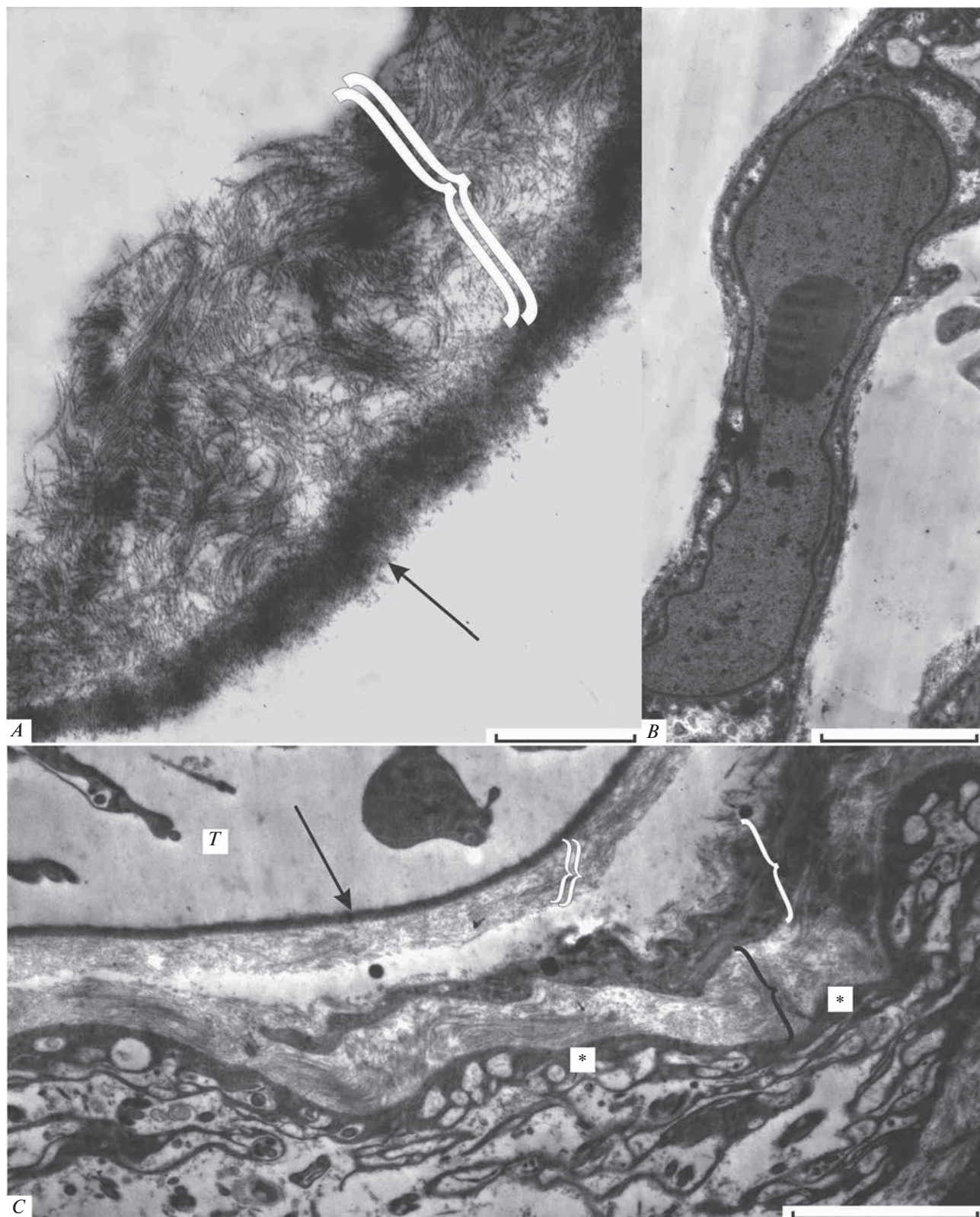


Рис. 2. Семявыводящие пути скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. *A* — оболочка семенника, *B* — ядро в стенке семяпровода (vas efferens), *C* — семяпровод (vas efferens). Стрелкой показан внутренний слой оболочки семенника. Двойной белой скобкой обозначен внешний слой оболочки семенника, белой скобкой — внешний слой стенки семяпровода, черной — средний слой стенки семяпровода, звездочками — внутренний слой стенки семяпровода. Масштаб, мкм: *A* — 1, *B* — 10, *C* — 5.

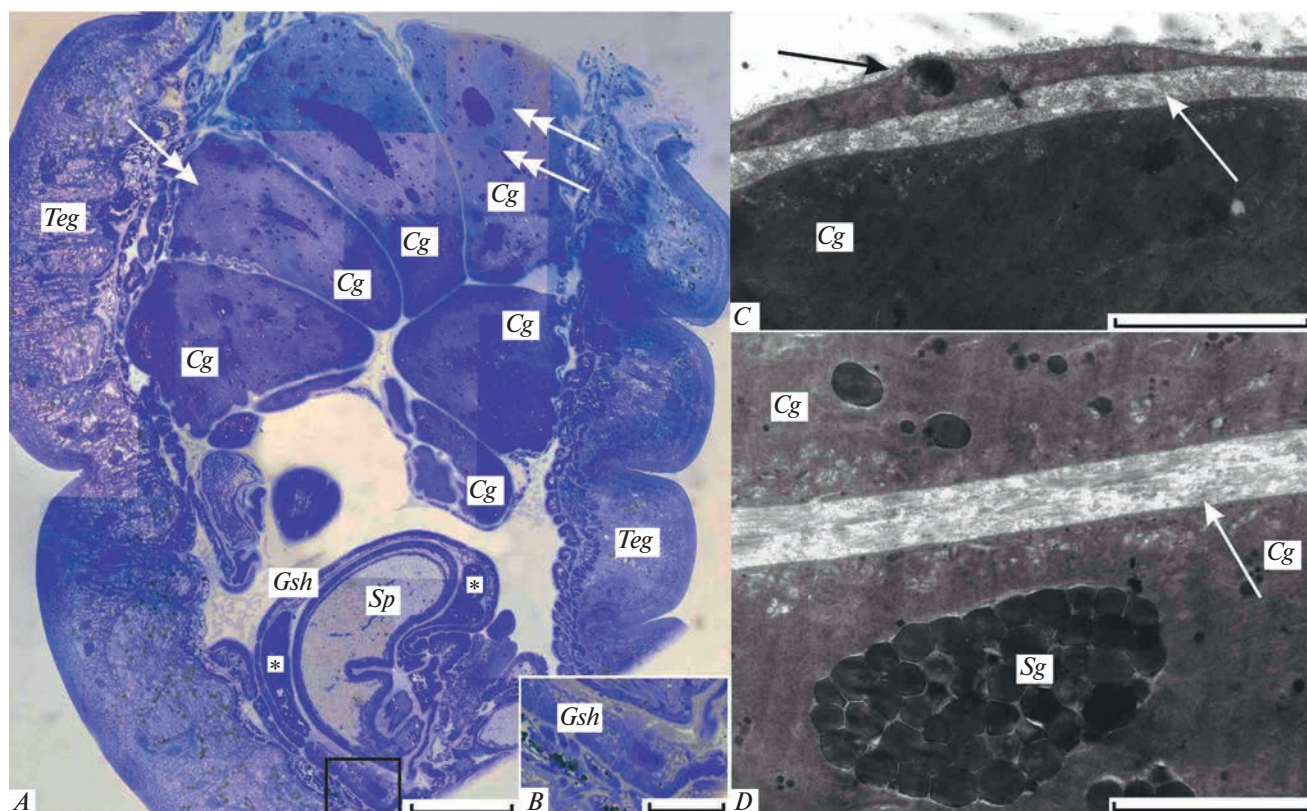


Рис. 3. Цементные железы самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *A* — общий вид (световая микроскопия); *B* — ядро в цитоплазматическом слое генитальной оболочки (фрагмент рис. 3*A*, выделенный прямоугольником); *C*, *D* — цементные железы (электронная микроскопия). *Cg* — цементные железы, *Gsh* — генитальная оболочка, *Sg* — секреторные гранулы, *Sp* — сумка Сэффтигена, *Teg* — тегумент. Звездочкой обозначены цементные резервуары, черной стрелкой показан внешний слой оболочки цементной железы, белыми стрелками — внутренний слой. Белыми стрелками с двойным наконечником показаны ядра в цементных железах. Масштаб, мкм: *A* — 50, *B* — 20, *C* — 5, *D* — 10.

зую цементные резервуары, диаметром до 85 мкм, и открываются в пенис. Резервуары полностью заполнены гранулами секрета за исключением небольших просветов (рис. 1*A*, 3*A*, 4*A*, 4*E*).

Большая часть органов задней трети репродуктивной системы, располагающихся позади цементных желез (протоки цементных желез, общий семяпровод (vas deferens) с семенным пузырьком, сумка Сэффтигена и проксимальная часть пениса), окружены генитальной оболочкой (рис. 1*A*, 4*A*). Представляется, что эта оболочка не является сплошной и организована в виде своеобразных “блоков”. В ее дистальной части “блоки” характеризуются меньшей толщиной и большей протяженностью (рис. 4*C*) по сравнению с проксимальной (рис. 4*D*, 4*E*). В каждом “блоке” определяются два слоя: наружный, мышечный, толщиной в среднем 5.3 мкм, и внутренний, цитоплазматический, толщина которого варьирует в широких пределах, на отдельных участках достигая 12.6 мкм (рис. 4*B*–4*E*). Мышечный слой представлен миофиламентами. Миофиламенты имеют типичную для сократительных элементов

скребней организацию (содержат электронно-плотные септы, отделяющие группы филаментов друг от друга) и ориентированы в кольцевом направлении. Цитоплазматический слой содержит многочисленные митохондрии; на полутонком срезе в этом слое обнаружено ядро, диаметром 14.2 мкм по большей его оси (рис. 3*B*). Между “блоками” наблюдаются просветы от 0.2 до 1.4 мкм, содержащие рыхлый межклеточный материал (рис. 4*B*, 4*D*, 4*E*). Такой же материал покрывает мембрану, окружающую “блоки”.

Сумка Сэффтигена располагается в верхней части генитальной оболочки и заполнена хлопьевидным материалом умеренной электронной плотности, на полутонких срезах окрашивающимся в бледно-голубой цвет (рис. 3*A*). Стенка сумки сплошная, но, как и стенка генитальной оболочки, двухслойная и образована внешним мышечным и внутренним цитоплазматическим слоями (рис. 4*C*).

Стенка семенного пузырька по своей структуре сходна со стенкой семяпровода, но заметно уступает ей по толщине и также образована моди-

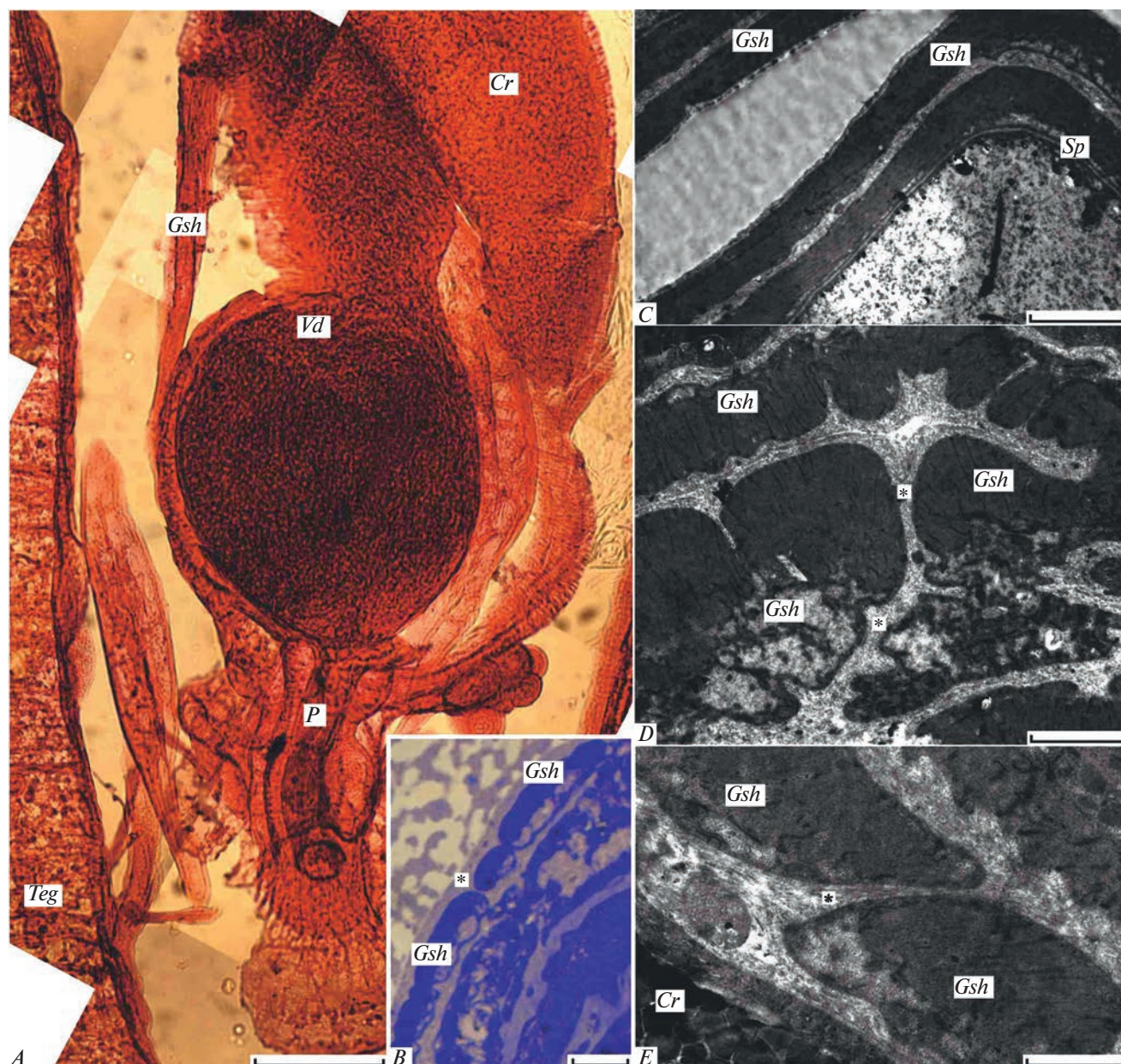


Рис. 4. Генитальная оболочка самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *A* – общий вид нижней трети мужской половой системы скребня (световая микроскопия, гистологический препарат); *B* – “блоки” генитальной оболочки (световая микроскопия); *C* – верхняя часть генитальной оболочки; *D*, *E* – “блоки” генитальной оболочки (электронная микроскопия). *Cr* – цементные резервуары, *Gsh* – генитальная оболочка, *P* – пенис, *Sp* – сумка Сэффтигена, *Teg* – тегумент, *Vd* – vas deferens. Звездочками показаны промежутки между “блоками” генитальной оболочки. Масштаб, мкм: *A* – 50; *B*, *C* – 10; *D* – 5; *E* – 2.

фицированной мышечной тканью и межклеточным материалом. Семенной пузырек полностью заполнен сперматозоидами (рис. 5*A*), жгутики которых имеют характерную формулу микротрубочек $9 \times 2 + 2$.

Пенис представляет собой вытянутый канал с мышечной стенкой, в который впадают семяпровод (vas deferens) и протоки цементных желез

(рис. 4*A*, 5*B*). Этот канал пронизывает верхнюю часть бурсы и открывается в ее полость.

Бурса (копулятивная бурса по: Parshad, Crompton, 1981) является конечным органом мужской половой системы и представляет собой полостной орган, незамкнутый сверху и снизу. Стенки верхней и нижней частей бурсы (термины по: Asaolu, 1981) морфологически различаются. Стенка верхней части бурсы состоит из рыхлой вакуоли-

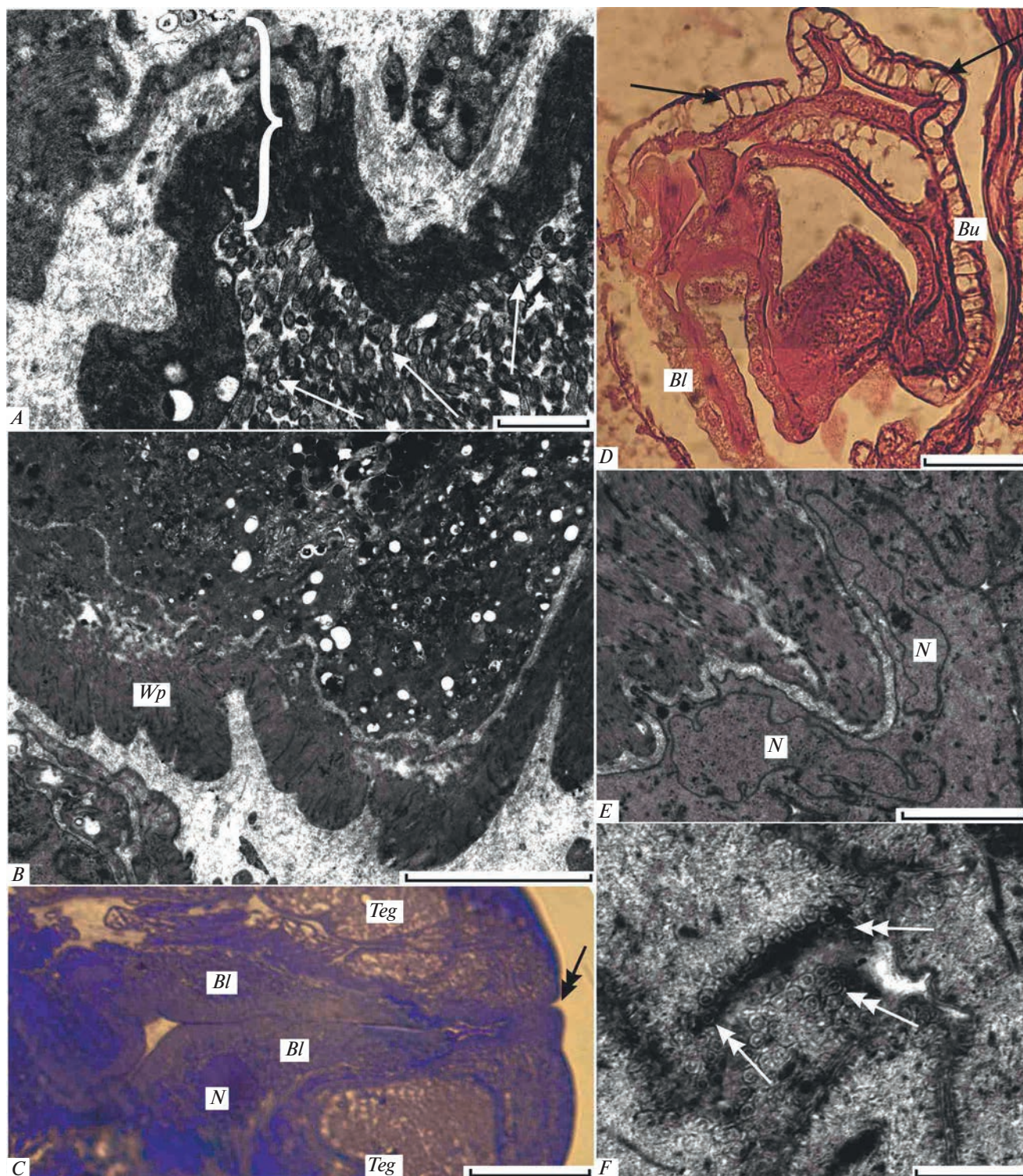


Рис. 5. Органы нижней трети мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *A* — стенка семяпровода (vas deferens); *B* — фрагмент пениса; *C*, *D*, *E*, *F* — нижняя часть бursы на разных увеличениях (*A*, *B*, *E*, *F* — электронная микроскопия; *C* — световая микроскопия; *D* — световая микроскопия, гистологический препарат). *Bl* — нижняя часть бursы, *Bu* — верхняя часть бursы, *N* — ядра в нижней части бursы, *Teg* — тегумент, *Wp* — стенка пениса. Черными оди-
 нарными стрелками показаны “мышечные стойки” верхней части бursы, двойными — половое отверстие самца. Бе-
 лыми одианарными стрелками показаны — поперечные срезы жгутиков сперматозоидов, белыми двойными — попе-
 речные срезы предполагаемого поперечно-полосатого слоя стенки бursы, включающего инвагинаты наружной мем-
 браны. Белой скобкой обозначена стенка семяпровода (vas deferens). Масштаб, мкм: *A* — 2, *B* — 10, *C* — 20, *D* — 50, *E* — 5, *F* — 1.

зированной ткани, пересеченной многочисленными узкими сгущениями ее содержимого (мышечными “стойками” по: Asaolu, 1981) (рис. 5D). Толщина этой стенки составляет в среднем 18.2 мкм. Стенка нижней части бursy тоньше и не превышает в толщину 15 мкм (рис. 5C, 5D). Она представляет собой модифицированный тегумент, о чем свидетельствуют срезы его поперечно-полосатого слоя, включающего инвагинаты наружной мембраны (рис. 5F), а также многочисленные ядра, по форме и размерам аналогичные ядерным фрагментам тегумента (рис. 5D, 5E). Стенки обеих частей стенки бursy подстилаются узким мышечным слоем.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительные результаты изучения общей морфологии самцов скребней были опубликованы нами ранее (Давыденко, Никишин, 2018, 2018a). Мужская половая система скребня *Acanthocephalus tenuirostris* по своим количественным и качественным характеристикам сходна с таковой других представителей класса *Palaeacanthocephala* (Петроченко, 1956; Miller, Dunagan, 1985). В ее составе определяются парные семенники, парные семяпроводы (*vasa efferentia*), которые после проникновения через генитальную оболочку сливаются в единый семяпровод (*vas deferens*), цементные железы, сумка Сэффтигена, копулятивная бурса и пенис.

Для некоторых скребней, в частности видов рода *Acanthocephalus*, включая и исследованный нами вид, описаны случаи односеменниковости (монорхизма), что рассматривается либо как патология (Петроченко, 1956), либо как результат слияния семенников (Bullock, 1962). В нашем исследовании у всех исследованных самцов обнаружено по два семенника, заключенных в двухслойную оболочку. Внешний слой оболочки является межклеточным материалом, состоящим, предположительно, из коллагеновых волокон, о чем свидетельствует их легкая поперечная исчерченность. Структура внутреннего слоя не определяется. Поскольку у скребней отсутствует соединительная ткань и функцию синтеза межклеточного материала выполняют исключительно клетки мускулатуры (Никишин, 2004), можно предположить, что межклеточный материал оболочки семенника, а также других оболочек органов половой системы синтезируется мышечными элементами, входящими в состав их стенок. Таким образом, внутренний слой оболочки семенников, по всей вероятности, представляет собой модифицированные мышечные элементы. Не удалось подтвердить мнение о том, что оболочка семенника является выростом стенки лигамента, как это бы-

ло отмечено у скребня *Moniliformis moniliformis* (Asaolu, 1981).

Согласно имеющимся данным, сперматозоиды у скребней, представляющих разные классы, различаются по строению, причем основное различие заключается в ультраструктуре жгутика. Так, у представителей класса *Eoacanthocephala* микротрубочки жгутика организованы по формуле $9 \times 2 + n$, где n варьирует от 0 до 5 (Marchand, Mattei, 1977). У подавляющего большинства видов из двух других классов формула жгутика типичная для “двигательных” ресничек — $9 \times 2 + 2$ (Foata et al., 2012; и др.) за исключением некоторых представителей видов *Illiosentis furcatus*, *Pomphorhynchus laevis* и *Leptorhynchoides plagicephalus* (*Palaeacanthocephala*), у которых центральные микротрубочки единичные или отсутствуют (Marchand, Mattei, 1976; Carcupino, Dezfuli, 1995; Foata et al., 2004, 2012a). У исследованных нами скребней микротрубочки организованы по формуле $9 \times 2 + 2$, характерной для большинства *Palaeacanthocephala*. При этом в ряде публикаций в формуле жгутиков или ресничек не указывается, что периферические элементы состоят из двойных трубочек, и это, на наш взгляд, может привести к путанице.

При изучении мужской половой системы скребней особое внимание исследователей привлекали цементные железы и продуцируемый ими секрет (Dezfuli, 2000; Dezfuli et al., 1998, 2001). Количество цементных желез является родовым признаком и, согласно литературным данным (Van Cleave, 1949), для рода *Acanthocephalus* оно равно шести. Наши исследования подтверждают этот факт. Все цементные железы организованы в виде симпластов, и в этом отношении они сходны с железами взрослых скребней *Acanthocephalus anguillae* (Dezfuli et al., 2001) и *Pomphorhynchus laevis* (Dezfuli et al., 1998, 1999). Во всех этих случаях, а также у исследованных нами скребней ядра цементных желез характеризуются значительными размерами, тем не менее некоторые авторы рассматривают эти ядра как ядерные фрагменты (Dezfuli et al., 1998). В то же время в цементных железах исследованных скребней мы не обнаружили признаков дегенерации ядер, которые были отмечены у других видов (Dezfuli et al., 1998, 2001).

При этом цементные резервуары были полностью заполнены гранулами секрета, что может свидетельствовать о предшествующей интенсивной его выработке. Таким образом, секреторная активность цементных желез у исследованных скребней может быть связана с их возрастом или же носит периодический характер и регулируется по принципу обратной связи.

Согласно данным литературы, цементные железы окружены волокнистой оболочкой, связанной с лигаментом (Asaolu, 1981; Dezfuli et al., 1998, 2001; и др.); при этом авторы не указывают на возможный источник формирования этой оболочки. У исследованных скребней в составе оболочек всех органов мужской половой системы (включая цементные железы), помимо волокнистого (фиброзного) материала, нами обнаружены мышечные элементы. Ранее нами была показана роль субповерхностной мускулатуры скребней в синтезе межклеточного материала (Никишин, 2004). Можно предполагать, что фиброзный материал, обнаруженный в составе оболочек внутренних органов скребней, также образуется именно мышечными элементами, входящими в состав этих оболочек. Однако мы не смогли подтвердить связь оболочек цементных желез, равно как и оболочек других органов половой системы исследованных скребней, с лигаментом. В то же время отрицать эту связь также нет оснований, поскольку лигамент, как было показано на ультратонком уровне, содержит в своем составе мышечные элементы (Кусенко, Никишин, 2017). В оболочках цементных желез исследованных скребней мышечный компонент представлен протяженными группами миофиламентов неопределенного направления.

Особый интерес представляет морфология генитальной оболочки. В имеющейся у нас литературе отсутствуют сведения о тонкой морфологии генитальной оболочки у представителей класса Palaeacanthocephala. У *Moniliformis moniliformis* (Archiacanthocephala) генитальная оболочка представляет собой стенку из кольцевых мышц с включением “крупных вакуолярных пространств” (Asaolu, 1981). У исследованных нами скребней генитальная оболочка образована крупными “блоками”, окруженными рыхлым межклеточным материалом. Каждый “блок” включает пучок циркулярных миофиламентов, расположенный в его внешней части, и цитоплазму, занимающую остальную часть “блока”. Отметим, что организация дистальной и проксимальной частей генитальной оболочки несколько различается. Этот факт вскользь упоминается в работе Miller и Dunagan (1985). Возможно, эти различия обусловлены сокращением образующих ее мышц: на имеющихся у нас препаратах мышцы проксимальной части сокращены, тогда как мышцы дистальной части расслаблены. Только в одном из “блоков” было обнаружено ядро, поэтому невозможно определить, является ли ткань, образующая генитальную оболочку, симпластом. Тем не менее состав ее из отдельных элементов (“блоков”) не позволяет рассматривать ее как симпласт или синци-

тий. Такой же вывод был сделан при изучении морфологии матки самок скребней *A. tenuirostris*, описанной нами ранее (Давыденко, Никишин, 2022). Обсуждение функции генитальной оболочки в имеющейся у нас литературе отсутствует. Можно лишь предполагать, что, имея в составе своей стенки относительно мощные мышечные элементы, генитальная оболочка способствует выведению в половые пути содержимого семенного пузырька и резервуаров цементных желез.

Организация стенки бursы у исследованных скребней в целом совпадает с таковой скребня *Moniliformis moniliformis* (Dunagan, Miller, 1978; Asaolu, 1981). Согласно данным этих авторов, стенка бursы образована вакуолизированной мышечной тканью, пересеченной многочисленными “мышечными стойками” (Asaolu, 1981). У исследованных нами скребней мышечные элементы образуют внутренний слой стенки верхней части бursы, тогда как характер вакуолизированной ткани внешнего слоя и пересекающих его полосок материала определить не удалось. Стенка нижней части бursы у исследованных скребней, вероятно, является модифицированным продолжением тегумента, о чем свидетельствуют срезы инвагинатов наружной мембраны, характерных для поперечно-полосатого слоя тегумента. Как и тегумент, стенка нижней части бursы подстилается мышечными элементами.

Полученные результаты подтверждают высказанное ранее мнение о мускулатуре скребней как ткани, которая выполняет не только сократительную функцию, но и синтезирует межклеточный материал (Никишин, 2004). При этом если ранее обе функции связывались с субповерхностной мускулатурой, то полученные здесь результаты позволяют распространить это мнение и на мышечные элементы, входящие в состав органов мужской половой системы. В то же время полученные результаты не позволили подтвердить существующее мнение о симпластической организации тканей внутренних органов скребней (Вестхайде, Ригер, 2008). Необходимы дальнейшие специальные исследования с целью проверки и уточнения этого мнения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме: “Гельминты в биоценозах северо-восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика” № регистрации: 1021060307693-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вестхайде В., Ругер Р., 2008. Зоология беспозвоночных. Т. 2: от артропод до иглокожих и хордовых. М.: Товарищество научных изданий КМК. 422 с.
- Давыденко Т.В., Никишин В.П., 2018. Организация женской и мужской половых систем скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Труды центра паразитологии. "Биоразнообразие паразитов". М.: Товарищество научных изданий КМК. Т. L. С. 78–80.
- Давыденко Т.В., Никишин В.П., 2018а. Первые данные о половой системе самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Материалы VI Съезда Паразитологического общества: Международная конференция "Современная паразитология — основные тренды и вызовы". Санкт-Петербург. С. 70.
- Давыденко Т.В., Никишин В.П., 2022. Особенности тканевой организации женской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida) // Зоологический журнал. Т. 101. № 9. С. 963–974.
- Кусенко К.В., Никишин В.П., 2017. Тканевая организация лигамента скребня *Neoechinorhynchus beringianus* (Mikhailova et Atrashkevich, 2008) (Acanthocephala, Eoacanthocephala) // Биология внутренних вод. № 2. С. 25–29.
- Никишин В.П., 2004. Субповерхностная мускулатура скребней (Acanthocephala) и ее роль в образовании межклеточного материала // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 716–731.
- Петроченко В.И., 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 1. М.: Издательство Академии наук СССР. 436 с.
- Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Скопец М.Б., Грунин С.И., 2005. Морские и пресноводные рыбы Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Отв. ред. Черешнев И.А. Владивосток: Дальнаука. С. 545–575.
- Asaolu S.O., 1981. Morphology of the reproductive system of male *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) // Parasitology. V. 82. P. 297–309.
- Bullock W.L., 1962. A new species of *Acanthocephalus* from New England fishes with observations on variability // Journal of Parasitology. V. 48. P. 442–451.
- Carcupino M., Dezfuli B.S., 1995. Ultrastructural study of mature sperm of *Pomphorhynchus laevis* Müller (Acanthocephala: Palaeacanthocephala), a fish parasite // Invertebrate Reproduction and Development. V. 28. № 1. P. 25–32.
- Dezfuli B.S., 2000. Study of cement apparatus, cement production and transportation in adult male *Neoechinorhynchus rutili* (Acanthocephala, Eoacanthocephala) // Parasitology Research. V. 86. № 10. P. 791–796.
- Dezfuli B.S., Onestini S., Carcupino M., Mischiati C., 1998. The cement apparatus of larval and adult *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala: Palaeacanthocephala) // Parasitology. V. 116. P. 437–447.
- Dezfuli B.S., Capuano S., Pironi F., Mischiati C., 1999. The origin and function of cement gland secretion in *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) // Parasitology. V. 119. P. 649–653.
- Dezfuli B.S., Simoni E., Mischiati C., 2001. The cement apparatus of larval and adult *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala), with notes on the copulatory cap and origin of gland secretion // Parasitology Research. V. 87. № 4. P. 199–305.
- Dunagan T.T., Miller D.M., 1978. Muscles of the reproductive system of male *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala) // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. V. 45. P. 69–76.
- Foata J., Dezfuli B.S., Pinelli B., Marchand B., 2004. Ultrastructure of spermiogenesis and spermatozoon of *Leptorhynchoides plagicephalus* (Acanthocephala, Palaeacanthocephala), a parasite of the sturgeon *Acipenser naccarii* (Osteichthyes, Acipenseriformes) // Parasitology Research. V. 93. № 1. P. 56–23.
- Foata J., Quilichini Y., Dal Pos N., Greani S., Marchand B., 2012. Ultrastructural study of spermiogenesis and the spermatozoon *Acanthocephaloides incrassatus* (Molin, 1858) (Acanthocephala, Palaeacanthocephala, Arrhythmacanthidae) from *Anguilla anguilla* (Pisces, Teleostei) in Urbano ponds (Corsica Island) // Parasitology Research. V. 111. P. 271–281.
- Foata J., Quilichini Y., Justine J.-L., Bray R.A., Marchand B., 2012a. Ultrastructural study of spermiogenesis and the spermatozoon of *Cavisoma magnum* (Southwell, 1927) (Acanthocephala, Palaeacanthocephala, Cavisomidae), from *Siganus lineatus* (Pisces, Teleostei, Siganidae) (Valenciennes, 1835) in New Caledonia // Micron. V. 43. P. 141–149.
- Kaiser J., 1893. Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung // Bibliotheca Zoologica. V. 11. № 3. 148 p.
- Marchand B., Mattei X., 1976. Preceded flagelles spermiques dans les spheres ovariennes des Eoacanthocephales // Journal of Ultrastructure Research. V. 56. № 3. P. 331–338.
- Marchand B., Mattei X., 1977. La spermatogenèse des Acanthocephales: III. Formation du dérivé centriolaire au cours de la spermiogenèse de *Serrasentis socialis* Van Cleave, 1924 (Paleacanthocephala, Gorgorhynchida) // Journal of Ultrastructure Research. V. 59. № 3. P. 263–271.
- Miller D.M., Dunagan T.T., 1985. Functional morphology // Biology of the Acanthocephala. Cambridge: Cambridge University Press. P. 73–123.
- Parshad V.R., Crompton D.W.T., 1981. Aspects of acanthocephalan reproduction // Advances in Parasitology. V. 19. P. 73–138.
- Van Cleave H.J., 1949. Morphological and phylogenetic interpretation of the cement glands in the Acanthocephala // Journal of Morphology. V. 84. P. 427–457.

**TISSUE ORGANIZATION OF THE MALE REPRODUCTIVE SYSTEM
OF THE ACANTHOCEPHALAN, *ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS*
(PALAEACANTHOCEPHALA, ECHINORHYNCHIDA)**

T. V. Davydenko^{1, *}, V. P. Nikishin^{1, **}

¹*Institute of the Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Portovaya Str. 18, Magadan, 685000 Russia*

**e-mail: sesha17@mail.ru*

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

Histological and electron microscopic studies of the male reproductive system of the acanthocephalan, *Acanthocephalus tenuirostris* show that its organization and structure are generally similar to those characteristic of representatives of the class Palaeacanthocephala. In its composition, paired testes with sperm ducts, which are combined into a common vas deferens, six cement glands, Sefftigen's pouch, a copulatory bursa and a penis are identified. The distal part of the vas deferens, Sefftigen's pouch, the bursa and the base of the penis are surrounded by the genital sheath. The shells of the organs of the reproductive system are shown to be formed by fragments of muscle tissue immersed into fibrous intercellular material, which most likely is a derivative of muscle tissue. The most powerful muscle bundles were found in the genital sheath. It appears impossible to confirm the existing opinion concerning a symplastic organization of the organs of the reproductive system in male acanthocephalans.

Keywords: anatomy, testes, cement glands, Acanthocephalus tenuirostris