

УДК 576.895.121

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ТЕГУМЕНТА МЕТАЦЕСТОДЫ
BRANCHIOPODATAENIA PACIFICA (SPASSKY & JURPALOVA, 1968)
BONDARENKO & KONTRIMAVICHUS, 2004 ПОСЛЕ ЭКСЦИСТИРОВАНИЯ**

Поспехова Н. А.

ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: posna@ibpn.ru

Приведены первые данные об ультраструктуре тегумента метацестод *Branchiopoddataenia pacifica* после разрушения наружной неклеточной оболочки (экзоцисты). Тегумент лярвальных и дефинитивных отделов секретирует разные по морфологии виды материала: для цисты характерны везикулы, в основании хвостового придатка выделяются плотные гранулы неправильной формы; для сколекса типичны секреторные капли с гранулярным материалом и везикулами.

Ключевые слова: метацестода, *Branchiopoddataenia*, эксцистирование, ультраструктура, секреция тегумента.

DOI: 10.34078/1814-0998-2022-3-93-100

Плоские паразитические черви отряда Cyclophylleida (цепни) имеют сложный жизненный цикл, включающий, как правило, двух хозяев – промежуточного и окончательного, или дефинитивного. Роль каждого из них в онтогенезе паразита четко определена, причем на долю промежуточного хозяина приходятся важнейшие этапы – метаморфоз и становление дефинитивных черт организации (кроме половой системы). Успешность этих этапов обеспечивается специфическими эмбриоадаптациями цестод – защитными оболочками разного строения и генеза (Bondarenko, Kontrimavichus, 1976; Краснощеков, Томиловская, 1978; Регель, 1986). Неклеточные наружные оболочки (экзоцисты) формируются сразу после попадания в полость тела промежуточного хозяина (Краснощеков, Томиловская, 1978), клеточные экзоцисты формируются позже, в процессе первой инвагинации (Гуляев, 1977; Никишин, 2009; Регель и др., 2013). Освобождение от оболочек (эксцистирование) происходит поэтапно: в начальных отделах пищеварительного тракта окончательного хозяина разрушается наружная оболочка (экзоциста), в кишечнике – внутренняя, или эндоциста.

Покровы цестод, из-за отсутствия у них пищеварительной и циркуляторной систем, берут на себя функцию взаимодействия с организмом хозяина (Lumsden, 1975), поэтому процессы, происходящие в тегументе лярвальных

форм (метацестод) по мере исчезновения защитных оболочек, представляют особый интерес для понимания механизмов адаптации паразита при смене хозяев.

Объект изучения, цестода *Branchiopoddataenia pacifica* (Spassky & Jurpalova, 1968) Bondarenko & Kontrimavichus, 2004, относится к семейству Hymenolepididae и является специфическим паразитом чаек; в качестве промежуточных хозяев представителей рода зарегистрированы только жаброногие раки (Branchiopoda), что послужило одной из причин организации рода *Branchiopoddataenia* (Bondarenko, Kontrimavichus, 2004a).

Целью настоящей работы является изучение строения покровов метацестоды *B. pacifica* после разрушения наружной неклеточной оболочки (экзоцисты) при извлечении паразита из экспериментального промежуточного хозяина – листоного рака *Cyzicus tetracerus* (Krynicky, 1830).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полностью развитые метацестоды *B. pacifica* были получены при скормливании яиц зрелых цестод из серебристой чайки *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763 (современное название – *Larus vegae* Palmén, 1887) рачкам *C. tetracerus*; подробности эксперимента опубликованы (Bondarenko, Kontrimavichus, 2004b). Метацестод *B. pacifica* из промежуточных хозяев мы извлекали в 0.65 %-ном растворе NaCl с помощью препаровательной иглы, что приводило к разрушению тонкой, прозрачной наружной оболочки.

Интервал между извлечением метастод и помещением их в фиксатор (4 %-ный раствор глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере pH 7.2) составил около 1 ч. Метастоды при этом сохраняли подвижность – регистрировались движения сколекса и хоботка. После фиксации в течение 12 ч проводили дофиксацию в 2 %-ном растворе OsO_4 в 0.2 М фосфатном буфере (pH 7.2) в течение 12 ч, обезвоживали и заливали в смесь ЭПОН-аралдит. В процессе обезвоживания образцы окрашивали насыщенным раствором уранилацетата в 70 %-ном этаноле в течение ночи. Ультратонкие срезы (90 нм), полученные на ультратомах LKB (Швеция) и RTPC (Boeckeler Instruments, США) просматривали в просвечивающих электронных микроскопах JEM-1011 (JEOL, Япония) при 80 кВ и JEM-1400Plus (JEOL, Япония) при 80 кВ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На обзорных срезах при малом увеличении ($\times 1200$ – 2000) циста сохраняет овальную форму; у ее заднего полюса виден хвостовой придаток (рис. 1, а). В центральной части цисты располагается сколекс с присосками и хоботком, вооруженным крючьями. В шейке, граничащей со стенкой цисты, видны крупные известковые тельца; внутренняя поверхность цисты отделена от шейки узкой щелью – остатком первичной полости. Хорошо заметна плотная дистальная цитоплазма тегумента цисты, отделенная от глубжележащих слоев более светлым и более широким фиброзным слоем с включением мышечных волокон. Поверхность тегумента цисты покрыта сетчатым гликокаликсом, пронизанным микроворсинками и содержащим многочисленные везикулы (рис. 1, б, в). Толщина гликокаликса составляет 2–3 мкм. Базальная пластинка, подстилающая дистальную цитоплазму, плохо различима и чаще представляет собой единое целое с фиброзным слоем, который состоит из наружного отдела с радиальной ориентацией мышечных и фиброзных волокон, и внутреннего, в котором мышечные и фиброзные волокна ориентированы продольно. Его толщина 0.7–3.2 мкм.

В стенке цисты отмечены клетки протонезидиальной системы – циртоциты и экскреторные каналы разного диаметра (рис. 1, б). На заднем полюсе цисты, у основания хвостового придатка, экскреторные каналы подходят к поверхности тегумента, но мы не наблюдали контакта полости каналов с внешней средой (рис. 1, а).

Толщина дистальной цитоплазмы тегумента цисты 0.3–1.5 мкм. Плотный материал, заполняющий дистальную цитоплазму, имеет разрежения, которые часто приурочены к местам соединения с отростками цитонов тегумента. По этим отросткам поступают везику-

лы, которые затем выделяются на поверхность (рис. 1, з). В цитонах наблюдаются многочисленные зоны Гольджи (рис. 1, з) и умеренно развитый шероховатый эндоплазматический ретикулум (ШЭР). Расширенные цистерны ШЭР характерны для миоцитов, где они занимают значительную часть цитоплазмы (рис. 1, д). Миоцитоны лежат глубже цитонов тегумента, рядом с внутренним слоем цисты. Этот слой состоит из нескольких десятков тонких пластин, расположенных более плотно в латеральной части цисты и расходящихся у полюсов (рис. 1, а, б). Пространство между внутренним слоем цисты и пристеночной частью шейки представляет собой остатки первичной полости (рис. 1, а, б).

Сразу под фиброзным слоем, иногда в одном слое с цитонами тегумента, располагаются клетки, содержащие сферические плотные гранулы диаметром от 150 нм до 1.2 мкм (рис. 1, б, з, д). Отростки с гранулами и липидными каплями, сходными с ними по диаметру и плотности, контактируют с фиброзно-мышечным слоем либо внедряются в его толщу. Отдельные гранулы регистрируются вблизи циркулярных мышечных волокон наружной части фиброзного слоя (рис. 1, е).

Тегумент хвостового придатка имеет плотную дистальную цитоплазму толщиной 0.2–0.7 мкм. Микроворсинки, покрывающие тегумент, достигают 10 мкм в длину; заметных следов сетчатого гликокаликса не наблюдается (рис. 2, а). Фиброзный слой, отделяющий дистальную цитоплазму от цитонов, также состоит из двух слоев (циркулярного внешнего и продольного внутреннего) и достигает 3 мкм в толщину (рис. 2, а, б). Цитоны тегумента хвостового придатка характеризуются плотной цитоплазмой с небольшим количеством каналов ШЭР, ядра цитонов угловатой формы.

Тегумент основания хвостового придатка имеет меньшую плотность, меньшую толщину (около 0.2 мкм), неравномерное распределение микроворсинок и явные признаки секреции плотного материала (рис. 2, в). Секреторные гранулы высокой электронной плотности, неправильной формы и размерами от 80 до 450 нм поступают в цитоплазму и выделяются во внешнюю среду микроапокриновым способом.

В полости цисты регистрируется рыхлый гранулярный материал и везикулы. Тегумент сколекса и шейки выделяют в полость цисты секреторные капли с материалом умеренной электронной плотности (рис. 2, з). Диаметр капель достигает 3 мкм, содержимое их напоминает матрикс дистальной цитоплазмы тегумента шейки с включением везикул, а поверхность капель покрыта фрагментами микротрихий.

Полость цисты около присосок заполнена мелкими везикулами (рис. 2, д). Тегумент присосок покрыт коническими микротрихиями с выраженной фиксаторной частью.

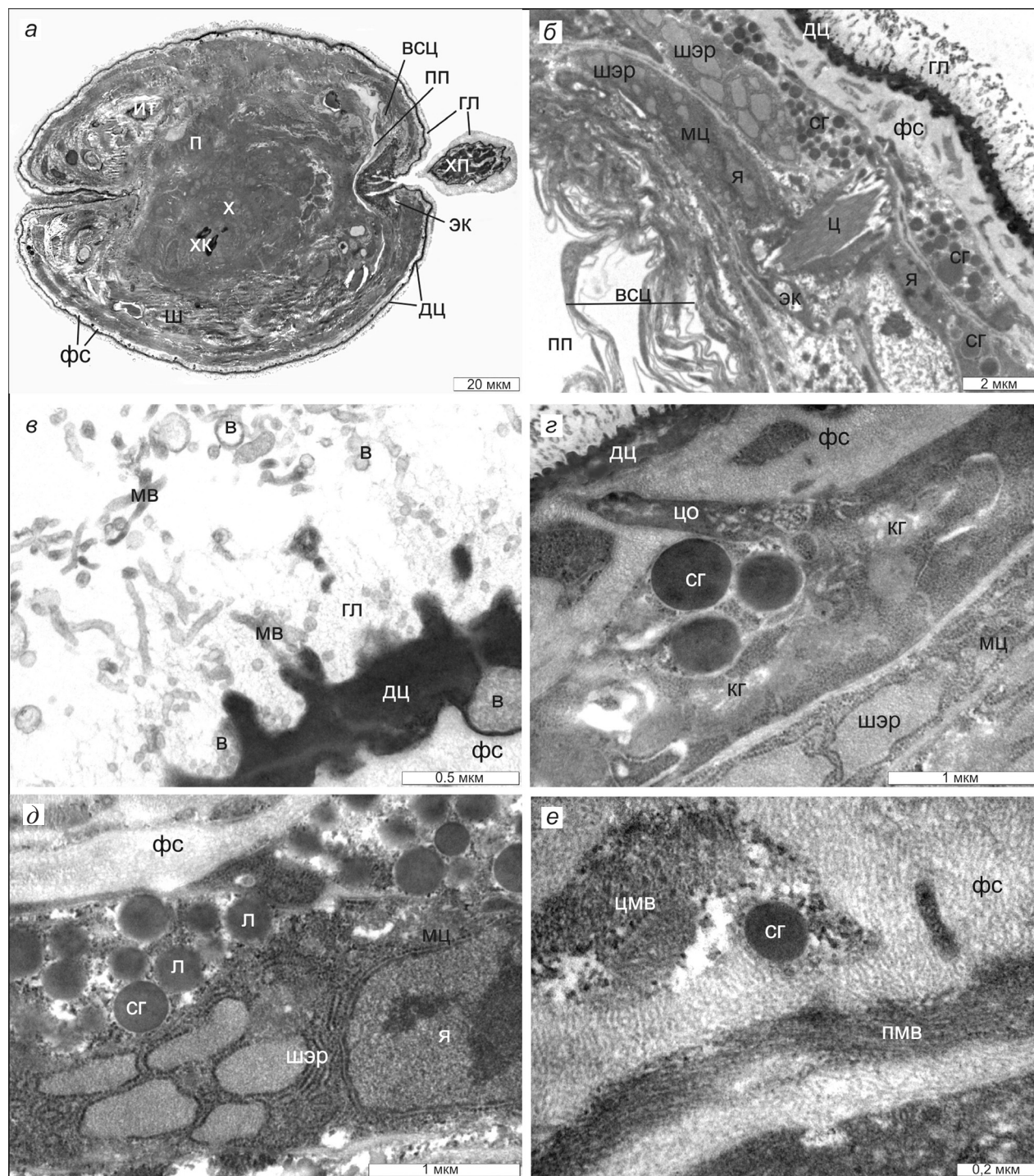


Рис. 1. Строение стенки цисты метацисты *Branchiopoda dataenia pacifica*: а – общий вид метацисты с хвостовым придатком, б – стенка цисты метацисты, в – поверхность цисты, г – клеточный слой стенки цисты, д – мышечная клетка (миоцитон), е – фиброзный слой. Обозначения: в – везикулы, гл – гликокаликс, дц – дистальная цитоплазма тегумента, ит – известковое тельце, л – липидная капля, мв – микроворсинки, мц – миоцитон, п – присоска, пмв – продольные мышечные волокна, всц – внутренний слой цисты, сг – секреторные гранулы, фс – фиброзный слой, х – хоботок, хк – хоботковый крючок, хп – хвостовой придаток, ц – циртоцит, цмв – циркулярные мышечные волокна, цо – цитоплазматический отросток, ш – шейка, шэр – шероховатый эндоплазматический ретикулум, эк – экскреторный канал, я – ядро

Fig. 1. Cyst wall structure of the metacystode *Branchiopoda dataenia pacifica*: а – general view of the metacystode with a tail appendage, б – metacystode cyst wall, в – cyst surface, г – cellular layer of the cyst wall, д – muscular cell (myocyt), е – fibrous layer. Abbreviations: в – vesicles, гл – glycocalyx, дц – distal cytoplasm of the tegument, ит – calcareous body, л – lipid drop, мв – microvilli, мц – myocyt, п – sucker, пмв – longitudinal muscle fibers, всц – inner cyst layer, сг – secretory granules, фс – fibrous layer, х – rostellum, хк – rostellar hook, хп – tail appendage, ц – cirtocyte, цмв – circular muscle fibers, цо – cytoplasmic process, ш – neck, шэр – rough endoplasmic reticulum, эк – excretory canal, я – nucleus

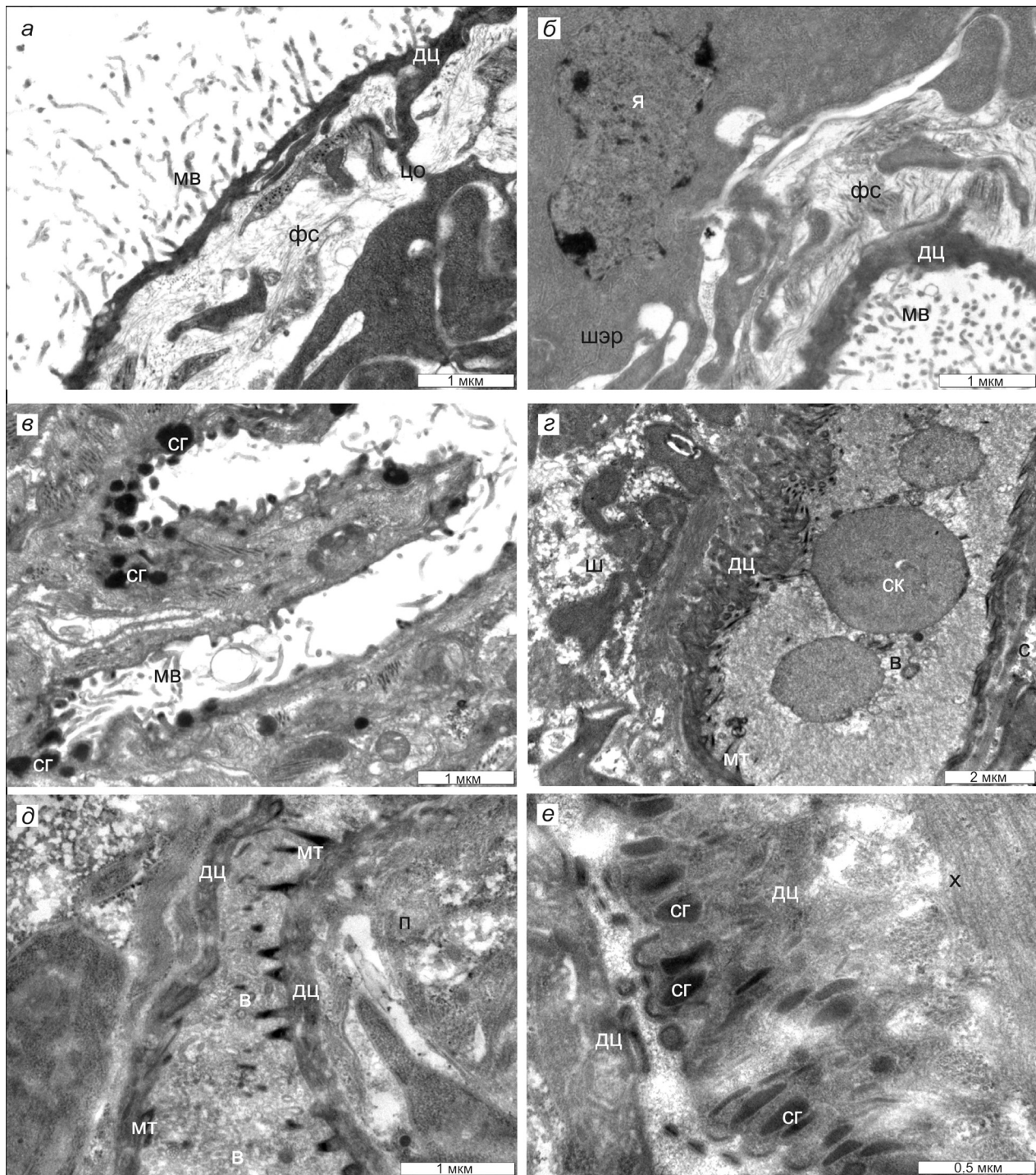


Рис. 2. Детали строения метацестоды *Branchiopoddataenia pacifica*: а – тегумент хвостового придатка, б – цитон тегумента хвостового придатка, в – основание хвостового придатка, г – полость цисты между шейкой и сколексом, д – полость цисты возле присоски, е – тегумент хоботка. Обозначения: в – везикулы, дц – дистальная цитоплазма тегумента, мв – микроворсинки, мт – микротрихии, п – присоска, с – сколекс, сг – секреторные гранулы, фс – фиброзный слой, х – хоботок, цп – цитоплазматический отросток, ш – шейка, шэр – шероховатый эндоплазматический ретикулум, я – ядро

Fig. 2. Structural details of the metacestode *Branchiopoddataenia pacifica*: а – tegument of the tail appendage, б – tegumental cyton of the tail appendage, в – base of the tail appendage, г – cavity of the cyst between the neck and the scolex, д – cavity of the cyst near the sucker, е – tegument of the rostellum. Abbreviations: в – vesicles, дц – distal cytoplasm of the tegument, мв – microvilli, мт – microtriches, п – sucker, с – scolex, сг – secretory granules, фс – fibrous layer, х – rostellum, цп – cytoplasmic process, ш – neck, шэр – rough endoplasmic reticulum, я – nucleus

Дистальная цитоплазма тегумента хоботка имеет толщину 0.5–2 мкм и содержит многочисленные секреторные гранулы дисковидной формы, расположенные под ограничивающей мембраной перпендикулярно поверхности (рис. 2, е). Диаметр гранул достигает 0.5 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Метацестоды рода *Branchiopodactenia* принадлежат к морфологическому типу церкоциста, хотя упоминается, что они могут иметь наружную прозрачную оболочку (Bondarenko, Kontrimavichus, 2004b). **Наличие наружной неклеточной оболочки (экзоцисты)**, под защитой которой происходит развитие метацестоды, является одним из характерных признаков другого морфологического типа метацестод гименолепидид – циклоцерка (Котельников, 1965; Регель, 1986), а также моноцерка, описанного у дилепидид (Gabrion, Jourdan, 1977; Краснощеков, Томиловская, 1978). В последнем из обзоров терминологии личиночных форм цестод упоминается о существовании моноцерка, но ни в тексте, ни в схемах не отражено наличие у него неклеточной экзоцисты, а циклоцерки отнесены к церкоцистам (Lenta Chervy, 2002). Учитывая функциональное значение и распространенность среди метацестод циклофиллидей неклеточной экзоцисты, мы полагаем, что этот признак займет достойное место в будущей системе классификации метацестод циклофиллидей.

Результаты исследования покровов эндоцисты, хвостового придатка и дефинитивной части метацестоды *B. pacifica* показывают, что все перечисленные отделы обнаруживают признаки секреторных процессов. Не исключено, что разрушение наружной неклеточной оболочки метацестоды в процессе извлечения паразита из полости тела промежуточного хозяина могло активировать некоторые из этих процессов. Обычно в сформированном цистицеркоиде, защищенном оболочками, активность синтетических и секреторных процессов невысока, она всего лишь поддерживается на уровне, необходимом для обеспечения сохранности существующих структур (Краснощеков, 1982).

В природе промежуток между разрушением наружной и внутренней оболочек метацестоды относительно невелик, поскольку укладывается по времени в процесс поедания промежуточного хозяина дефинитивным хозяином и пассивного перемещения метацестоды к месту окончательной локализации. Однако, как показывает морфологический анализ, через час после разрушения внешней оболочки на поверхности тегумента всех отделов метацестоды отмечается наличие секреторных продуктов. По-видимому, их роль заключается в обеспечении дополнительной за-

щиты во время прохождения желудка и начальных отделов кишечника окончательного хозяина.

Секреторный материал покровов разных отделов изученных метацестод различается по своей морфологии. Так, тегумент стенки цисты *B. pacifica* производит многочисленные мелкие везикулы, которые образуют слой на поверхности гликокаликса. Функциональное значение этих везикул неизвестно. Можно только предполагать, что для паразитов чаек, обладающих развитым железистым желудком, большое значение имеет защита от его агрессивной среды во время продвижения метацестоды к месту локализации.

Тегумент хвостового придатка *B. pacifica* секретирует плотные гранулы неправильной формы, но эта секреция привязана к основанию хвостового придатка в области заднего полюса цисты и, вероятно, служит для защиты этого участка от пищеварительных ферментов чаек при прохождении через их желудок и начальные отделы кишечника. Близкий по размерам и морфологии секрет мы наблюдали в тегументе клеточной экзоцисты метацестоды *Aploparaksis shigini* Bondarenko et Kontrimavichus, 2006 от хищных пиявок *Erpobdella octoculata* L. **из озер бассейна верховий Колымы** (Pospekhova, Regel, 2021). **Клеточные наружные оболочки (экзоцисты) аплопараксид**, к которым принадлежит *A. shigin*, являются гомологом хвостового придатка метацестод других модификаций, близки к нему морфологически и, вероятно, имеют сходные защитные функции, учитывая топографическую близость секреторных процессов: и тегумент хвостового придатка *B. pacifica*, и тегумент экзоцисты *A. shigini* выделяют плотный секрет в области, примыкающей к заднему полюсу эндоцисты и экскреторному атриуму.

Особый интерес представляет секреция покровов дефинитивной части метацестоды – сколекса и шейки, которые находятся внутри цисты и не имеют непосредственного контакта с внешней средой. Секрет в виде гранулярного материала, везикул и секреторных капель заполняет полость цисты, при этом наблюдается различие преобладающего типа материала вблизи разных участков тегумента. Вероятно, защитная функция этого полиморфного секрета осуществляется при выходе метацестоды из цисты, при первом контакте с новой внешней средой.

Дисковидные гранулы в тегументе апикальной части хоботка, скорее всего, являются секретом хоботковой железы. Железы хоботкового аппарата циклофиллидей сформированы модифицированными цитонами тегумента и вырабатывают секрет, сходный по морфологии с секретом типичных цитонов тегумента, т. е. дисковидными тельцами (Поспехова, 2009). На момент фикса-

ции материала не имеется признаков выделения этого секрета за пределы хоботка, что вполне согласуется с предположением о востребованности секрета хоботковых желез при повреждении тканей кишки в процессе фиксации для подавления клеточного иммунитета хозяина (Давыдов, Микряков, 1988).

До сих пор непонятной остается функция так называемых секреторных клеток, содержащих круглые гранулы, которые обнаружены ранее в стенке цисты гименолепидид, дилепидид и аплопараксид (Gabrion, Verdier, 1978; Краснощеков, Никишин, 1979; Краснощеков и др., 1983). По предположению разных авторов, гранулы производятся в цитонах тегумента либо в специализированных клетках, а в качестве основной функции предполагается их участие в регуляции сокращения мускулатуры цисты, приводящего к высвобождению метацестоды. Мы наблюдали перикарионы клеток с гранулами, которые не отличались ничем, кроме секрета, от обычных цитонов и располагались в том же слое стенки цисты. Действительно, гранулы изредка наблюдаются вблизи мышечных волокон, но это может быть отражением транзитной ситуации при движении гранул через фиброзный слой к поверхности цисты. Мы не исключаем того, что цитоны тегумента цисты могут производить разные виды секрета в зависимости от потребности (Поспехова, 2009), а кроме того, не исключено, что секрет цитонов может претерпевать существенные изменения, «созревать», меняя морфологию. Наконец, нельзя не заметить большого сходства гранул и липидных капель – от плотности до размера и совместной локализации. Единственным видимым отличием являются более четкие очертания гранул, но на большом увеличении регулярно наблюдаются гранулы, частично окруженные двойной мембраной, тогда как другая их часть лишена оболочки и выглядит расплывшейся. Значительное количество липидных капель наблюдается в цисте некоторых аплопараксид, и авторы не исключают образование их как продуктов анаэробного метаболизма, а обнаружение капель липидов в толще тегумента и в просвете выходной щели свидетельствует о возможности их экскреции через тегумент (Краснощеков, Никишин, 1979). По-видимому, вопрос о функции и химическом составе гранул можно решить при использовании гистохимических методов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологические признаки активации секреторных процессов в покровах метацестоды в течение короткого времени после разрушения наружной оболочки говорят о существовании адаптивных механизмов, обеспечивающих защиту

перспективной части паразита на пути к месту окончательной локализации. Различия в морфологии секрета в разных отделах метацестоды, вероятно, соответствуют его разной химической природе и защитной функции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность д. б. н. С. К. Бондаренко за любезно предоставленный материал. Кроме того, автор благодарит рецензентов за конструктивные отзывы.

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Гельминты в биоценозах Северо-Восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика», № регистрации 1021060307693-0.

ЛИТЕРАТУРА

- Гуляев В. Д. Ларвогенез диплоцисты *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) // Паразитология. 1977. Т. 11, № 1. С. 17–22.
- Давыдов В. Г., Микряков В. Р. Адаптивные структуры тела некоторых цестод, связанные с защитой паразитов от влияния организма хозяев // Труды ГЕЛАН СССР. 1988. Т. 36. С. 88–100.
- Котельников Г. А. Развитие цестод рода *Fimbriaria* Froelich, 1802 : тезисы докладов научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов. Москва, 1965. Ч. 3. С. 136–141.
- Краснощеков Г. П. Ларвогенез и морфологическая изменчивость тегумента личинок высших цестод : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 1982. 43 с.
- Краснощеков Г. П., Никишин В. П. Ультраструктура стенки цисты метацестод *Aploparaksis polysictae* и *A. furcigera* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Паразитология. 1979. Т. 13. Вып. 3. С. 250–256.
- Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов *Paricterotaenia porosa* (Cestoda: Dilepididae) // Паразитология. 1978. Т. 12. Вып. 2. С. 108–115.
- Краснощеков Г. П., Никишин В. П., Плужников Л. Т. Ультраструктура стенки цисты личинок цестод типа моноцерка // Паразитология. 1983. Т. 17. Вып. 5. С. 391–396.
- Никишин В. П. Структура и дифференцировка тканей цистицеркоидов. 2. Дифференцировка тканей хвостового придатка у типичной диплоцисты *Aploparaksis bulbocirrus* (Cestoda, Aploparasidae) // Зоология беспозвоночных. 2009. Т. 6, № 2. С. 129–145.
- Поспехова Н. А. Хоботковые железы двух цестод семейства Dilepididae // Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 1. С. 57–69.
- Регель К. В. Развитие лярвоцист типа циклоцерк // Паразитология. 1986. Т. 20. Вып. 3. С. 188–194.
- Регель К. В., Гуляев В. Д., Поспехова Н. А. О жизненном цикле и морфологии метацестод *Dioecocestus asper* (Cyclophyllidae: Dioecocestidae) // Паразитология. 2013. Т. 47. Вып. 1. С. 3–22.
- Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. Polymorphism of the larvae of the genus *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) // Folia Parasitologica. 1976. Vol. 23. P. 39–44.

Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. On *Branchiopoddataenia* n. g., parasitic in gulls, and its type-species, *B. anaticapicirra* n. sp. (Cestoda: Hymenolepididae) // Systematic Parasitology. 2004a. Vol. 57, No. 2. P. 119–133. DOI: 10.1023/B:SYPA.0000013857.68680.32

Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. Life-cycles of cestodes of the genus *Branchiopoddataenia* Bondarenko & Kontrimavichus, 2004 (Cestoda: Hymenolepididae) from gulls in Chukotka // Systematic Parasitology. 2004b. Vol. 57, No. 3. P. 191–199. DOI: 10.1023/B:SYPA.0000019079.72081.af

Gabrion C., Jourdan J. Etude ultrastructurale du cysticercoide de *Choanotaenia crassiscolex* von Linstow, 1890, parasite d'*Arion lusitanicus* // Haliotis. 1977. Vol. 8. P. 121–125.

Gabrion C., Verdier J. M. Etude ultrastructurale du cysticercoide de *Hymenolepis stylosa* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. 1978. Vol. 532. P. 131–146.

Lenta Chervy. The terminology of larval cestodes or metacestodes // Systematic Parasitology. 2002. Vol. 52. P. 1–33. DOI: 10.1023/a:1015086301717

Lumsden R. D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // Experimental Parasitology. 1975. Vol. 37, No. 2. P. 267–339.

Pospekhova N. A., Regel K. V. Ultrastructure of the metacestode *Aploparaksis shigini* Bondarenko et Kontrimavichus, 2006 (Cestoda: Aploparaksidae) // Паразитология. 2021. Т. 55. Вып. 1. С. 73–80. DOI: 10.31857/S0031184721010063

Поступила в редакцию 07.03.2022 г.

Поступила после доработки 01.06.2022 г.

TEGUMENT ULTRASTRUCTURE OF THE METACESTODE *BRANCHIOPODATAENIA PACIFICA* (SPASSKY & JURPALOVA, 1968) BONDARENKO & KONTRIMAVICHUS, 2004 AFTER EXCISTATION

N. A. Pospekhova

Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan

The first data on the tegument ultrastructure of the *Branchiopoddataenia pacifica* metacestodes after the destruction of the outer non-cellular envelope (exocyst) are presented. The tegument of the larval and definitive parts secretes different morphological types of material: vesicles are characteristic of the cyst, irregularly shaped dense granules are released at the base of the tail appendage, and secretory drops with granular material and vesicles are characteristic of the scolex.

Keywords: metacestode, *Branchiopoddataenia*, excystation, ultrastructure, tegument secretion.

REFERENCES

- Bondarenko, S. K., Kontrimavichus, V. L., 1976. Polymorphism of the Larvae of the Genus *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae), *Folia Parasitologica*. 23, 39–44.
- Bondarenko, S. K., Kontrimavichus, V. L., 2004. On *Branchiopoddataenia* n. g., Parasitic in Gulls, and Its Type-species, *B. anaticapicirra* n. sp. (Cestoda: Hymenolepididae), *Systematic Parasitology*. 57 (2), 119–133. DOI: 10.1023/B:SYPA.0000013857.68680.32
- Bondarenko, S. K., Kontrimavichus, V. L., 2004. Life-Cycles of Cestodes of the Genus *Branchiopoddataenia* Bondarenko & Kontrimavichus, 2004 (Cestoda: Hymenolepididae) from Gulls in Chukotka, *Systematic Parasitology*. 57 (3), 191–199.
- Davydov, V. G., Mikryakov, V. R., 1988. Adaptive Body Structures of Some Cestodes Associated with the Protection of Parasites against the Influence of the Host Organisms, *Trudy GELAN USSR*. 36, 88–100 [In Russian].
- Gabrion, C., Jourdan, J., 1977. Etude Ultrastructurale du Cysticercoide de *Choanotaenia crassiscolex* von Linstow, 1890, Parasite d'*Arion lusitanicus*, *Haliotis*. 8, 121–125.
- Gabrion, C., Verdier, J. M., 1978. Etude Ultrastructurale du Cysticercoide de *Hymenolepis stylosa* (Cestoda, Cyclophyllidae), *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*. 532, 131–146.
- Gulyaev, V. D., 1977. Larvogenesis of Diplocyst of *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) Fuhrmann, 1926 (Cestoda, Hymenolepididae), *Parazitologiya*. 11 (1), 17–22 [In Russian].
- Kotelnikov, G. A., 1965. Development of Cestodes of the Genus *Fimbriaria* Froelich, 1802, *Tezisy Dokladov Nauchnoy Konferencii Vsesoyuznogo Obshchestva Gelmintologov AN SSSR*. 3, 136–141 [In Russian].
- Krasnoshchekov, G. P., 1982. Larvogenesis and Morphological Variability of the Tegument of Higher Cestode Larvae, Avtoref. Diss. ... Doktora Biol. Nauk. Moscow [In Russian].
- Krasnoshchekov, G. P., Nikishin, V. P., 1979. Ultrastructure of the Cyst Wall of *Aploparaksis polystictae* and *A. furcigera* (Cestoda, Cyclophyllidae), *Parazitologiya*. 13 (3), 250–256 [In Russian].
- Krasnoshchekov, G. P., Nikishin, V. P., Pluzhnikov, L. T., 1983. Ultrastructure of the Cyst Wall in Larvae of the Monocercus-Type Cestodes, *Parazitologiya*. 17 (5), 391–396 [In Russian].
- Krasnoshchekov, G. P., Tomilovskaya, N. S., 1978. Morphology and Development of Cysticercoids *Parict-*

erotaenia porosa (Rud., 1810) (Cestoda: Dilepididae), *Parazitologiya*. 12 (2), 108–115 [In Russian].

Lenta Chervy, 2002. The Terminology of Larval Cestodes or Metacestodes, *Systematic Parasitology*. 52, 1–33. DOI: 10.1023/a:1015086301717

Lumsden, R. D., 1975. Surface Ultrastructure and Cytochemistry of Parasitic Helminths, *Experimental Parasitology*. 37 (2), 267–339.

Nikishin, V. P., 2009. Structure and Differentiation of Cysticercoid Tissues. 2. Differentiation of the Exocyst in Typical Diplocyst of *Aploparaksis bulbocyrrus* (Cestoda: Hymenolepididae), *Invertebrate Zoology*. 6, 129–145 [In Russian].

Pospekhova, N. A., 2009. Rostellar Glands in Two Cestodes of the Family Dilepididae, *Parazitologiya*. 43 (1), 57–69 [In Russian].

Pospekhova, N. A., Regel, K. V., 2021. Ultrastructure of the Metacestode *Aploparaksis shigini* Bondarenko et Kontrimavichus, 2006 (Cestoda: Aploparaksidae), *Parazitologiya*. 55 (1), 73–80. DOI: 10.31857/S0031184721010063

Regel, K. V. 1986. Development of Cyclocercus-Type Larvocysts, *Parazitologiya*. 20 (3), 188–194 [In Russian].

Regel, K. V., Gulyaev, V. D., Pospekhova, N. A., 2013. On the Life Cycle and Morphology of Metacestodes *Dioecocestus asper* (Cyclophyllidea: Dioecocestidae), *Parazitologiya*. 47 (1), 3–22 [In Russian].