БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2023, том 49, № 1, с. 8–16

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 576.895.133

ФЕНОМЕН СБРАСЫВАНИЯ СЛОЯ ГЛИКОКАЛИКСА У СКРЕБНЯ *CORYNOSOMA STRUMOSUM* (RUDOLPHI, 1802) (ACANTHOCEPHALA: POLYMORPHIDAE) В ПАРАТЕНИЧЕСКИХ ХОЗЯЕВАХ В ПРИРОДЕ И ЭКСПЕРИМЕНТЕ

© 2023 г. Е. М. Скоробрехова[1, *], В. П. Никишин[1]

[1]*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000, Россия*

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

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.
После доработки 10.08.2022 г.
Принята к публикации 06.10.2022 г.

Обнаружено и впервые электронно-микроскопически подтверждено явление обновления поверхности тегумента у скребня *Corynosoma strumosum*, паразитирующего в паратенических хозяевах разных видов. В условиях экспериментальной инвазии толстощека *Hadropareia middendorffii* (Schmidt, 1904) (Zoarcidae) на 3-и сутки эксперимента наблюдалось отделение гликокаликса от тегумента. У скребней из рыб, вскрытых на 14-е и последующие сутки эксперимента, а также в случаях инвазии естественным путем, тегумент был покрыт таким же толстым слоем гликокаликса сформированным, очевидно, заново. У двух коринозом, инвазировавших палтуса *Hippoglossus stenolepis* (Schmidt, 1904) (Pleuronectidae) естественным путем, обнаружено похожее явление, однако вместе с толстым слоем гликокаликса их тегумент утрачивал и наружную мембрану. У других скребней, инвазировавших этот вид палтуса, тегумент был покрыт тонким слоем гликокаликса. Предполагается, что описанные феномены являются морфологическим проявлением защиты паразита от иммунного ответа хозяина.

Ключевые слова: скребень *Corynosoma strumosum*, паратенические хозяева, гликокаликс, наружная мембрана тегумента, обновление гликокаликса

DOI: 10.31857/S0134347523010084, **EDN:** LSVCCL

Представление о гликокаликсе как о неотъемлемой части плазматической мембраны, окружающей клетки, было сформировано еще в середине прошлого века (Bennett, 1963; Ito, 1974). Наиболее хорошо гликокаликс развит у клеток, интенсивно обменивающихся материалами с окружающей средой: у энтероцитов (Ito, 1965) и эндотелиоцитов (Luft, 1966); при этом степень его развития и морфология могут существенно варьировать (Ito, 1974; Pries et al., 2000). Морфологическое разнообразие гликокаликса, очевидно, связано с комплексом выполняемых им или приписываемых ему функций, как общих, так и специфических. В числе общих функций обычно отмечают обеспечение механической прочности плазматической мембраны, “узнавание” и транспорт определенных молекул (функция “молекулярного сита”), межклеточные взаимодействия, барьерную функцию и др. (Уголев, 1985). К специфическим функциям, например, свойственным только гликокаликсу эндотелиоцитов, относят его способность оказывать влияние на гемодинамику, свертываемость крови и взаимоотношения иммунных клеток с эндотелием, а также участвовать в регенерации и в воспалительном ответе (Максименко, Турашев, 2011а, 2011б; Pries et al., 2000; Weinbaum et al., 2007). Важное функциональное значение имеет отрицательный заряд слоя гликокаликса, препятствующий прикреплению клеток крови и молекул плазмы к эндотелию (Weinbaum et al., 2007; Wang, Widlansky, 2012). Роль гликокаликса в нормальном функционировании, например, клеток эндотелия, подчеркивается его обратимым и неспецифическим истончением в случаях ряда заболеваний (Hahn et al., 2021). Большинство этих функций, как общих, так и специфических, связаны с рецепторной способностью гликокаликса или основаны на ней.

Эндопаразитические черви, существуя в организме хозяина, вступают с ним в сложные, обычно антагонистические, взаимоотношения. Гликокаликс, покрывающий кожный эпителий гельминтов, играет важнейшую роль в комплексе этих отношений, не только участвуя в обмене материалами между паразитом и хозяином, но и принимая негативный ответ последнего и тем или

иным образом уменьшая эффективность этого ответа (Lumsden, 1975; Никишин, 2016, 2018). О значении гликокаликса в жизнедеятельности гельминтов свидетельствует морфологическое разнообразие его форм, последовательно меняющихся на протяжении жизненного цикла паразита. Наибольшего развития гликокаликс достигает у личиночных форм гельминтов, например, у мирацидиев и церкариев трематод (Ждярска, Соболева, 1986; Галактионов, Добровольский, 1987; Chiang, Caulfield, 1988), а также у метацестод и у тканевых форм некоторых цестод (Никишин, 2016). При этом при переходе паразита к следующему в их жизненном цикле хозяину поверхность тегумента церкарий, включая гликокаликс, может видоизменяться вплоть до полной ее смены, что наблюдается, например, у шистосоматид (Hockley, McLaren, 1973; Horak et al., 1998; Řimnáčová et al., 2017).

У многих акантоцефалов, в жизненный цикл которых включается паратенический хозяин, в течение их жизни образуется шесть форм гликокаликса, причем его наиболее развитый слой, достигающий толщины 1–2 мкм и более, обнаружен на этапах тканевого паразитизма, т.е. у цистакантов в промежуточных хозяевах, а в некоторых случаях у молодых особей в паратенических хозяевах (Никишин, 2018). Как известно, в паратенических хозяевах акантоцефалы подвергаются защитной реакции организма хозяина, в том числе инкапсуляции. При этом в зависимости от вида хозяина в составе капсулы, окружающей, например, скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802), могут преобладать или лейкоциты (лейкоцитарная капсула), или фибробласты и их производные (фибробластическая капсула) (Скоробрехова, Никишин, 2013; Никишин, Скоробрехова, 2020; Skorobrekhova, Nikishin, 2011), но в обоих случаях на поверхности паразита формируется толстый слой гликокаликса. Однако в некоторых видах паратенических хозяев скребни, хотя и окружены лейкоцитарными капсулами, но толстый слой гликокаликса на их поверхности не образуется. Эти сведения в совокупности с некоторыми другими фактами позволили сформулировать гипотезу о двух стратегиях взаимоотношений акантоцефалов с паратеническими хозяевами (Никишин, Скоробрехова, 2018).

Изучая морфологию акантоцефала *C. strumosum*, инвазирующего паратенических хозяев разных видов в естественных и экспериментальных условиях, мы обнаружили явление сбрасывания гликокаликса у коринозом, инвазировавших как тихоокеанского белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 (Pleuronectidae) естественным путем, так и толстощека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904 (Zoarcidae) в условиях эксперимента. Ниже приведено описание данных случаев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы две группы акантоцефалов. Акантоцефалы первой группы были извлечены из толстощеков, инвазированных естественным путем или экспериментально. Два эксперимента с 23 толстощеками были проведены в лабораторных условиях в сентябре–ноябре 2012 г. Подопытные рыбы были отловлены в окрестностях г. Магадан на участке, контрольные обловы которого показали отсутствие естественной инвазии. Для заражения использовали около 100 коринозом из бельдюг и толстощеков, инвазированных естественным путем. Вскрытие производили через 3, 14, 30 и 50 сут со дня заражения. В результате инвазированными оказались 16 толстощеков, причем наибольшее количество скребней локализовалось на брыжейке кишечника, тогда как на брюшной стенке, печени и гонадах были обнаружены единичные паразиты. Электронно-микроскопически были изучены два скребня через 3 сут после инвазии, один скребень через 14 сут и по два скребня через 30 и 50 сут после заражения (подробное описание экспериментов опубликовано ранее (Скоробрехова, Никишин, 2021б).

Акантоцефалы второй группы были извлечены из палтуса, инвазированного естественным образом. Гельминтов фиксировали в 2% глутаровом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере, постфиксировали в 1% тетраоксиде осмия на 0.2 М фосфатном буфере, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заключали в смесь эпона и аралдита. Полутонкие срезы, полученные на ультрамикротоме LKB IV, окрашивали смесью кристаллического фиолетового и метиленового синего и изучали в световом микроскопе Olympus CX 41. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме РТ-РС, контрастировали 1% раствором уранилацетата в 70% спирте и изучали в электронном микроскопе JEM 1400 PLUS. Всего было изучено 35 коринозом из толстощеков и 12 коринозом из палтуса, инвазированных естественным образом, а также 58 коринозом из толстощеков, инвазированных в эксперименте.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В толстощеках, инвазированных естественным путем, коринозомы были окружены трехслойными лейкоцитарными капсулами из клеток хозяина. Внутренний слой капсул состоял из дегенерирующих клеток, в среднем и наружном слоях преобладали макрофаги и лейкоциты при небольшом количестве фибробластов (рис. 1а). В среднем слое клеточные элементы располагались плотно, а в наружном – рыхло. Более полное описание капсулы, окружавшей коринозом в толстощеке, инвазированном естественным обра-

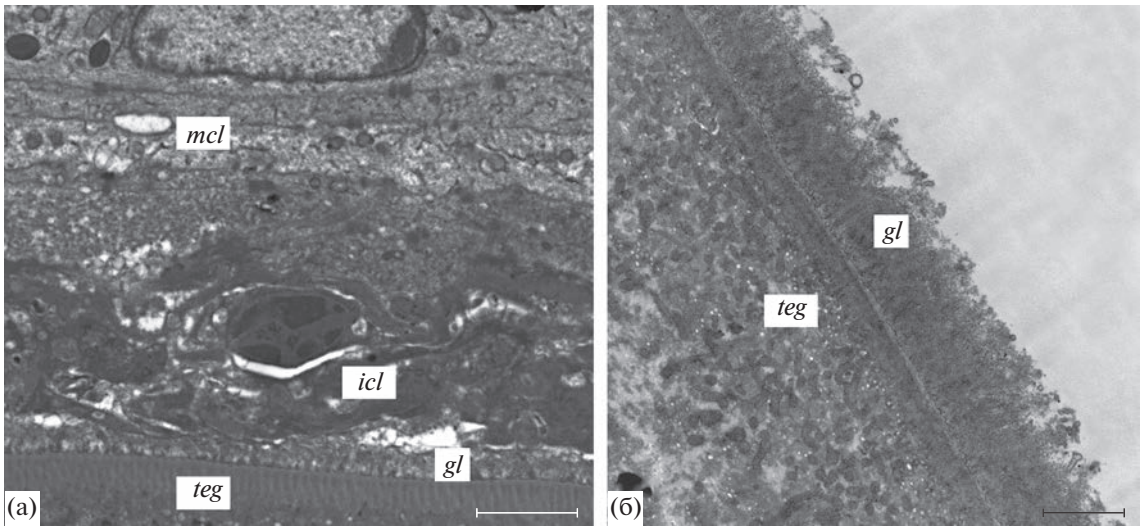

Рис. 1. Скребень *Corynosoma strumosum* из толстощека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*, зараженного естественным образом: а – капсула, окружающая скребня, и поверхность его тегумента при небольшом увеличении; б – слой гликокаликса на поверхности тегумента скребня при большем увеличении. Обозначения: *gl* – гликокаликс, *icl* – внутренний слой капсулы, *mcl* – средний слой капсулы, *teg* – тегумент скребня (а, б – электронная микроскопия). Масштаб: 2 мкм.

зом, опубликовано ранее (Скоробрехова, Никишин, 2021а).

Поверхность всех исследованных акантоцефалов, инвазировавших толстощеков, была покрыта толстым (0.6–2.4 мкм) слоем гликокаликса, образованным плотно расположенными филаментами и мелкими гранулами умеренной электронной плотности (рис. 1а, 1б). Узкий внутренний слой гликокаликса с волнистой поверхностью характеризовался повышенной электронной плотностью. С поверхностью гликокаликса контактировали дегенерирующие клетки внутреннего слоя капсулы.

На 3-и сут после экспериментального заражения толстощеков все коринозомы были окружены прерывистым или почти сплошным слоем макрофагов и лейкоцитов хозяина (рис. 2а). На поверхности скребней располагался слой гликокаликса толщиной 1.5–2.1 мкм. В некоторых участках гликокаликс был отделен от поверхности тегумента, но сохранял непрерывность (рис. 2б, 2в). В этих случаях в пространстве между слоем гликокаликса и поверхностью тегумента иногда наблюдались фрагменты дегенерирующих клеток хозяина.

Наружная поверхность гликокаликса была неровной (рис. 2в), в него часто внедрялись псевдоподии макрофагов хозяина, которые, однако, не достигали тегумента паразита. В толще слоя гликокаликса часто наблюдались скопления мелких везикул и трубчатых образований диаметром 18–26 нм, внешне и по размерам напоминающих микротрубочки (рис. 2г). На 14-е сут и позже, а также у коринозом, инвазировавших толстощеков естественным образом, отделение слоя гликокаликса от тегумента не наблюдалось.

Детальное описание тегумента и окружающей капсулы коринозом, извлеченных из палтуса, опубликовано ранее (Скоробрехова, Никишин, 2017). Обнаружены две модификации коринозом, по-разному воспринимавшие гистологические красители. Менее интенсивно окрашивающиеся скребни были окружены однослойными капсулами, образованными преимущественно крупными плотно расположенными макрофагами с включением небольшого числа нейтрофилов и плазмоцитов, а также фибробластов в наружной части капсул. Толщина этих капсул составляла 80–265 мкм (рис. 3а). Более интенсивно окрашивающиеся коринозомы были заключены в относительно менее толстую (33–101 мкм) двухслойную капсулу, внутренний слой которой был образован преимущественно макрофагами, а наружный – преимущественно фибробластами. Поверхность тегумента этих скребней, в отличие от тегумента коринозом из толстощека, была покрыта тонким (не более 0.1 мкм) слоем гликокаликса, поэтому при наблюдении на небольшом увеличении создавалось впечатление, что клетки капсулы вплотную прилегают к наружной мембране тегумента (рис. 3б).

Во внутренней части капсул, окружавших двух коринозом в палтусе, обнаружен слой гомогенного плотного материала толщиной 0.7–2.5 мкм (рис. 4а, 4б, 4в) с включением светлых везикул диаметром 0.04–0.2 мкм (рис. 4г). В основании слоя отмечены мембранные профили разной формы, напоминавшие фрагменты наружной

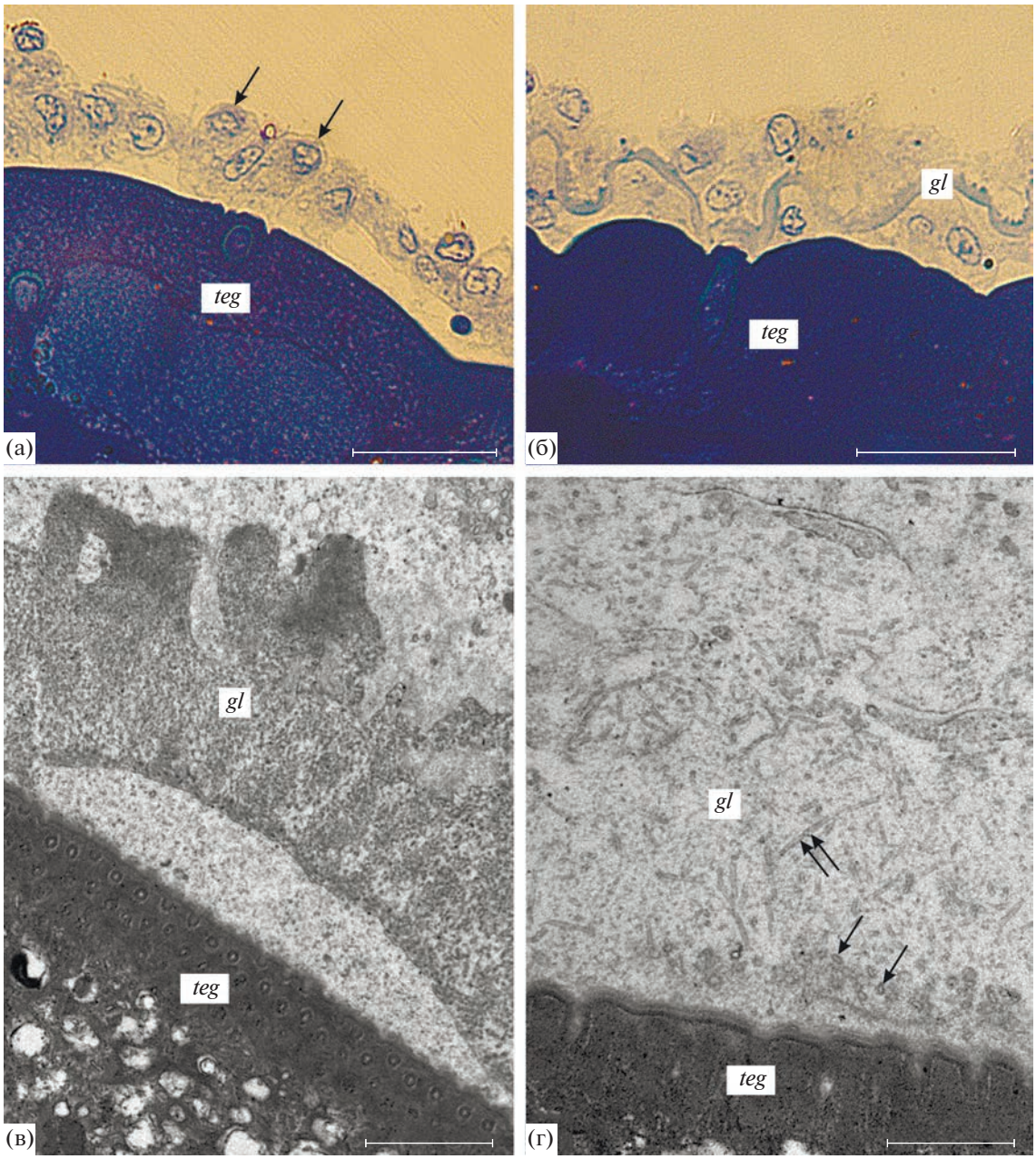

Рис. 2. Скребень *Corynosoma strumosum* из экспериментально зараженного толстощека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii* на 3-и сут эксперимента: а – формирующаяся капсула, состоящая из лейкоцитов (стрелки); б – слой гликокаликса, отделившийся от тегумента скребня; в – отделение слоя гликокаликса от тегумента скребня; г – трубчатые образования (двойные стрелки) и везикулы (одинарные стрелки) в толще слоя гликокаликса. Обозначения: *gl* – гликокаликс, *teg* – тегумент скребня (а, б – световая микроскопия, в, г – электронная микроскопия). Масштаб: а, б – 20, в – 1, г – 0.5 мкм.

мембраны тегумента (рис. 4г). В некоторых участках этот слой соприкасался с поверхностью тегумента (рис. 4б), в других участках он был прерывистым, не был связан с тегументом, а его отдельные фрагменты были обнаружены в толще капсулы (рис. 4а, 4б), однако на большем своем протяжении он сохранял непрерывность и был ориентирован параллельно поверхности тегумента (рис. 4в). В участках, где слой находился вблизи тегумента, между ними наблюдались мембранные профили, сходные с отмеченными в основании слоя. Иногда мембранные профили продолжались в наружную мембрану тегумента; в этих случаях между этой мембраной и остальной частью тегумента наблюдалось светлое пространство, а на поверхности тегумента выявля-

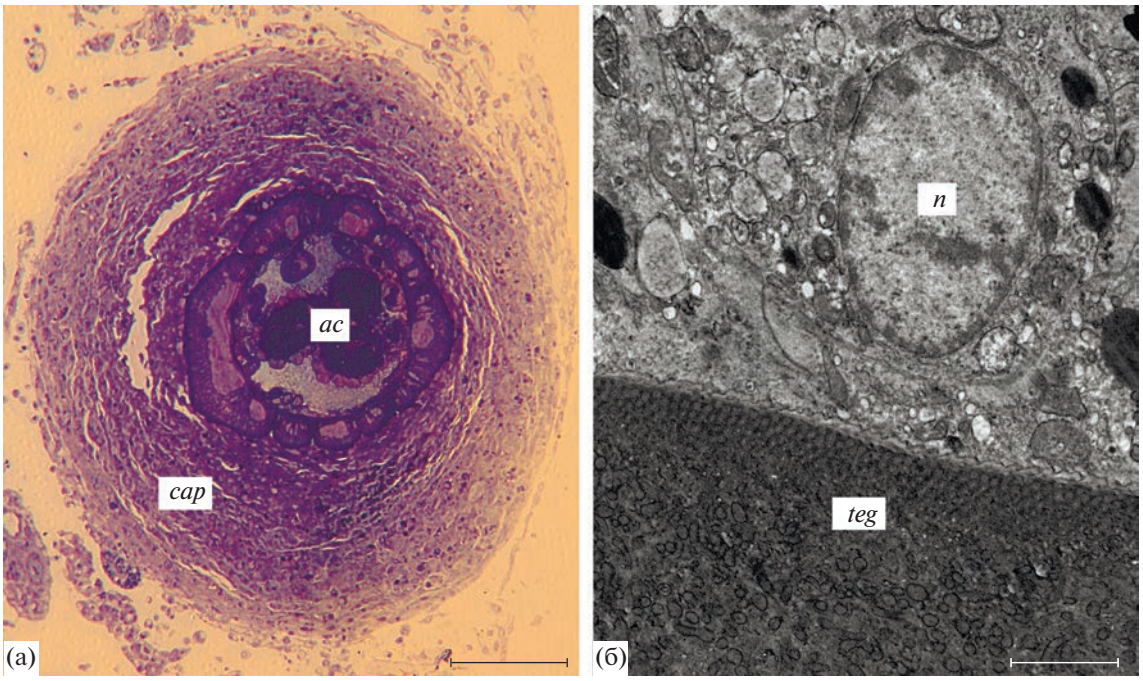

Рис. 3. Скребень *Corynosoma strumosum* из тихоокеанского белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*, зараженного естественным образом: а – скребень, окруженный однослойной капсулой, состоящей из многочисленных макрофагов и небольшого количества фибробластов; б – макрофаг внутреннего слоя капсулы, вплотную прилежащий к тегументу скребня (толстый слой гликокаликса на поверхности тегумента отсутствует). Обозначения: *ac* – скребень, *cap* – капсула, *n* – ядро макрофага, *teg* – тегумент скребня (а – световая микроскопия, б – электронная микроскопия). Масштаб: а – 100, б – 2 мкм.

лась ненарушенная мембрана, предположительно сформированная заново (рис. 4г). Гомогенный характер материала, образующего слой, его тесная связь с тегументом во многих участках и расположение вокруг паразита позволяют рассматривать этот слой как модифицированный гликокаликс, отделенный от тегумента вместе с наружной мембраной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде, чем интерпретировать описанные феномены, напомним, что в промежуточных хозяевах эмбриональные личинки акантоцефалов (аканторы) развиваются в цистакантов, которые у многих видов окружаются неклеточной цистой и покрываются толстым слоем гликокаликса (Никишин, 2018). При попадании в организм паратенического хозяина гликокаликс цистакантов, вероятно, должен быть разрушен ферментами желудочно-кишечного тракта. Это предположение основано на результатах гистохимических исследований, свидетельствующих о том, что основу гликокаликса составляют кислые и нейтральные мукополисахариды (Lumsden, 1975). Таким образом, гликокаликс, покрывающий скребней в паратеническом хозяине, по всей вероятности, является новообразованием (Никишин, 2018).

Необходимо отметить, что цистаканты *Corynosoma strumosum*, извлеченные из гаммаруса *Spinulogammarus ochotensis* (Brandt, 1851), хотя и были заключены в неклеточную цисту, но не покрывались развитым слоем гликокаликса (Skorobrekhova, Nikishin, 2019). Возможно, рачки этого вида не являются специфичными промежуточными хозяевами *C. strumosum*, поэтому гликокаликс на поверхности цистакантов не формируется. В пользу данной версии свидетельствует тот факт, что все обнаруженные цистаканты были в разной степени инкапсулированы клетками хозяина и находились в угнетенном состоянии или были погибшими (Skorobrekhova, Nikishin, 2019). Это, однако, не противоречит выводу о новообразовании гликокаликса на поверхности коринозом в паратенических хозяевах определенных видов, включая толстощека, а, напротив, свидетельствует в его пользу. Другие описания цистакантов данного вида в литературе отсутствуют.

Отношения коринозомы и толстощека соответствуют первой стратегии взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами, которая подразумевает обязательное образование на поверхности паразита толстого слоя гликокаликса, а также разрушение и меланизацию внутреннего слоя капсулы (лейкоцитарной или фибробластической) (Никишин, Скоробрехова, 2018).

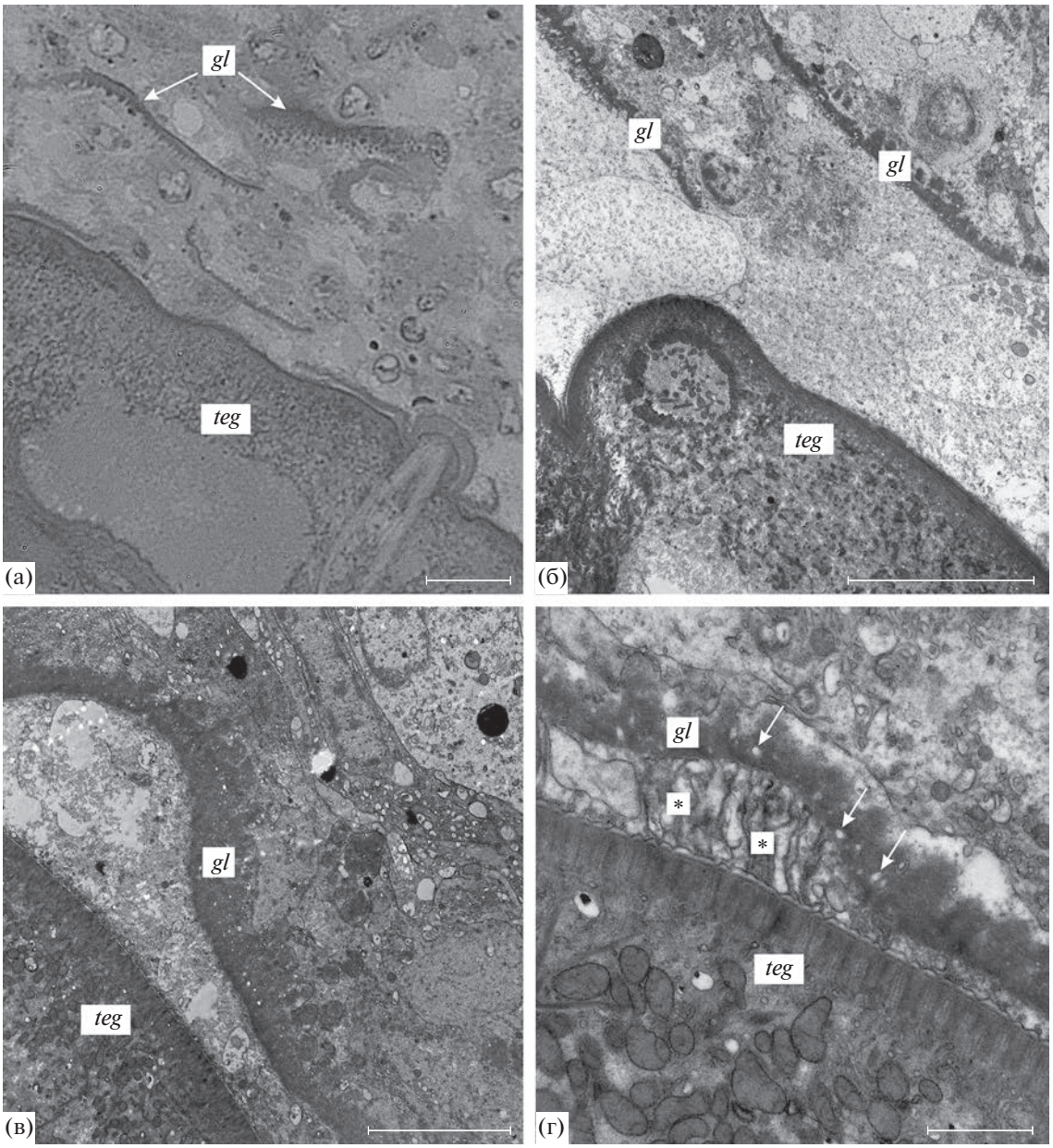

Рис. 4. Скребень *Corynosoma strumosum* из тихоокеанского белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*, зараженного естественным образом: а, б – фрагменты слоя плотного материала, напоминающего гликокаликс в толще капсулы; в – отделение слоя плотного материала, напоминающего гликокаликс, от тегумента скребня; г – мембранные профили (*) между тегументом скребня и слоем плотного материала, напоминающего гликокаликс; стрелками показаны светлые везикулы в толще плотного материала. Обозначения: *gl* – гликокаликс, *teg* – тегумент скребня (а – световая микроскопия, б, в, г – электронная микроскопия). Масштаб: а, б – 10, в – 5, г – 1 мкм.

Отделение слоя гликокаликса от тегумента коринозом, инвазирующих толстощека, наблюдалось только в экспериментальных условиях на 3 сут эксперимента, т.е. на начальном этапе инвазии. На 14 сут и последующие дни эксперимента, а также при естественной инвазии толстощека коринозомами, слой гликокаликса имел обычный вид и на всем протяжении был связан с тегументом червей. Подчеркнем, что во всех случаях, включая ранние сроки эксперимента, коринозомы были инкапсулированы лейкоцитарными капсулами, внутренний слой которых, прилегающий к поверхности гликокаликса, состоял из дегенерирующих клеток, подвергающихся меланизации. Эти данные в совокупности с вероятной защитной ролью гликокаликса позволяют предположить, что смена гликокаликса у коринозом в толстощеке обусловлена накоплением в нем факто-

ров, возникших при взаимодействии клеток хозяина с только что внедрившимся паразитом.

Отношения коринозомы с палтусом, как и с другими камбаловыми рыбами, относятся ко второй стратегии взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами, при которой толстый слой гликокаликса на поверхности тегумента паразита не формируется и не происходят дегенерация и меланизация клеток внутренней части капсулы (Никишин, Скоробрехова, 2018). В наших исследованиях этой схеме соответствовали взаимоотношения большинства коринозом с палтусом. Описанный феномен был обнаружен только у двух паразитов. Можно предположить, что у скребней, попавших в палтуса, на первом этапе инвазии гликокаликс все-таки формируется, однако по мере инкапсуляции паразита и накопления в нем антигенов он сбрасывается вместе с наружной мембраной тегумента, разрушается и в дальнейшем замещается "обычным" тонким слоем. Различия между двумя модификациями коринозом из палтуса по толщине окружающей их капсулы и способности к окрашиванию, возможно, также связаны с разным по длительности периодом паразитирования, но для более точной интерпретации этого факта необходимы дальнейшие исследования.

Обнаруженный феномен утраты гликокаликса одновременно с наружной мембраной тегумента паразитического червя не уникален. Подобное явление отмечено у церкарий шистосоматид в процессе инвазии ими теплокровного позвоночного (окончательного хозяина) и трансформации их в шистосомулы (Horak et al., 1998; Řimnáčová et al., 2017). У церкарии *Trichobilharzia szidati* сбрасываемые элементы (наружная мембрана тегумента и толстый слой гликокаликса) заменяются мембраной с тонким слоем гликокаликса, формируемыми *de novo*; эти факты расцениваются как стратегия уклонения от иммунного ответа хозяина (Horak et al., 1998). Отметим, что сбрасывание гликокаликса может быть инициировано и в экспериментальных условиях в культуре (Samuelson, Caulfild, 1982; Lammas, Duffus, 1983). Принимая во внимание, что и церкарии шистосом, проникающие в хозяина, и шистосомулы, паразитирующие в нем, и коринозомы, паразитирующие в паратенических хозяевах, являются тканевыми паразитами, мы рассматриваем феномен обновления поверхностной части тегумента коринозом как одну из защитных стратегий. По аналогии с трематодами эта стратегия реализуется на начальном этапе тканевого паразитизма и включает обновление слоя иммуноаттрактивного гликокаликса, а в некоторых случаях (не исключено, что во всех) и наружной мембраны тегумента. Данный феномен имеет место только на начальном этапе инвазии паратенического хозяина, что подтверждено упомянутыми результатами экспериментального заражения толстощеков. В случае с палтусом мы, вероятно, также наблюдали начальный этап инвазии, поскольку тегумент большинства других коринозом в этом хозяине был покрыт обычным тонким слоем гликокаликса и не имел признаков смены или изменения наружной мембраны.

Стратегия уклонения от иммунного ответа хозяина путем сбрасывания поверхностных элементов оболочек или покровов характерна не только для многоклеточных паразитов. Внеклеточные формы малярийных плазмодиев преодолевают негативную реакцию антител хозяина на спорозоитов, сбрасывая молекулы поверхностных белков, что нивелирует эффективность этих антител (Zambrano-Vila et al., 2002). Иной процесс, приводящий к сходному результату, описан у лейшманий, метациклические промастиготы которых могут нейтрализовать действие комплемента, сбрасывая мембраноатакующий комплекс (Puentes et al., 1990). Не вдаваясь в обсуждение молекулярных механизмов уклонения от реакции хозяина, отметим, что эти примеры иллюстрируют, в сущности, общее явление, характеризующее отношения паразита и хозяина на организменном уровне. Можно предположить, что стратегия уклонения тканевых паразитов от иммунного ответа хозяина путем смены/обновления поверхностной части их организма носит общий характер и используется паразитическими организмами, принадлежащими к разным таксономическим группам. Для проверки этого предположения необходимы дальнейшие исследования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания "Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии" № АААА-А17-117012710031-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галактионов К.В., Добровольский А.А. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука. 1987. 193 с.

Ждярска З., Соболева Т. Ультраструктура партенит и личинок брахилаймоидей // Функциональная

морфология личинок трематод и цестод. Алма-Ата: Наука. 1986. С. 83–96.

Максименко А.В., Турашев А.Д. Функции и состояние эндотелиального гликокаликса в норме и патологии // Атеросклер. Дислипидемия. 2011а. № 1. С. 4–17.

Максименко А.В., Турашев А.Д. Визуализация, состав и структура эндотелиального гликокаликса // Атеросклер. Дислипидемия. 2011б. № 1. С. 28–40.

Никишин В.П. Морфофункциональное разнообразие гликокаликса у ленточных червей // Успехи соврем. биол. 2016. Т. 136. № 5. С. 506–526.

Никишин В.П. Модификации гликокаликса скребней // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 1. С. 42–54.

Никишин В.П., Скоробрехова Е.М. Две стратегии взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 9. С. 1100–1109.

Никишин В.П., Скоробрехова Е.М. Скребень *Corynosoma strumosum* в паратенических хозяевах: Взаимоотношения на организменном уровне в природе и эксперименте. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2020. 306 с.

Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Зависимость строения капсулы, окружающей скребня *Corynosoma strumosum*, от видовой принадлежности естественного паратенического хозяина // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 6. С. 696–712.

Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Морфологические особенности скребня *Corynosoma strumosum* (Polymorphidae) в паратенических хозяевах бельдюге *Zoarces elongatus* (Kner, 1868) (Zoarcidae) и палтусе *Hippoglossus stenolepis* (Schmidt, 1904) (Pleuronectidae) // Биол. моря. 2017. № 1. С. 39–46.

Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Структура и формирование капсулы вокруг скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 в естественном паратеническом хозяине – рыбе *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904. 1. Структура капсулы из рыб, инвазированных естественным образом // Изв. РАН. Сер. биол. 2021а. № 1. С. 73–82.

Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Структура и формирование капсулы вокруг скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 в естественном паратеническом хозяине – рыбе *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904. 2. Экспериментальное изучение процесса инкапсуляции (предварительные результаты) // Изв. РАН. Сер. биол. 2021б. № 5. С. 507–520.

Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука. 1985. 544 с.

Bennett H.S. Morphological aspects of extracellular polysaccharides // J. Histochem. Cytochem. 1963. V. 11. P. 14–23.

Chiang C.-P., Caulfield J.P. Schistosoma mansoni: ultrastructural demonstration of a miracidial glycocalyx that cross-reacts with antibodies raised against the cercarial glycocalyx // Exp. Parasitol. 1988. V. 67. № 1. P. 63–72.

Hahn R.G., Patel V., Dull R.O. Human glycocalyx shedding: Systematic review and critical appraisa // Acta Anaesthesiol Scand. 2021. V. 65. P. 590–606.

Hockley D.J., McLaren D.J. Schistosoma mansoni: changes in the outer membrane of the tegument during development from cercaria to adult worm // Int. J. Parasitol. 1973. V. 3. № 1. P. 13–25.

Horak P., Kovar L., Kolarova L., Nebesarova J. Cercaria–schistosomulum surface transformation of *Trichobilharzia szidati* and its putative immunological impact // Parasitology. 1998. V. 116. P. 139–147.

Ito S. The enteric surface coat on cat intestinal microvilli // J. of Cell Biol. 1965. V. 27. P. 475–491.

Ito S. Form and function of the glycocalyx on free cell surface // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1974. B. 268. P. 55–66. https://doi.org/10.1098/rstb.1974.0015

Lammas D.A., Duffus W.P.H. The shedding of the outer glycocalyx of juvenile *Fasciola hepatica* // Veterinary Parasitol. 1983. V. 12. № 2. P. 165–178.

Luft J.H. Fine structure of capillary and endocapillary layer was revealed by Ruthenium red // Fed. Proc. 1966. V. 25. № 6. P. 1773–1783.

Lumsden R.D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // Exp. Parasitol. 1975. V. 37. № 2. P. 267–339.

Pries A.R., Secomb T.W., Gaethgens P. The endothelial surface layer // Pflügers Arch. – Eur. J. Physiol. 2000. V. 440. № 5. P. 653–666.

Puentes S.M., Silva R.P.Da, Sacks D.L. et al. Serum resistance of metacyclic stage *Leishmania major* promastigotes is due to release of C5b-9 // J. Immunol. 1990. V. 145. № 12. P. 4311–4316.

Řimnáčová J., Mikeš L., Turjanicová L., Bulantová J. Changes in surface glycosylation and glycocalyx shedding in *Trichobilharzia regenti* (Schistosomatidae) during the transformation of cercaria to schistosomulum // PLoS One. 2017. V. 12. № 3. e0173217.

Samuelson J.C., Caulfild J.P. Loss of covalently labeled glycoproteins and glycolipids from the schistosomula of *Schistosoma mansoni* // J. Cell Biol. 1982. V. 94. № 2. P. 363–369.

Skorobrekhova E.M., Nikishin V.P. Structure of capsule surrounding acanthocephalans *Corynosoma strumosum* in paratenic hosts of three species // Parasitol. Res. 2011. V. 108. № 2. P. 467–475.

Skorobrekhova E.M., Nikishin V.P. Encapsulation of the acanthocephalan, *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904, in the intermediate host, *Spinulogammarus ochotensis* // J. Parasitol. 2019. V. 105. № 4. P. 567–570.

Wang J., Widlansky M.E. Cytoskeleton, cytoskeletal interactions, and vascular endothelial function // Cell Health Cytoskeleton. 2012. V. 4. P. 119–127.

Weinbaum S., Tarbell J.M., Damiano E.R. The structure and function of the endothelial glycocalyx layer // Annu. Rev. Biomed. Eng. 2007. V. 9. P. 121–167.

Zambrano-Vila S., Rosales-Borjas D., Carrero J.C. et al. How protozoan parasites evade the immune response // Trends in Parasitol. 2002. V. 18. № 6. P. 272–278.

The Phenomenon of the Glycocalyx Layer Loss in the Acanthocephalan *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 (Acanthocephala: Polymorphidae) in Paratenic Hosts in Nature and in Experiment

E. M. Skorobrekhova[a] and V. P. Nikishin[a]

[a] *Institute for Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan 685000, Russia*

The phenomenon of renewal of the surface of the tegument in the acanthocephalan *Corynosoma strumosum*, which parasitizes paratenic hosts of different species, has been discovered and confirmed for the first time by electron microscopy. Under conditions of experimental invasion of Middendorff's eelpout *Hadropareia middendorffii* (Schmidt, 1904) (Zoarcidae), the separation of the glycocalyx from the tegument was observed on the 3rd day of the experiment. In acanthocephalans found in fish, dissected on the 14th and subsequent days of the experiment, and in fish infected in nature, the tegument was covered with the same thick layer of glycocalyx, formed apparently anew. A similar phenomenon was observed in two individuals of *Corynosoma strumosum* that invaded the halibut *Hippoglossus stenolepis* (Schmidt, 1904) (Pleuronectidae) in nature, however, their tegument lost the outer membrane along with a thick layer of glycocalyx. In other acanthocephalans that invaded this species of halibut, the tegument was covered with a thin layer of glycocalyx. It is assumed that the described phenomena are a morphological manifestation of the parasite's defense against the host's immune response.

Keywords: the acanthocephalan *Corynosoma strumosum*, paratenic hosts, glycocalyx, the outer tegument membrane, renewal of the glycocalyx