

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



Мустафина Альфия Радмировна

**Микроскопическая анатомия паразита трески
Pyramicocephalus phocarum (Cestoda: Diphyllbothriidea)**

Специальность 1.5.12 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой
степени кандидата биологических
наук

Москва – 2022

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель

***Бисерова Наталья Михайловна**, д.б.н.,
старший научный сотрудник*

Официальные оппоненты

***Теренина Надежда Борисовна**, д.б.н.,
Институт проблем экологии и эволюции им.
А.Н. Северцова РАН, Центр паразитологии,
ведущий научный сотрудник*

***Поддубная Лариса Григорьевна**, к.б.н.,
Институт биологии внутренних вод им.
И.Д. Папанина РАН, Лаборатория
экологической паразитологии, ведущий
научный сотрудник*

***Саитов Вадим Расимович**, д.б.н.,
Федеральный центр токсикологической,
радиационной и биологической
безопасности, сектор ультраструктурных
исследований, старший научный
сотрудник*

Защита диссертации состоится «5» декабря 2022 в 15:30 часов на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет МГУ, ауд. 389.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д.27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/494685768/>

Автореферат разослан «__» _____ 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного
совета,
кандидат биологических наук

К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы

Ленточные черви из отряда Diphyllbothriidea имеют большое значение для здоровья и деятельности человека. Личинки дифиллоботриид обитают во многих видах промысловых рыб и заражают человека и животных через пищу. Взрослые стадии дифиллоботриид паразитируют в кишечнике рыбадных млекопитающих и человека и вызывают такие заболевания как дифиллоботриозы, диплогонопорозы, спарганозы. Имеются сведения о нахождении *Pyramicocephalus phocarum* (Fabricius, 1780) на взрослой стадии в кишечнике человека (Grabda, 1997). Учитывая значение инвазионных личинок, новые сведения о тонком строении плероцеркоидов дифиллоботриид представляются важными и актуальными.

Как показывает анализ современного состояния мировой научной литературы, строение плероцеркоидов дифиллоботриид изучено слабо, особенно у представителей редких родов. Имеются литературные сведения о строении видов рода *Dibothriocephalus* (Waeschenbach et al., 2017) (*Diphyllbothrium* (Cobbold, 1858)) (Bondsдорфф et al., 1971; Котикова, Куперман, 1978; Gustafsson, Wikgren, 1981; 1989; Kuperman, Davydov, 1982; Gustafsson, 1984, 1985, 1990, 1991; Gustafsson et al., 1985; 1986; 1993; 1994; Wikgren, 1986; Wikgren et al., 1990; Gustafsson, Eriksson, 1991; 1992; Okino, Hatsushika, 1994; Бисерова, Кемаева, 2012; Biserova et al., 2014), *Ligula* (Bloch, 1782) (Charles и Orr, 1968; Dougherty et al., 1975; Бисерова и др., 2007; Бисерова, Гордеев, 2010), *Schistocephalus* (Creplin, 1829) (Charles и Orr, 1968; Morris, Finnegan, 1969; Malmberg, 1972), *Spirometra* (Faust, Campbell, Kellogg, 1929) (Faust et al., 1929; Okino, Hatsushika, 1994). Сведения о тонком строении рода *Pyramicocephalus* представлены в литературе только работами автора диссертации.

Исследования тонкого строения систем органов актуальны для понимания паразито-хозяйинных отношений и структурных адаптаций к паразитизму. Кроме того, отрывочные и фрагментарные сведения о строении плероцеркоидов дифиллоботриид не позволяют понять степень морфологических отличий между представителями разных семейств и отрядов цестод, имеющих значения для филогении.

Наименее изучена роль фронтальных желез плероцеркоидов в проникновении в хозяина. Изучение строения и поведения плероцеркоидов имеет принципиальное значение для разработки лекарственных препаратов при лечении цестодозов. Известно, что плероцеркоиды *P. phocarum*, обитая в печени тресковых рыб, ухудшают их товарные качества и являются одним из источников инвазии водных млекопитающих, и иногда человека, кишечными формами дифиллоботриоза. В этой связи исследования ультраструктурной организации плероцеркоидов *P. phocarum* и предложенная в работе функциональная оценка ультраструктурных особенностей железистой, протонефридиальной и нервной систем органов дифиллоботриид являются актуальными для класса цестод в целом.

Цели и задачи работы

Целью данной работы было изучить микроскопическую анатомию и ультраструктурную организацию плероцеркоида *Pyramicosepaus phocarum*, паразита беломорской трески *Gadus morhua* (L., 1758).

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Методами молекулярной генетики установить систематическую принадлежность личинок цестод, собранных из трески на стадии плероцеркоида.
2. Изучить тонкое строение систем органов плероцеркоида *P. phocarum*, включая тегумент, фронтальные железы, мышечную, нервную и выделительную системы.
3. Провести сравнительный анализ тонкого строения плероцеркоида с другими видами цестод для выявления как специфических, так и общих черт организации *P. phocarum*.

Научная новизна

Тонкая морфология, ультраструктура и иммуноцитохимия *P. phocarum* ранее не изучались, поэтому полученные в работе результаты являются новыми для науки. Молекулярно-генетическими методами впервые подтверждена систематическая принадлежность личинок, извлеченных из беломорской трески *G. morhua* к виду *P. phocarum*. Впервые для этого вида описаны такие особенности биологии как наличие соединительно-тканной капсулы и двигательные характеристики плероцеркоида, извлеченного из рыбы.

На основе анализа жизненного цикла *P. phocarum* и жизненных циклов родственных видов впервые предложена гипотеза о роли беломорской трески в качестве резервуарного хозяина в жизненном цикле *P. phocarum*.

Впервые описано и проанализировано строение систем органов плероцеркоида *P. phocarum* (в т.ч. тегумент, базальный матрикс, мышечная система, система фронтальных желез, нервная и выделительная системы) методами световой, электронной и конфокальной микроскопии.

Подробно изучена ультраструктура тегумента и подстилающего базального матрикса. Впервые для отряда Diphyllbothriidea описаны радиальные закоривающие филаменты в базальном матриксе тегумента.

Впервые для вида изучена цитохимическая и ультраструктурная организация нервной системы плероцеркоида. В центральной и периферической нервной системе выявлены многочисленные нейроны различной эргичности, иммунореактивные к α -tubuline, 5-НТ, GABA, FMRFamide. Показано, что нервная система *P. phocarum* отличается относительно низкой концентрацией нервных элементов; медианная комиссура, соединяющая латеральные доли мозга имеет рыхлое строение.

На основе сравнительного анализа нервной и железистой систем плероцеркоида *P. phocarum* с другими представителями дифиллоботриид впервые выдвинута концепция нейро-железистого мозга, характеризующаяся архитектурной, ультраструктурной и функциональной ко-локализацией двух систем.

Впервые изучена архитектура, ультратонкое строение и цитохимия протонефридиальной системы плероцеркоида *P. phocarum*; проведена ревизия терминов выделительной системы цестод. Подтверждена гипотеза самостоятельности циртоцитов, которая оспаривалась некоторыми авторами.

Впервые для цестод показано участие серотонина в работе ресничных терминальных клеток.

Впервые выявлена вертикальная стратификация цитоплазмы выделительных каналов и описан характер ее изменения в каналах различного порядка.

Впервые для класса цестод на ультраструктурном уровне доказано наличие множественных нефропор, открывающихся в терминальный экскреторный канал каудального отдела выделительной системы плероцеркоида *P. phocarum*.

Теоретическая и практическая значимость работы

Результаты настоящей работы вносят существенный вклад в современные представления о строении и биологии цестод, и важны как с теоретической, так и с практической точки зрения.

Полученная информация о тонком строении пограничных тканей, нервной системы, протонефридиальной системы, железистого аппарата и особенностях биологии ленточных червей из отряда Diphyllbothriidea имеет теоретическое значение для сравнительной морфологии неодермат. Так, наличие серотонина и фибриллярного актина в стенках протонефридия дает основание к поддержке гипотезы ультрафильтрации межклеточной жидкости через молекулярное сито на поверхности микроворсинок верши протонефридия. Стратификация цитоплазмы каналов подтверждает возможность осуществления разных функций, сменяющих друг друга вместе с изменением характера стратификации. Полученные данные необходимы для изучения паразито-хозяйных отношений и степени пластичности тканей цестод в связи с адаптацией к сменяющимся условиям среды обитания.

Результаты диссертации имеют практическое значение в связи с высокой патогенностью дифиллоботриид для человека и млекопитающих, нанесения вреда промысловым видам рыб, имеющих экономическое значение. В диссертации представлены новые данные о строении инвазионных личинок цестод, которые являются основой для разработки эффективных мер по предотвращению и лечению дифиллоботриозов, для изучения патогенеза и оценки экономического, медицинского и ветеринарного влияния дифиллоботриид.

Новые данные о строении нервной, мышечной, протонефридиальной, железистой систем органов будут использованы для курсов сравнительной анатомии беспозвоночных и включены в учебные курсы по зоологии, гельминтологии и паразитологии.

Методология и методы исследования

Методологической основой исследования стал сравнительный анализ комплекса данных, полученных различными современными методами. Для изучения

особенностей биологии проводили паразитологические вскрытия и прижизненные наблюдения за поведением плероцеркоидов в физиологическом растворе по крови трески. Для изучения гистологического строения систем органов на световом микроскопе были изготовлены полутонкие срезы. Для изучения общей морфологии личинок использовали метод сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Для изучения ультраструктуры были применены методы трансмиссионной (ТЭМ) и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Для изучения иммуноцитохимической организации систем органов и клеток с использованием конфокального лазерного микроскопа изготавливали замороженные срезы, которые окрашивали гистохимическими и иммуноцитохимическими флуоресцентными красителями. Объекты были зафиксированы и подготовлены для каждого метода исследования согласно оригинальным протоколам.

Положения, выносимые на защиту

- 1) Тонкое строение плероцеркоида *Pyramicocephalus phocarum* имеет ряд уникальных черт, но в целом соответствуют другим представителям отряда Diphyllbothriidea.
- 2) Центральная нервная система *P. phocarum* отличается относительно низкой концентрацией нервных элементов; медианная комиссура, соединяющая латеральные доли мозга, имеет рыхлое строение. В сколексе нервная система плероцеркоида ко-локализована с системой фронтальных желез и формирует нейро-железистый мозг.
- 3) Мощно развитый аппарат фронтальных желез *P. phocarum* функционирует под контролем нервной системы, получая синапсы от нейронов мозга при участии FMRFamide-IR нейропептидов.
- 4) Выделительная система плероцеркоида *P. phocarum* образована самостоятельными циртоцитами и системой каналов различного порядка, образованной синцитиальным экскреторным эпителием. Вертикальная стратификация цитоплазмы выделительных каналов и характер ее изменения в каналах различного порядка свидетельствует о многофункциональности экскреторного эпителия. Мочевой пузырь является производным экскреторного эпителия, а терминальная пора - производной неодермиса (тегументальный канал). Плероцеркоид *P. phocarum* обладает множественными нефропорами, самостоятельно открывающимися в терминальный канал.

Апробация работы

Результаты исследований, описанные в работе, были доложены и обсуждены на симпозиумах, российских и международных конференциях: Международный конгресс по морфологии беспозвоночных ICIM4 (18-23 августа 2017 года, Москва), Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2017» (20 апреля 2017 года, Москва), «Ломоносов – 2021» (12-23 апреля 2021 года, Москва), VI Всероссийская конференция с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии» (5-9 сентября 2016

года, Севастополь), Международная конференция «Фауна и экология паразитов» (25 ноября 2016 года, Москва), V научно-практическая конференция молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (17-18 апреля 2017 года, Москва), VI Съезда Паразитологического сообщества: современная паразитология - основные тренды и вызовы (15-19 октября 2018 года, Санкт-Петербург).

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 4 статьи в рецензируемых журналах на английском языке. В работах, опубликованных в соавторстве, основополагающий вклад принадлежит соискателю.

Структура диссертации

Текст изложен на 186 страницах и состоит из пяти глав - введение, литературный обзор, материалы и методы, результаты, обсуждение результатов - заключения, выводов, благодарностей, списка литературы и приложения. Приложения включают 33 пленки иллюстраций. Список литературы включает 247 источников, из которых 51 представлены русскоязычными источниками, а 196 – на иностранном языке.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю – доктору биологических наук Наталье Михайловне Бисеровой за руководство, терпение и советы в ходе выполнения всей работы.

Особая благодарность сотрудникам кафедры Зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, член-корр. РАН, д.б.н. проф. Малахову Владимиру Васильевичу, к.б.н. Петруниной Александре Сергеевне, к.б.н. Римской-Корсаковой Надежде Николаевне, к.б.н. Екимовой Ирине, Становой Марии за поддержку, помощь и советы; отдельную благодарность сотруднику Биологического факультета к.б.н. Гордееву Илье Ивановичу за любезно предоставленный материал, время, потраченное на изучение настоящей диссертации, и ценнейшие комментарии по ее улучшению; сердечную благодарность сотрудникам Беломорской Биологической Станции им. Н.А. Перцова д.б.н. Александру Борисовичу Цетлину, к.б.н. Татьяне Владимировне Неретиной, Александру Геннадьевичу Семенову, Вало Валовичу Сивонен и сотрудникам водолазной службы за помощь в организации работы и обеспечении материалом; огромную признательность выражаю заведующему Межкафедральной Лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова Георгию Натановичу Давидовичу и ведущему инженеру Анатолию Георгиевичу Богданову и другим сотрудникам за техническое обеспечение работы на электронных микроскопах; моя искренняя признательность заведующему Центром коллективного пользования электронной микроскопии в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Сергею Ивановичу Метелеву.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №19-34-90047.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Введение

Во Введении обоснована актуальность темы исследования, показана степень ее разработанности, а также поставлены цели и задачи.

Глава 2. Литературный обзор

Глава состоит из трех разделов и четырех подразделов. Первый раздел дает краткое представление о систематическом положении отряда Diphyllbothriidea среди цестод и вида *Pyramicoscephalus phocarum* среди дифиллоботриид. Второй раздел посвящен биологии представителей дифиллоботриид и немногим известным данным относительно биологии *P. phocarum*. Третий раздел содержит основные сведения о строении различных систем органов цестод, и дифиллоботриид в частности, на гистологическом и ультраструктурном уровнях: первый подраздел посвящен строению тегумента, базального матрикса, мышечной системе; второй подраздел – строению нервной системы; третий - строению желез и, наконец, четвертый – строению протонефридиальной системы. В последней части литературного обзора приводится глоссарий терминов, используемых для обозначения структур протонефридиальной системы, который иллюстрирует сильный разброс применяемых в литературе терминов и обосновывает необходимость изучения протонефридиальной системы у разных видов цестод.

Глава 3. Материалы и методы

Материал

Червей извлекали из полости тела и кишечника рыб методом неполного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985). Рыбы были отловлены сетями, на удочку или с использованием донного трала.

Для получения плероцеркоидов *P. phocarum* отлавливали рыбу (*G. morhua*, *Cyclopterus lumpus* (Linnaeus, 1758)) в окрестностях Беломорской Биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова, в Кандалакшском заливе в проливе Великая Салма. Плероцеркоидов извлекали из полости тела и между пилорическими выростами пищеварительной системы.

Плероцеркоиды *Schistocephalus solidus* (Müller, 1776) (Diphyllbothriidea) были извлечены из колюшки (*Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758)), из Ершовских озер, в районе ББС МГУ им. Н.А. Перцова.

Плероцеркоиды *Nybelinia surmenicola* (Okada in Dollfus, 1929) (Trypanorchyncha) были любезно предоставлены И.И. Гордеевым. Личинки были извлечены из стенки желудка терпуга *Pleurogrammus azonus* (Jordan and Metz, 1913), выловленного в районе острова Симушир в марте 2017 года.

Взрослых особей *Cariophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) (Caryophyllidea) извлекали из кишечника леща (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758)) выловленного на удочку из Рыбинского водохранилища в июле 2016 года.

Методы

Для изучения особенностей биологии паразита трески *P. phocarium* проводили прижизненные наблюдения и видеозапись движений червя. Свежевыделенных плероцеркоидов *P. phocarium* помещали в физиологический раствор по крови трески (Бисерова, 2013; Абрамочкин, 2016). Наблюдения записывали с помощью стереомикроскопа Leica M165C.

Для подтверждения принадлежности плероцеркоидов, выделенных из трески к виду *P. phocarium* использовали молекулярно-биологические методы: амплификация гена 18S рДНК с последующим секвенированием последовательности, анализ полученной последовательности и последовательностей 18S рДНК других червей из ГенБанка. Фиксация, выделение ДНК, полимеразная цепная реакция и секвенирование происходили по стандартной методике.

В работе был использован комплекс методов микроскопии. Протоколы подготовки материала были разработаны и уточнены для объекта исследований. Для изучения микроскопической анатомии были сделаны серии полутонких срезов с разных частей тела *P. phocarium*, серии поперечных срезов заднего конца тела *Sch. solidus*, *N. surmenicola*, *C. laticeps*.

Конфокальную лазерную микроскопию применяли для изучения цитохимической организации элементов мышечной, нервной и выделительной систем червя *P. phocarium*. Для этого в работе были использованы цитохимический краситель Phalloidin TRITC для выявления фибриллярного актина и визуализации миофибрилл, иммуноцитохимические красители на основе моноклональных антител против серотонина, FMRF-amide, ГАМК, ацетилированного тубулина для визуализации нервной и выделительной системы.

Трансмиссионная электронная микроскопия была применена для изучения ультраструктуры тегумента, базального матрикса, мышечной системы, желез, нервной и выделительной системы плероцеркоида *P. phocarium*, а также для изучения выделительной системы заднего конца тела других видов цестод (*Sch. solidus*, *N. surmenicola*, *C. laticeps*).

Сканирующая электронная микроскопия применялась для изучения поверхностных структур тегумента, базального матрикса тегумента, архитектуры каналов выделительной системы и положения циртоцитов плероцеркоида *P. phocarium*. Для этого были изучены сколы тела, сделанные в продольной и поперечной плоскости.

Работы проводили на ББС МГУ им. Перцова, в Молекулярной лаборатории кафедры Зоологии беспозвоночных Биологического факультета и на кафедре Зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, в Межкафедральной Лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, в Центре коллективного пользования электронной микроскопии в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, и в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

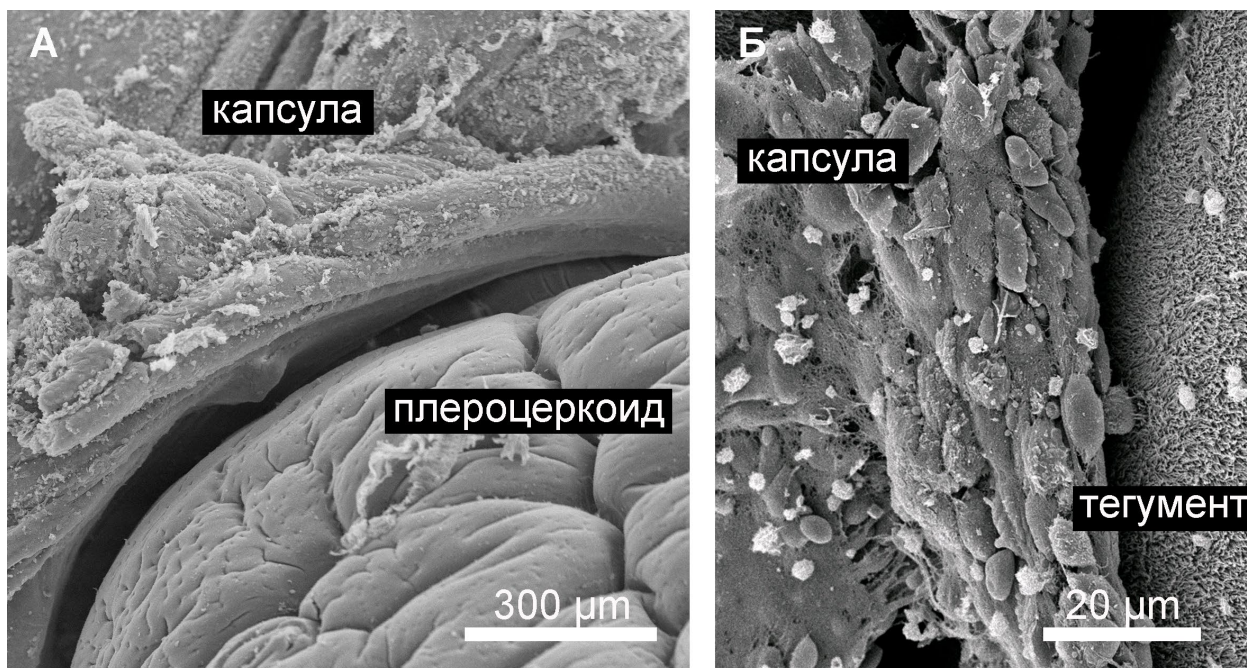


Рис. 1. Соединительнотканная капсула, в которую заключен плероцеркоид *P. phocarum* в треске. А – общий вид капсулы, окружающий тело плероцеркоида; Б – ряды клеток соединительной ткани, расположенные вплотную к микротрихиям тегумента.

Глава 4. Результаты

В главе приведены результаты молекулярно-биологических методов, подтверждающие принадлежность плероцеркоидов, извлеченных из трески к виду *Pyramicocephalus phocarum*.

В разделе результатов, посвященном особенностям биологии плероцеркоида *P. phocarum* *in vitro* описана клеточная соединительно-тканная капсула, сформированная тканями хозяина (рис. 1). В этой капсуле плероцеркоид располагается неподвижно, в сокращенном состоянии. При извлечении животного из капсулы и помещении его в физиологический раствор по крови трески, плероцеркоид начинал двигаться. При этом тело существенно удлиняется, с 10-40 мм до 80-90 мм. Мы наблюдали характерные регулярные перистальтические сокращения сколекса, тела и хвостового отдела. Вытягивание и сокращение сколекса существенно меняет внешнюю морфологию ботрий и апекса. Ботрии в виде складчатых фестонов лежат дорсально и вентрально; они смыкаются и размыкаются, при этом различий в движении дорсальных и вентральных ботрий не было обнаружено; латеральная поверхность так же собирается в складки; пирамидальная форма сколекса отчетливо видна в вытянутом состоянии, при этом апекс выдвигается на существенное расстояние вперед в виде «хоботка». По телу червя проходят перистальтические волны в продольном направлении тела от переднего конца к заднему. Изредка отмечается обратная перистальтика тела. При фиксации тело сокращается и становится похожим на состояние червя в полости тела трески.

Основной раздел диссертации посвящен микроскопической и ультраструктурной организации систем органов плероцеркоида *P. phocarum* и включает данные о строении тегумента, базального матрикса, мышечной системы, нервной системы, желез и протонефридиальной системы.

В этом разделе подробно описана морфология тегумента, который несет три разных типа микротрихий (рис. 2 А, Б). Конусовидные микротрихии 1-го типа имеют короткую сильно расширенную базальную часть и мощную загнутую крючком апикальную часть. Они расположены на сколексе, также встречаются в тегументе терминальной поры, тогда как на поверхности тела не были обнаружены.

Микротрихии 2-го типа имеют узкую и короткую базальную часть и вытянутую конусовидную апикальную часть с заостренным кончиком. Они многочисленны на поверхности тела и в тегументе терминальной поры.

Микротрихии 3-го типа имеют удлиненную цилиндрическую форму базальной части и короткую апикальную, встречаются повсеместно.

Впервые для дифиллоботриид описаны заякоривающие филаменты в базальном матриксе тегумента (рис. 2 В). Заякоривающие филаменты направлены радиально, не ветвятся и соединяются с базальной мембраной дистальной цитоплазмы тегумента и с мембраной субтегументальной мускулатурой посредством полудесмосом. Кроме субтегументальной мускулатуры у плероцеркоида *P. phocarum* имеются продольные, дорзо-вентральные, латеро-латеральные и радиальные мышцы в центральной, медуллярной и кортикальной паренхиме, а также продольные мышцы, окружающие главные выделительные каналы.

Нервная система плероцеркоида *P. phocarum* состоит из центральной нервной системы, представленной мозгом с парой латеральных долей с нейропилиями, соединенными рыхлой поперечной комиссурой, главными продольными стволами (рис. 3 А, В) и периферической нервной системой, представленной малыми продольными стволами, радиальными, продольными и кольцевыми тонкими волокнами плексуса и периферическими нейропилиями в местах их пересечений.

Особенностью центральной нервной системы *P. phocarum* является рыхлое расположение волокон медианной комиссуры мозга, значительная удаленность нейропилей долей друг от друга, расположение нейронов на некотором расстоянии от нейропилей, значительная протяженность медианной комиссуры в росто-рокаудальном направлении, присутствие в комиссуре и вокруг долей железистых клеток, наличия нейро-железистых синаптических контактов в мозге. В то же время периферическая нервная система сильно развита и упорядочена, образует регулярные кольцевые и радиальные нервы с периферическими нейропилиями в местах пересечения. Ультраструктура НС характеризуется наличием 4 типов нейронов в составе мозга и комиссуры: светлые, темные, нейросекреторные нейроны и гигантские нейроны медианной комиссуры. Ультраструктура сенсорных

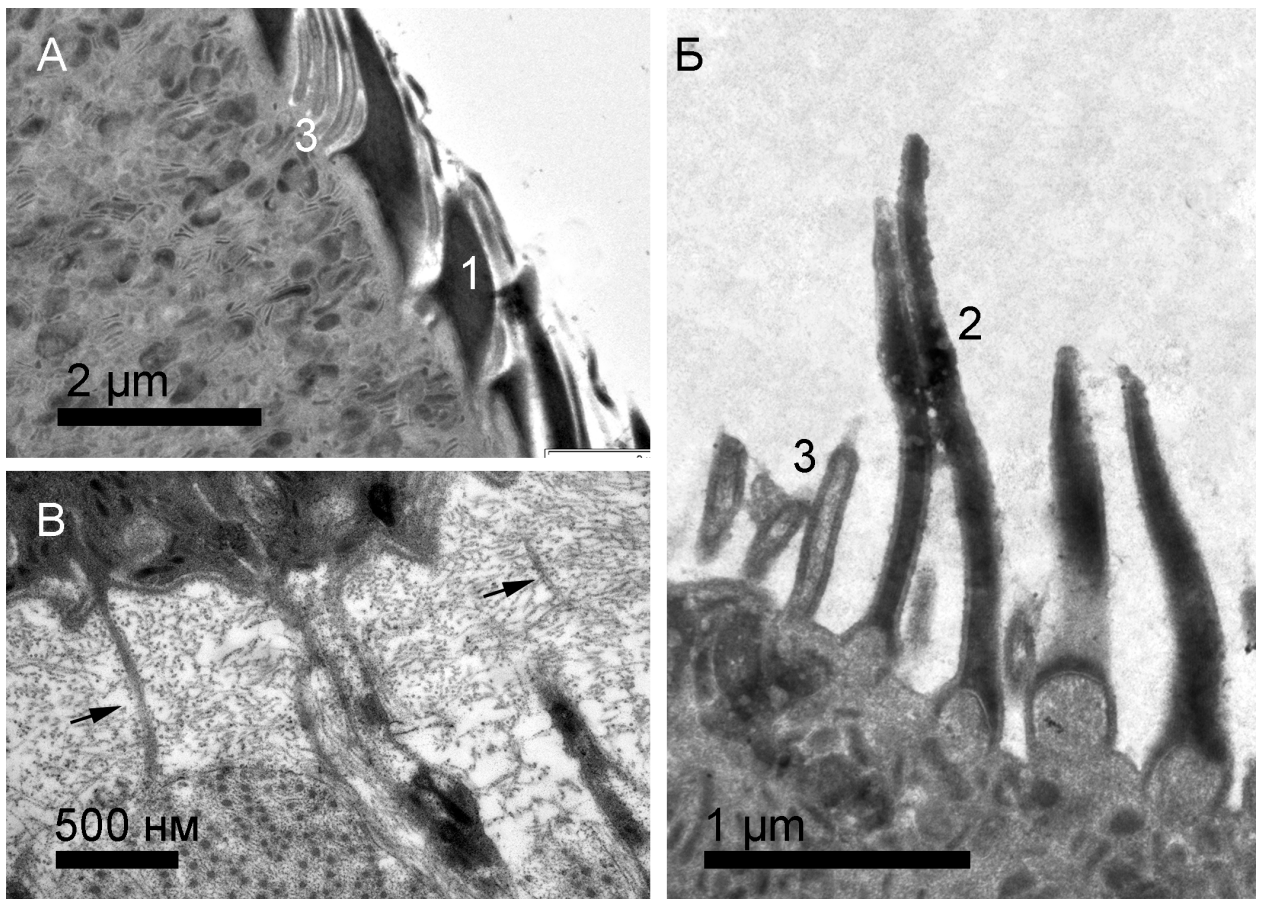


Рис. 2. Тегумент плероцеркоида *P. phocarium*. А – микротрихии 1 и 3 типов; Б – микротрихии 2 и 3 типов; В – закоривающие филаменты (отмечены стрелкой) в базальном матриксе тегумента.

органов типична для цестод; обнаружены ресничные и бесресничные свободные нервные окончания четырех типов, локализованные преимущественно в складках ботрии, вместе с терминалями протоков фронтальных желез (рис. 3 А).

Иммуноцитохимическими исследованиями впервые описаны FMRFamide-IR, 5-HT-IR и GABA-lir компартменты центральной и периферической нервной системы *P. phocarium*.

Иммунореакция к FMRF-амиду выявлена в латеральных долях мозга, медианной комиссуре, главных нервных стволах и периферических плексусах. Нейриты FMRFamide нейронов иннервируют мускулатуру ботрий, продольные мышцы сколекса и тела, FMRFamide терминали также многочисленны тегументе. Элементы нервной системы, иммунореактивные к серотонину (5-HT-IR), выявлены в латеральных долях, медианной комиссуре, главных стволах и периферическом нервном плексусе. В главных стволах нейроны расположены в корковом слое, преимущественно дистально по отношению к нейропиллю и выделительному сосуду, иннервируя латеральную зону сколекса и тела. Компартмент нервной системы, выявляемый антителами к гамма-амино-масляной кислоте (GABA-like IR), представлен нейронами в главных стволах, в периферическом плексусе, а также

многочисленными GABA-like IR нейритами на поверхности мышечных слоёв, как в медуллярной, так и в кортикальной паренхиме, и в субтегументе.

В ходе исследования фронтальных желез плероцеркоида *P. phocarum* были выявлены 4 структурных элемента системы фронтальных желез: перикарионы, секреторные резервуары, протоки, укрепленные микротрубочками и терминальные поры в тегументе; описана их ультраструктура. На поверхности перикарионов желез обнаружены синаптические контакты с нейронами мозга. Вокруг терминальных пор в тегументе обнаружены сенсорные органы в виде ресничных и безресничных рецепторов (рис. 3 Г).

Установлено, что выделительная система плероцеркоида *P. phocarum* на цитологическом уровне представлена терминальными ресничными клетками (циртоцитами) и синцитиальным секреторным эпителием (рис. 4). Общая архитектура протонефридиальной системы включает в себя терминальные ресничные клетки, протонефридиальные воронки канальцев, сложную трехмерную систему каналов 1-го и 2-го порядка, центральные продольные каналы, обладающие мышечной стенкой, мочевой пузырь, многочисленные нефропоры и терминальную пору. В сколке поперечные анастомозы и главные секреторные каналы проходят сквозь латеральные доли мозга и подстилают медианную комиссуру; главные нервные стволы ко-локализованы с главными выделительными каналами. Выделительная система имеет самостоятельные терминальные ресничные клетки, которые вместе с протонефридиальными воронками образует фильтрационные верши. Микроворсинки верши соединены волокнами внеклеточного вещества, ориентированными крест-на-крест. Впервые описана горизонтальная стратификация цитоплазмы секреторного эпителия в разных отделах протонефридиальной системы; показано, что мочевой пузырь образован секреторным эпителием, а резервуар терминальной поры – складкой тегумента. Описаны кольцевые септированные десмосомы в зоне соединения секреторного эпителия и тегумента терминальной поры, называемые нефропорами. Обнаружен сенсорный орган в виде безресничного рецептора в стенке терминальной поры.

Иммуноцитохимически доказано наличие иннервации центральных каналов нейритами главных стволов, участие серотинина в работе ресничных терминальных клеток, наличие фибриллярного актина в стенках протонефридия.

Сравнительный анализ строения выделительной системы заднего конца тела личинок *P. phocarum*, *S. solidus*, *N. surmenicola* и взрослой особи *C. laticeps* показал, что общий план строения и ультраструктура выделительной системы изученных в данной работе видов имеет ряд сходств и различий (рис. 5):

- Архитектура протонефридиальной системы плероцеркоида *P. phocarum* и взрослой особи *C. laticeps* в каудальной части тела имеет общие черты: имеется терминальная тегументальная пора с тегументальным резервуаром, который связан с мочевым

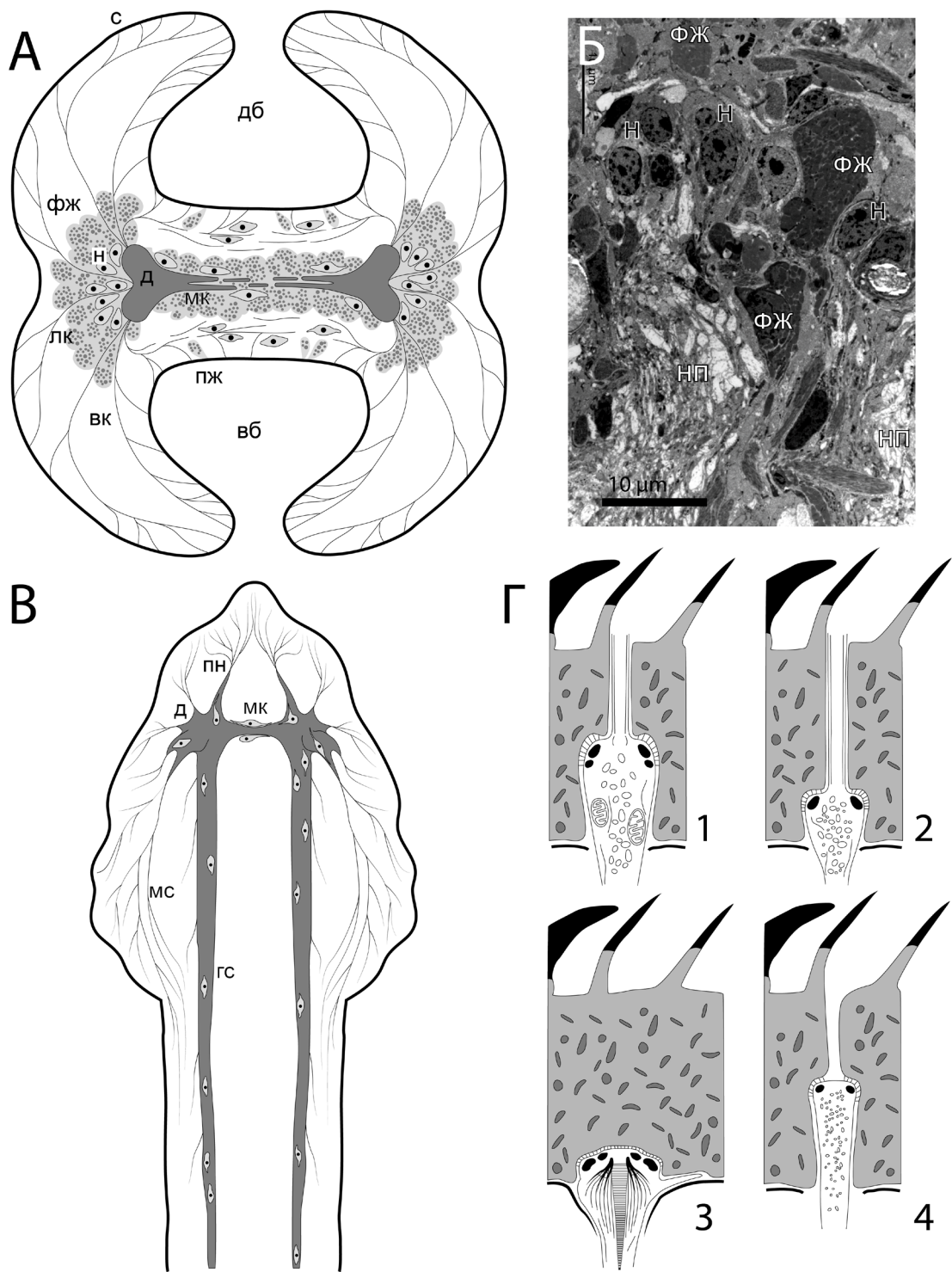


Рис. 3. Схема нервной системы и сенсорных органов плероцеркоида *P. phocarium*. А – схема нейрожелезистого мозга, поперечно; Б – поперечный срез латеральной доли с нейропилем и фронтальными железами; В – нервная система сколекса фронтально; Г – свободные нервные окончания 1-4 типов в тегументе. Обозначения: вб – вентральная ботрия, вк – вентральный корешок, гс – главные стволы, д – доля мозга, дб – дорсальная ботрия, лк – латеральный корешок, МК – медианная комиссура, мс – малые стволы, н – нейрон; нп – нейропиле; пж – поры фронтальных желез, пн – передние нервы, фж – клетки фронтальных желез.

пузырем. Имеющиеся различия касаются расположения каналов в медуллярной паренхиме перед впадением в мочевой пузырь, а также того, что периферические каналы не имеют прямой связи с резервуаром терминальной поры.

- Ультраструктурная организация ресничных клеток у всех четырех изученных видов имеет общий план строения: полярные, одиночные циртоциты с внутренними лептотрихиями и одним ресничным пламенем, направленным в протонефридиальную воронку. Строение верши и характер соединения циртоцита с протонефридиальной воронкой также схожи. Различия касаются набора органелл цитоплазмы, размеров клеток и различных клеточных структур.
- Протонефридиальные воронки в целом демонстрируют сходство в строении: полые трубки с расширенной частью, образующей внешний ряд микроворсинок верши. Цитоплазма стенки воронки в дистальных отделах у всех видов стратифицируется на слои. *P. phocarum* в отличие от других видов, имеет шаровидные микроворсинки в просвете воронки. Воронка *C. laticeps* состоит из нескольких отростков, соединенных десмосомами, тогда как у остальных изученных видов стенка воронки единая.
- Каналы 1-го порядка, обнаруженные у всех изученных видов, имеют синцитиальное строение и располагаются внутриклеточно. У представителей отряда дифиллоботриид и трипаноринх поверхность канала несет шаровидные микроворсинки, а у *C. laticeps*, представителя кариофиллид, мембрана канала образует ламеллы.
- Нам удалось изучить каналы 2-го порядка для видов *P. phocarum*, *C. laticeps*, и *N. surmenicola*. Их стенка представлена синцитиальным экскреторным эпителием. Структура стенки каналов 2-го порядка у видов стратифицирована по горизонтали, но детальное строение каналов сильно отличается размерными характеристиками, набором органелл (только у *P. phocarum* в цитоплазме имеются палочковидные плотные тела), поверхностными структурами в просвете канала (у вида *N. surmenicola* они отличаются по сравнению с каналами 1-го порядка), степенью инвагинированности базальной мембраны. Также только у *C. laticeps* периферические каналы 2-го порядка имеют мышечную обкладку.
- Мочевой пузырь нам удалось изучить на примере двух видов: *P. phocarum* и *C. laticeps*. У обоих видов он представлен синцитиальным экскреторным эпителием с погруженными ядрами. Различается характер горизонтальной стратификации стенки (у *P. phocarum* имеется гомогенный слой и слой с палочковидными телами, характерный для всего экскреторного эпителия, у *C. laticeps* апикальная цитоплазма дифференцирована на три слоя: гомогенный, вакуолизированный, зернистый слой с органеллами) и поверхностные структуры просвета (*P. phocarum* имеет редкие шаровидные микроворсинки, *C. laticeps* – уплощенные ламеллы, расположенные на поверхности в несколько рядов).
- Структура экскреторной поры изучена на примере *P. phocarum*, *C. laticeps*,

N. surmenicola. У всех изученных видов стенка выстлана тегументом с микротрихиями. Существенно ультраструктура тегумента отличается у *C. laticeps*: она отличается как по сравнению с тегументом поверхности тела, так и на протяжении самой поры. Важным отличием строения стенки экскреторной поры *P. phocarum* от других изученных видов является наличие нефропоров периферических каналов 2-го порядка.

Глава 5. Обсуждение результатов

В главе проводится анализ данных и сравнение полученных результатов с данными мировой литературы. Молекулярными методами была впервые подтверждена принадлежность плероцеркоидов из трески к виду *P. phocarum*. На основе морфологических данных и прижизненных наблюдений впервые описана соединительно-тканная капсула, образованная хозяином, а также двигательная активность плероцеркоидов и мышцы, за счет которых эти движения совершаются. Впервые выдвинуто предположение о том, что треска играет роль резервуарного хозяина *P. phocarum*. Однако, для составления полноценной картины биологии, циркуляции вида в экосистеме и онтогенетических перестроек различных систем, необходимы дополнительные исследования жизненного цикла.

Тонкое строение систем органов плероцеркоида *P. phocarum* имеет высокую степень сходства с другими представителями семейства *Diphyllbothriidae*, особенно в строении тегумента, экскреторного эпителия, секреторного аппарата, типов нейронов и их цитохимической принадлежности. Тегумент имеет типичное для дифиллоботриид строение (Куперман, 1988; Chervy, 2009). Описаны 3 типа микротрихий и их локализация, предположена их функция в качестве фиксаторных и трофических структур.

Впервые для дифиллоботриид описаны заякоривающие филаменты в базальном матриксе тегумента, ранее описанные лишь для циклофиллиды *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) (Holy, Oaks, 1987). Строение мышечной системы плероцеркоида соответствует другим представителям отряда (Wahlberg, 1998). Мышечные клетки *P. phocarum*, накапливающие гликоген в отростках цитоплазмы, образуют щелевые контакты с клетками паренхимы, сходно с другими цестодами (Lumsden, Byram, 1967; Korneva, 2001). Фронтальные железы имеют синцитиальное строение, детали строения *P. phocarum* соответствуют другим представителям дифиллоботриид (Kuperman, Davydov, 1982; Kuperman, 1988; Бисерова, Кемаева, 2012). Железы высвобождают секрет по эккриновому типу через поры в тегументе, окруженные септированным контактом. Известно, что на всех стадиях онтогенеза дифиллоботриид в сколексе развиты фронтальные железы, достигающие максимального развития у плероцеркоидов (Braten, 1968; Andersen, 1975, 1977; Kuperman, Davydov, 1982; Куперман, 1988; Бисерова, Кемаева, 2012). У плероцеркоида *P. phocarum* железы очень сильно развиты (Mustafina, 2017; Mustafina, Biserova, 2017), их протоки занимают большой объем в сколексе, как в

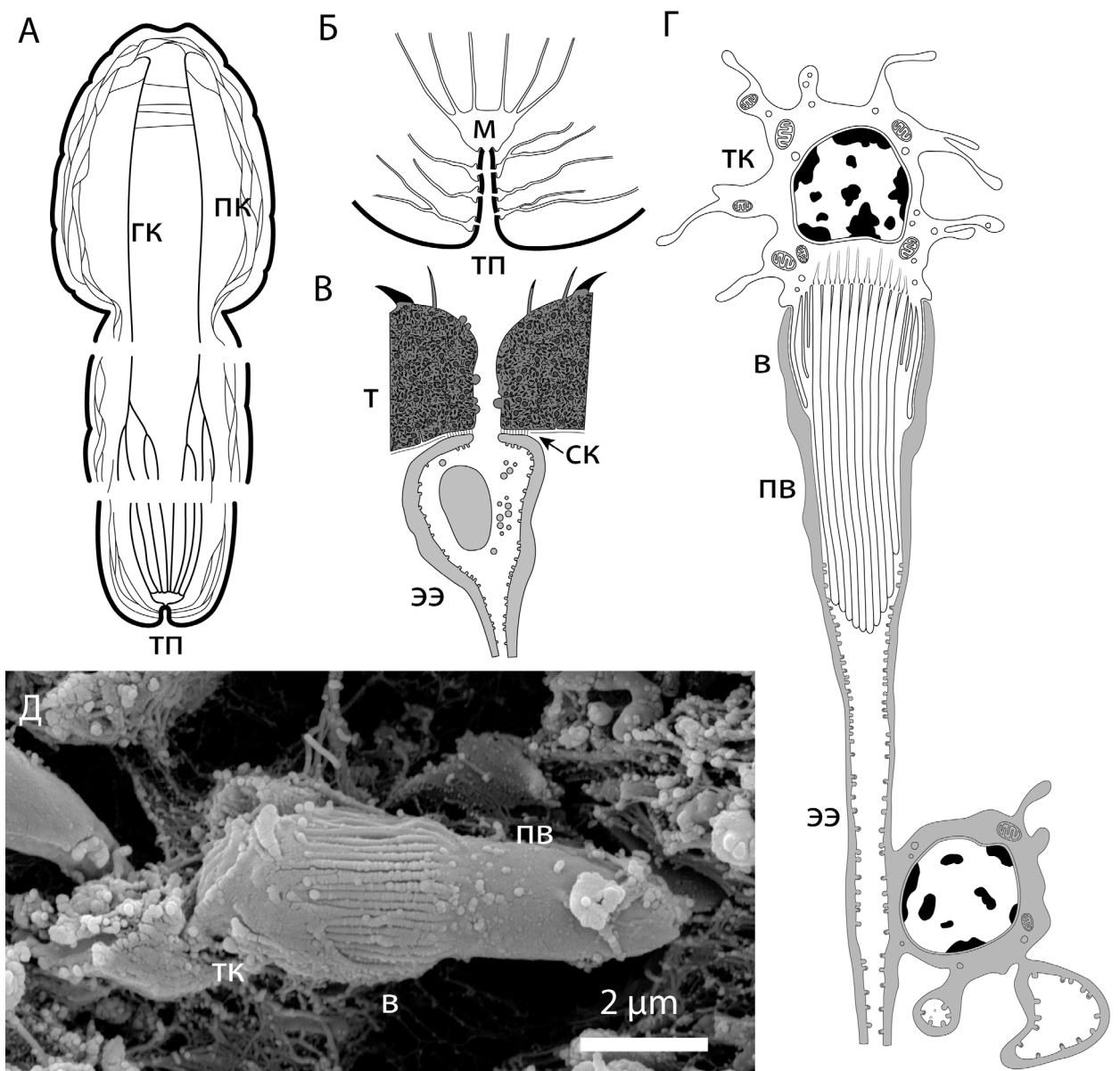


Рис. 4. Выделительная система плероцеркоида *P. phocarium*. А – архитектура каналов выделительной системы; Б – выделительная система заднего конца тела; В – нефропор; Г - схема терминальной ресничной клетки и протонефридиальной воронки; Д – верша протонефридия на СЭМ. Обозначения: в – верша, гк – главные каналы, м – мочевой пузырь, пв – протонефридиальная воронка, ПК – периферические каналы, ск- септированный контакт, т – тегумент, тк – терминальная клетка, тп – терминальная пора, ээ – экскреторный эпителий.

медианной области, так и в субтегументе. Иннервация фронтальных желез плероцеркоида *P. phocarium* происходит непосредственно нейронами латеральных долей и медианной комиссуры. Впервые показано, что расширенные терминалы секреторных протоков желез имеют на своей поверхности множество нервных окончаний, иммунореактивных к FMRFamide, что свидетельствует об участии FMRFamide-эргических нейронов мозга в регуляции секреции фронтальных желез. Тесное расположение желез вокруг латеральных долей мозга и мозговой комиссуры

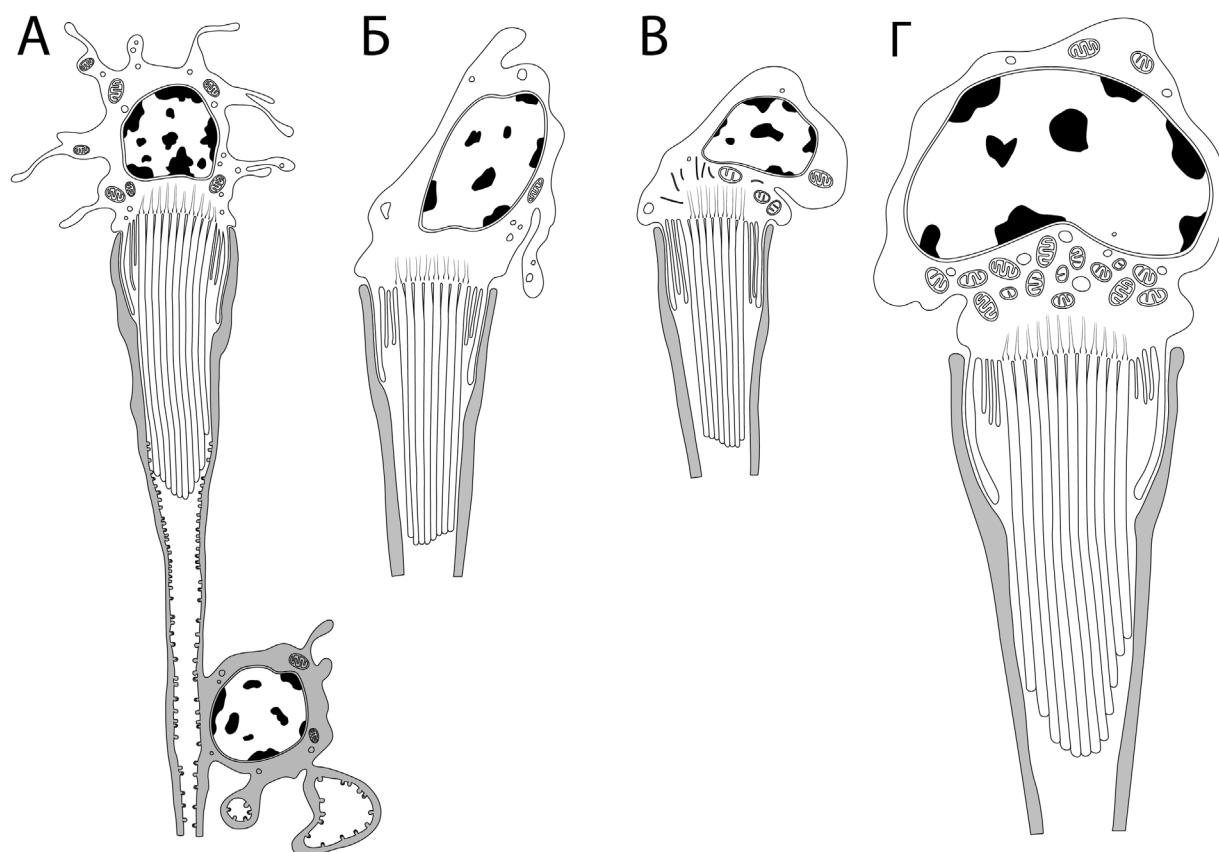


Рис. 5. Сравнительный анализ выделительной системы личинок А - *P. phocarium*, Б - *S. solidus*, В - *N. surmenicola*, Г - взрослой особи *C. laticeps*.

было отмечено для диффилоботриид (Бисерова, Кемаева, 2012). Мы предлагаем термин «нейро-железистый мозг» для обозначения структур такого типа. Кроме того, описана ко-локализация пор фронтальных желез с сенсорными органами тегумента, что также подтверждается данными, полученными для других видов (Kutyrev et al., 2017; Barčák et al., 2019). У диффилоботриид цитохимическая и цитоморфологическая организация нервной системы имеет большое сходство. Обнаружена иммунореактивность элементов центральной и периферической нервной системы к серотонину (5-НТ), FMRFamide и GABA, что в общем характерно для других представителей диффилоботриид (Ohman-James 1973; Gustafsson, Wikgren, 1981; Gustafsson, Eriksson, 1991; Gustafsson et al., 1993; Biserova, Kutyrev, 2014; Biserova et al., 1998, 2014; Barčák et al., 2019).

Анализ данных о строении выделительной системы показал, что в литературе имеется большой разброс в употребляемых терминах для обозначения структур протонефридиальной выделительной системы цестод, что осложняет сравнительно-морфологический анализ. Поэтому в работе проведена ревизия терминов и предложены названия структур выделительной системы вместе с их определениями. Важным вопросом дискуссии является онтогенетическое развитие выделительной системы цестод, которому посвящен подраздел главы 5.

При изучении ультраструктуры и цитохимии протонефридиев плероцеркоида *P. phocarum* были выявлены черты сходства и различия в строении ресничных клеток. Циртоциты располагаются в паренхиме тела цестод одиночно или группами, несут как правило одно ресничное пламя, но иногда имеют несколько отдельных пучков ресничек (Poddubnaya et al., 2020). Циртоцит и протонефридиальная воронка образует вершу. Микроворсинки верши от разноименных клеток соединены между собой внеклеточным матриксом с волокнами ориентированными, крест-накрест, по типу zip-замка. Через него происходит фильтрация межклеточного вещества из окружающей паренхимы. В работе приводятся доказательства самостоятельности ресничных терминальных клеток, которая оспаривалась некоторыми авторами (Rohde, 1986; Куперман, 1988). Участие серотонина в работе ресничных терминальных клеток *P. phocarum*, наличие фибриллярного актина в стенках протонефридия поддерживают идею ультрафильтрации первичной мочи через внеклеточный матрикс верши, предложенную ранее (Wilson, Webster, 1974; Ruppert, Smith, 1988), и опровергают альтернативную гипотезу фильтрации через цитоплазму терминальной ресничной клетки (Valverde-Islas et al., 2011). Внутренняя поверхность каналов увеличена микроворсинками или ламеллами, которые могут нести электронноплотные частицы (Dougherty et al., 1975; Edwards, Mueller 1978; Lindroos, 1983; Протасова с соавторами, 1990; Поддубная, 2003). Стенка каналов синцитиальная, однако в ней могут обнаруживаться контакты (Lindroos, 1983; Поспехова и др., 1993). Исследование *P. phocarum* показало синцитиальное строение экскреторного эпителия на всем протяжении. Имеется вертикальная стратификация цитоплазмы стенки каналов разного порядка на несколько слоев, характер стратификации может изменяться с изменением порядка канала. Иммуноцитохимически доказано наличие иннервации стенки центральных каналов, что свидетельствует об активном участии каналов в циркуляции мочи и продуктов обмена.

Наименее изучено строение каудальных отделов выделительной системы личинок и взрослых цестод. Проведенное исследование показало, что у *P. phocarum* мочевого пузыря и терминальная выделительная пора на заднем конце тела плероцеркоида – это две структурных единицы разного происхождения. Мочевой пузырь представляет собой резервуар, выстланный экскреторным эпителием, сообщающийся с центральными каналами с одной стороны, и с полостью терминальной поры, с другой стороны. Отличительной чертой конечных отделов выделительной системы *P. phocarum* является наличие нефропор периферических каналов окруженных кольцевыми септированными контактами, открывающихся в тегумент резервуара терминальной поры. Сравнительный анализ архитектуры выделительной системы заднего конца тела *P. phocarum* и *C. laticeps* показал существенное отличие в характере соединения резервуара экскреторной поры с канальной системой. У *C. laticeps* периферические каналы впадают в мочевого

пузырь и не имеют связи с резервуаром терминальной поры. Сравнительный анализ ультраструктуры экскреторной системы *P. phocarum*, *S. solidus*, *C. laticeps* и *N. surmenicola* показал, что у всех видов система состоит из двух цитологических единиц: терминальных ресничных клеток (циртоцитов) и синцитиального экскреторного эпителия. Выявленные ультраструктурные и анатомические различия, вероятно могут быть связаны с биологией изученных видов, обитанием в морской или пресноводной среде, жизненной стадией, а также с филогенетическим положением изученных представителей. Впервые показана и подробно описана вертикальная стратификация цитоплазмы экскреторного эпителия, которая у *P. phocarum*, *C. laticeps*, *N. surmenicola* изменяется по ходу каналов и свидетельствует о выполнении разных физиологических функций.

ВЫВОДЫ

1. Методами молекулярной генетики подтверждена видовая принадлежность личинок цестод из печени трески к виду *Pyramicocephalus phocarum* (сем. Diphyllbothriidae, отр. Diphyllbothriidea). Показано, что плероцеркоид в треске окружен тонкой соединительно-тканной капсулой, формирующейся организмом хозяина.
2. Ультраструктурная организация плероцеркоида *P. phocarum* имеет специфические черты организации; в тегументе обнаружено три типа микротрихий, выполняющих фиксаторную и трофическую функции; в базальном матриксе тегумента, впервые для отряда Diphyllbothriidea описаны радиальные закоривающие филаменты.
3. Плероцеркоид *P. phocarum* обладает мощно развитым железистым аппаратом, фронтальные железы занимают большой объем и открываются самостоятельными протоками и порами в тегументе и функционируют под контролем нервной системы, получая синапсы от нейронов мозга. Впервые установлена FMRFamide-эргическая регуляция выброса секрета фронтальных желез.
4. Строение нервной системы сколекса плероцеркоида *P. phocarum* характеризуется слабой степенью концентрации; мозг представлен двумя латеральными долями, соединенными рыхлой медианной комиссурой. В нервной системе выявлены многочисленные FMRFamide-, GABA-lir и серотонинэргические нейроны, описаны 4 ультраструктурных типа нейронов и 4 типа сенсорных органов в тегументе.
5. На основе сравнительного анализа нервной и железистой систем плероцеркоида *P. phocarum* с другими представителями дифиллоботриид впервые предложена модель нейро-железистого мозга, характеризующаяся архитектурной, ультраструктурной и функциональной ко-локализацией двух систем.
6. Выделительная система плероцеркоида *P. phocarum* представлена самостоятельными ресничными клетками и сложной системой каналов синцитиального строения. Впервые для дифиллоботриид показано, что мочевой пузырь является производным экскреторного эпителия, а терминальная пора -

производной неодермиса (тегументальный канал). Впервые для дифиллоботриид достоверно доказано наличие множественных нефропор, открывающихся в канал терминальной поры плероцеркоида.

7. Впервые для цестод показано участие серотонина в работе ресничных терминальных клеток; наличие фибриллярного актина в стенках протонефридия дает основание к поддержке гипотезы ультрафильтрации межклеточной жидкости через молекулярное сито на поверхности микроворсинок верши протонефридия.

8. Изменения в структуре цитоплазмы в выделительных каналах цестод свидетельствует о многофункциональности экскреторного эпителия. Мышечная обкладка центральных каналов и наличие иннервации доказывает их определяющую роль в циркуляции мочи и продуктов обмена и подтверждают важную роль нервной системы в регуляции функций выделительной системы.

9. Тонкое строение плероцеркоида *Pyramicocephalus phocarum* имеет ряд уникальных черт, но в целом соответствуют другим представителям отряда Diphyllbothriidea.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science, RSCI WoS:

1. **Mustafina A.**, Biserova N. 2017. *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea): the ultrastructure of the tegument, glands, and sensory organs // Invertebr. Zool. Vol.14. P.154-161. DOI 10.15298/invertzool.14.2.09 CiteScore 2021=2.0

2. Biserova N., **Mustafina A.**, Malakhov V.V. 2021. Structure of the Excretory System of the plerocercoid *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea): Proof for the Existence of Independent Terminal Cells // Doklady Biological Sciences. Vol.496. P.17-20. DOI 10.1134/S0012496621010026 CiteScore 2021=1.4

Бисерова Н.М., Мустафина А.Р., Малахов В.В. 2021. Строение выделительной системы плероцеркоида *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea): доказательство существования самостоятельных терминальных клеток // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. Vol.496. No.12. P.4-27. [перевод] DOI 10.31857/S2686738921010066 РИНЦ 0,994

3. Biserova N., **Mustafina A.**, Raikova O. 2022 The neuro-glandular brain of the *Pyramicocephalus phocarum* plerocercoid (Cestoda, Diphyllbothriidea): immunocytochemical and ultrastructural study // Zoology. DOI 10.1016/j.zool.2022.126012 CiteScore 2021=3.3

4. **Mustafina A.**, Biserova N. 2022 Excretory system ultrastructure of diphyllbothriidean tapeworm *Pyramicocephalus phocarum* with cytochemical and functional implication // Invertebr. Zool. Vol.19. No.2. P.159–184 DOI 10.15298/invertzool.19.2.05 CiteScore 2021=2.0

Статьи в сборниках:

1. **Мустафина А.Р.**, Бисерова Н.М. 2016. Строение плероцеркоида *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea) - паразита беломорской трески. В сборнике Фауна и экология паразитов. Труды Центра паразитологии (отв. ред.: С.О. Мовсесян), место издания Товарищество научных изданий КМК Москва, том 49, с. 73-75.
2. **Мустафина А.Р.**, Хуторянская М.Ю. 2016. Особенности биологии и строения *Pyramicocephalus phocarum* (Diphyllbothriidea) из печени беломорской трески. В сборнике Современные проблемы теоретической и морской паразитологии. сборник научных статей / ред.: К. В. Галактионов, А. В. Гаевская. – Севастополь: Изд-ль Бондаренко Н. Ю., 2016. – 242 с. ISBN 978-5-9908633-2-3, г. Севастополь с. 188-190.
3. **Мустафина А.Р.** 2017. Выделительная система плероцеркоида *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda) из печени беломорской трески // в сборнике Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы V научно-практической конференции молодых ученых с международным участием, место издания Издательство ВНИРО г. Москва Москва, тезисы, с. 199-201.

Тезисы и материалы конференций:

1. **Мустафина А.Р.** Где находится мочевой пузырь у *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea)? / Мустафина А.Р. // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2021», 12-23 апреля, Москва. – 2021.
2. Гордеев И.И. Опыт ихтио-паразитологических исследований в условиях тропического леса / Гордеев И.И., Бисерова Н.М., Григоров И.В., **Мустафина А.Р.**, Голованёва М.С. // Материалы III научной школы молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина, 15-21 апреля, Звенигород. – 2018. – С. 74.
3. Бисерова Н.М. Сравнительный анализ строения и биологии плероцеркоидов ленточных червей из отряда Diphyllbothriidea / Бисерова Н.М., **Мустафина А.Р.**, Голованёва М.С., Гордеев И.И., Григоров И.В. // Материалы III научной школы молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина, 15-21 апреля, Звенигород. – 2018. – С. 61.
4. **Мустафина А.Р.** Сравнительный анализ строения нервной системы плероцеркоидов *Pyramicocephalus phocarum* и *Ligula intestinalis* (Cestoda) / Мустафина А.Р., Гордеев И.И., Бисерова Н.М. // Материалы VI Съезда Паразитологического сообщества: Международная конференция «Современная паразитология – основные тренды и вызовы», 15-19 октября 2018 г, Санкт-Петербург. – 2018. – С. 167.
5. **Mustafina A.R.** The ultrastructure of the excretory system of *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea) / Mustafina A.R. // Thesis book of 4th International Congress on the Invertebrate Morphology, 18-23 August, Moscow. – 2017.

– P. 187.

6. **Mustafina A.R.** The ultrastructure of the tegument, glands and sensory organs of *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea) / Mustafina A.R. // Thesis book of 4th International Congress on the Invertebrate Morphology, 18-23 August, Moscow. – 2017. – P. 188.

7. **Мустафина А.Р.** Выделительная система плероцеркоида *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda) из печени беломорской трески / Мустафина А.Р. // Материалы V научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса», 17-18 апреля, Москва. – 2017. – С. 199-201.

8. Мустафина А.Р. Строение плероцеркоида *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea) / Мустафина А.Р. // Материалы конференции «Ломоносов 2017», серия Биология, 20 апреля, Москва. – 2017.

9. **Мустафина А.Р.** Особенности биологии и строения *Pyramicocephalus phocarum* (Diphyllbothriidea) из печени беломорской трески / Мустафина А.Р., Хуторянская М.Ю. // Материалы VI Всероссийской конференции с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии», 5-9 сентября, Севастополь. – 2016. – С. 188-190.

10. **Мустафина А.Р.** Строение плероцеркоида *Pyramicocephalus phocarum* (Cestoda: Diphyllbothriidea) - паразита беломорской трески / Мустафина А.Р., Бисерова Н.М. // Материалы международной конференции «Фауна и экология паразитов», 25 ноября, Москва. – 2016. – С. 73-75.