

**СПОСОБ ПИТАНИЯ ТРИХИНЕЛЛЫ
КАК ВЕДУЩИЙ ФАКТОР АДАПТАЦИИ
К ОРГАНИЗМУ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

Е. В. Тимонов, Л. Н. Силакова

Курский Государственный педагогический институт, кафедра зоологии, Курск

На основании результатов люминесцентно-микроскопического и биохимического изучения морфофункциональных особенностей трихинеллы в процессе онтогенеза у белых мышей, находящихся на разной диете, и у хомяков в изолированной петле кишечника делается вывод о перкутикулярном поступлении питательных веществ в паразита на всех стадиях развития. Питание через покровы является ведущим фактором адаптации трихинеллы к существованию в кишечнике и мышцах млекопитающих.

Нематода *Trichinella spiralis* (Owen, 1835) может нормально развиваться в организме большинства млекопитающих, а в условиях эксперимента — у рептилий и птиц. На разных стадиях жизненного цикла она оказывается либо в анаэробных условиях, либо подвергается действию разнообразных ферментов и защитных сил организма хозяина. Экологическая адаптация трихинеллы выразилась в морфофункциональной перестройке и соответствующих изменениях обмена веществ. На протяжении значительного эволюционного возраста у этой нематоды выработались сложные отношения с организмом хозяина, направленные на поддержание активного метаболизма паразита в течение жизненного цикла (Геллер, 1971). Значительные энергетические потребности и затраты, связанные с ростом и отрождением личинок, зависят в первую очередь от поступления питательных веществ в организм трихинеллы.

В нашей работе (Тимонов, Силакова, 1970а) указывалось, что питательные вещества в виде мономеров проникают в половозрелую кишечную трихинеллу через покровы тела паразита. Там же приводится анализ литературных источников, в которых в разной степени излагались вопросы транспорта питательных веществ в трихинеллу.

На протяжении почти всего периода изучения трихинелл многие исследователи приходили к выводу о пероральном питании паразита лимфой, кровью, лизированными тканями и слизью хозяина (Leuckart, 1866; Казаринов, 1898; Beckett a. Boothroyd, 1961; Геллер, 1934; Гринберг, 1961; Goodchild, 1957; Шульц, Гвоздев, 1972). Одновременно исследователи отмечали морфофизиологические особенности трихинеллы, которые ставили под сомнение эти утверждения. Томас (Thomas, 1965) не наблюдал акта дефекации; Крейс (Kreis, 1937) считал, что через 48 час. развития у трихинелл атрофируется кишечный канал; Березанцев (1962, 1974), указывая на способность трихинелл внедряться передним концом в слизистую кишечника, отмечает, что паразит не вызывает морфоструктурных изменений в слизистой в месте контакта с тканями хозяина. Поверхностное расположение паразита на слизистой, по мнению Березанцева, свидетельствует об определенной связи ее с пищевыми массами кишечника хозяина. Гистохимическими методами Гридасова (1971) выявила значительные коли-

чества кислых и нейтральных мукополисахаридов в слизи, окружающей трихинелл. Как известно, эти мукополисахариды увеличивают проницаемость покровов. Гридасова (1969) наблюдала содержимое в средней кишке трихинелл в первые часы развития.

Литературные данные и наши исследования последних лет дают основание сделать вывод о поступлении питательных веществ в трихинеллу через покровы тела на всех стадиях жизненного цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования использовали трихинелл, пассированных на белых мышах в лаборатории кафедры зоологии Курского пединститута в течение 15 лет. Опыты проводились на нелинейных белых мышах и золотистых хомяках. Трихинеллы на всех стадиях онтогенеза изучались люминесцентно-микроскопическим методом. В качестве флуорохромов использовались 0.02%-й раствор акридинового оранжевого (АО), родамина С и 0.1%-й флуоресцеина натрия. Для уточнения локализации аминокислот применялся нингидрин. Изучались трихинеллы, полученные от экспериментальных групп мышей: содержащихся на обычной диете; голодающих; голодающих, но перкутанно получающих глюкозу. Изучалось также развитие трихинелл в изолированном фрагменте кишечника хомяков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Развивающиеся эмбрионы трихинелл имеют очень тонкую оболочку. У них отсутствуют желточные клетки и запасы гликогена. Следовательно, питание эмбриона возможно за счет веществ, содержащихся в полости матки.

Отрожденные личинки, не имеющие пищеварительного аппарата, попадают в лимфу и кровь. Они содержат незначительное количество гликогена (Тимонов, 1970б; Kozar, Seniuta, 1974). В период миграции личинки находятся в крови незначительное время, не изменяются морфологически и не растут. Мигрирующие личинки, видимо, способны усваивать через покровы пищевые мономеры из крови и лимфы, так как кутикула их обладает высокой проницаемостью.

После внедрения в мышечные волокна, где ювенильные личинки находят все необходимые условия для развития, начинается интенсивный органогенез трихинеллы. Проходит не менее 100 часов, прежде чем отчетливо выявятся 2—4 сильно вакуолизированные клетки, из которых начинает формироваться кишечник (рис. 1). Образование канала средней кишки и соединение его с ректальным отделом заканчивается у мышечных личинок через 12 дней после заражения хозяина, 2 дня кишечный канал их бывает несколько расширен (рис. 2), после чего принимает форму тонкой извилистой трубки, свободной от содержимого (рис. 3). Такой вид кишечник имеет у мышечных личинок любого возраста. С начала инкапсуляции, т. е. с 15-го дня после заражения, личинка оказывается окруженной стенкой капсулы, которая, как и кутикула трихинеллы, не пропускает форменные элементы крови и лимфы (Березанцев, 1962). Быстрый рост личинки, формирование внутренних органов и накопление гликогена, главным образом в стихозоме, связаны с большим количеством питательных веществ, которые поступают в развивающуюся мышечную личинку в виде пищевых мономеров вначале, т. е. до сформирования пищеварительной трубки, только через покровы, а позже, с начала инкапсуляции, — через стенку капсулы и кутикулу паразита.

Пути и способы транспорта питательных веществ в трихинеллу определяются проницаемостью кутикулы на разных этапах жизненного цикла, которая изучалась нами на живых трихинеллах путем использования флуорохрома АО (Тимонов, 1970б). На всех стадиях развития флуорохромы проникают в трихинеллы через покровы тела. Для сравнения отметим, что в остриц *Aspiculuris tetraptera*, питающихся перорально, флуоро-

хромы проникают через пищеварительный тракт (рис. 4, 5). Наиболее проницаема кутикула мигрирующих личинок. Проницаемость постепенно

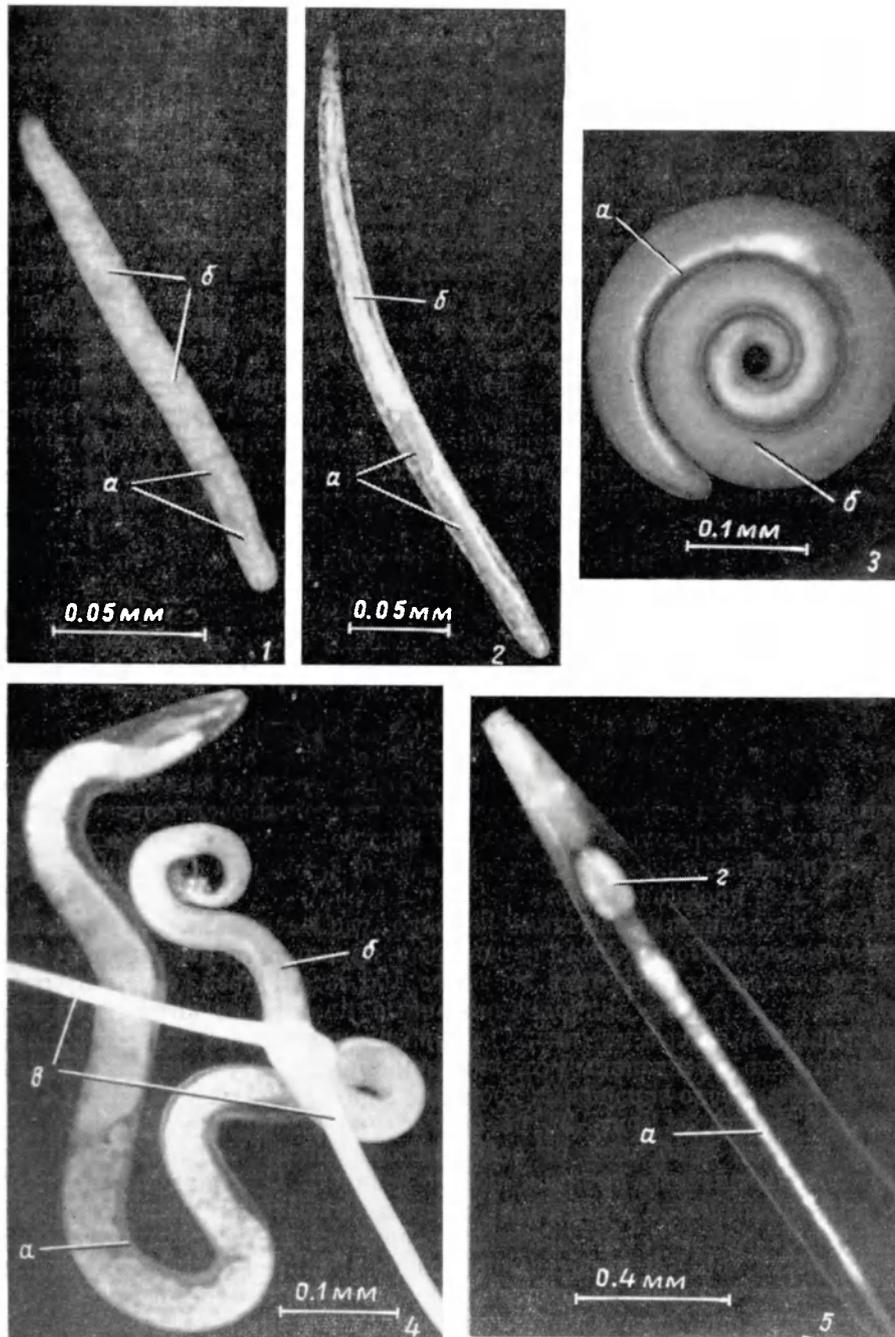


Рис. 1—5.

1 — 9-дневная мышечная личинка; 2 — 14-дневная мышечная личинка; 3 — инкапсулированная мышечная личинка; 4 — наложение лигатуры не изменяет характера флуорохромирования кишечной трихинеллы; 5 — в острицу *Aspiculuris tetraptera* флуорохром проникает через рот. а — средняя кишка; б — стихозома; в — боковой валик гиподермы; з — бульбус.

снижается у сформированных живых инкапсулированных мышечных личинок в 13 раз и снова увеличивается у половозрелых кишечных форм в 8 раз. Кутикула трихинеллы, видимо, в одинаковой степени проницаема как для флуорохромов, так и для пищевых мономеров. Так, гисти-

дин в наших опытах *in vitro* поступает в трихинеллу с такой же скоростью и через кутикулу, как и акридиновый оранжевый. Люминесцирующие сыворотки вызывают свечение трихинелл аналогично флуорохромам.

Кутикула трихинелл (как и других нематод) является метаболически активной структурой. Проникновение веществ к внутренним органам регулируется кутикулой. Так, трихинеллы всех возрастов могут находиться в растворе флуорохрома в течение времени, которое в десятки раз превышает срок, необходимый для получения оптимальной яркости люминесценции, и «не перекрашиваться». Однако мертвые трихинеллы всех стадий приобретают яркую красно-оранжевую люминесценцию через 3—5 сек. воздействия флуорохрома. При этом флуорохром проникает внутрь также через кутикулу. Реальным будет допущение, что флуорохромы и другие вещества проникают через кутикулу на первом этапе по законам диффузии, так как диффузия прямо пропорциональна концентрации, а позже — путем активного транспорта, т. е. аналогично прохождению пищевых мономеров через слизистую кишечника хозяев.

Снижение проницаемости кутикулы у инкапсулированных личинок объясняется снижением метаболических процессов. Инкапсулированная личинка остается жизнеспособной. Стенка капсулы и кутикула личинки являются полупроницаемыми, обеспечивающими транспорт незначительного количества питательных веществ в латентную трихинеллу и удаление продуктов жизнедеятельности. Устанавливается динамическое равновесие в паразито-хозяинной системе. Равновесие сдвигается при лечении трихинеллеза тиабендазолом, которое приводит к гибели мышечных личинок, вызывает алергизацию, бурную иммунологическую реакцию хозяина (Клейн, Озерецковская, 1973).

Попав в кишечник хозяина, трихинелла начинает интенсивно расти за счет отдела, соответствующего средней кишке. В первые 8—16 час. у нее можно наблюдать каплевидное содержимое (рис. 6), окрашивающееся флуоресцеином натрия в ярко-желтый, а родамином С — в ярко-красный цвет. В это же время происходит уменьшение линейных размеров в стихозоме с 56 до 35 мкм, снижение содержания количества гликогена, который используется как энергетический материал на первых этапах кишечного развития и при неблагоприятных условиях (Brand, 1952; Kozar et al., 1966; наши наблюдения), интенсивной вакуолизации пищеводного тела.

У 16—18-часовой кишечной трихинеллы в боковых валиках гиподермы выявляется при использовании АО до 156 ярко-золотистых точек, которые, вероятно, являются экскреторными порами (рис. 7).

Значительная толщина кутикулы и связанная с этим ее низкая проницаемость, а также неспособность трихинелл на этой стадии поглощать пищевые субстраты через рот надежно предохраняют паразита от действия на покровы и пищеварительный тракт ферментов и соляной кислоты желудка млекопитающих. Как указывалось выше, в первые 20 час. развития проницаемость кутикулы увеличивается в 8 раз. Толщина кутикулы уменьшается с 2.0—2.3 до 0.9 мкм. После 20 час. развития проницаемость кутикулы трихинелл практически не изменяется, средняя кишка ее свободна от пищевых масс, но она не атрофируется. При изменениях нормальных условий в кишечнике хозяина (недостаток белка, полное отсутствие экзогенной пищи) наблюдаются интенсивная вакуолизация стихозомы, резкое уменьшение содержания гликогена и появление каплевидного содержимого в средней кишке. Пребывание трихинелл в кишечнике голодающих мышей более двух суток приводит к необратимым изменениям, вызывающим деструкцию и гибель паразитов.

Однако трихинеллы могут приживаться и развиваться в изолированной петле кишечника с ненарушенным кровоснабжением и иннервацией и свободного от экзогенной пищи (Силакова, 1973). В изолированный участок кишечника хомяка вводили около 100 личинок. Первые оплодотворенные самки обнаруживались через 5 дней (в контроле — через 38 час.), а личинки в матке самок — через 8 дней (в контроле — через

72 час.). На 10—14-е сутки обнаруживалось 8—10% трихинелл с эмбрионами, несколько меньших размеров (по сравнению с контролем). Мышечная инвазия на 30-й день составила 30 личинок в 1 г мышц (в контроле — 140 личинок). Трихинеллы в кишечнике голодающих мышей, которым

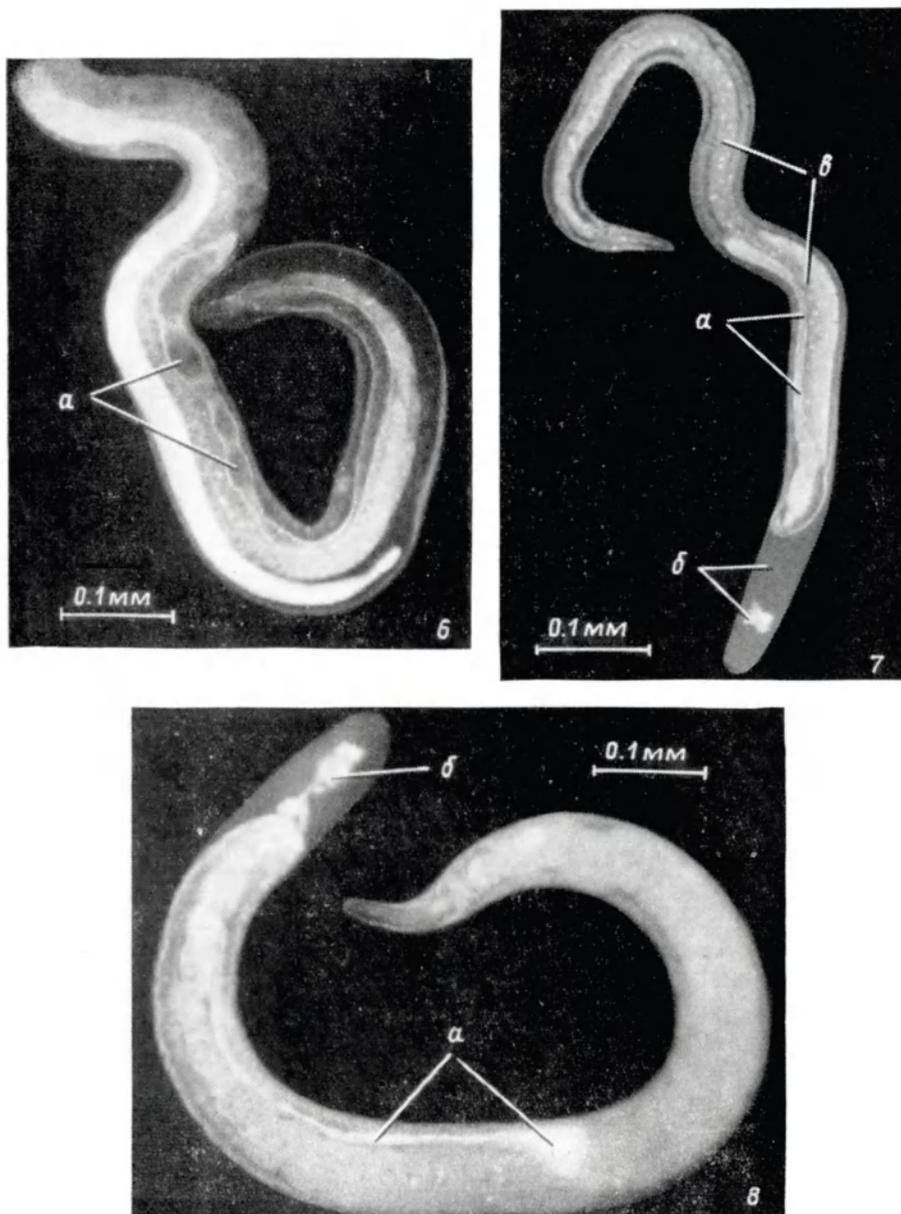


Рис. 6—8.

6 — каплевидное содержимое в средней кишке 10-часовой кишечной трихинеллы; 7 — 16-часовая кишечная самка; 8 — 14-часовой кишечный самец.
 а — средняя кишка; б — чехлик первой линьки с содержимым, выделившимся из средней кишки; в — боковой валик гиподермы.

вводили перкутанно по 1 мл 10%-й глюкозы 3 раза в сутки, также развиваются со значительным отставанием от контроля. Мыши выживали до 8 дней, но трихинеллы в них развивались до стадии 2-дневных (самки оплодотворены, но не содержат личинок) (Силакова, 1972, 1973).

На основании полученных результатов и литературных данных можно представить способ питания трихинеллы следующим образом: в первые

часы развития в кишечнике хозяина у трихинеллы происходят очень высокие энергетические затраты, связанные с внедрением в слизистую кишечника, органогенезом, подготовкой и процессом первой линьки. Из-за слабой проницаемости кутикулы в это время запасной питательный материал поступает в среднюю кишку и расщепляется там, очевидно, до олиго- и моносахаридов. Последние проходят через стенку средней кишки, состоящей, как известно, из однослойного эпителия, в схизоцель, а оттуда — к другим внутренним органам. Непереваренные остатки пищи, которые окрашиваются родамином С в оранжевый цвет, удаляются из пищеварительного тракта через анальное отверстие (рис. 8). Жидкие продукты метаболизма накапливаются в боковых гиподермальных валиках и выделяются через экскреторные поры, открывающиеся после первой линьки.

После 20 час. развития в кишечнике хозяина функцию питания и удаления метаболитов у трихинелл принимает на себя кутикула, проницаемость которой к этому сроку резко возрастает. Пищевые мономеры, лишенные видовой специфичности, поступают в схизоцель. Известно, что для активного транспорта аминокислот необходимы аэробные условия (Шিশова, 1969). Трихинеллы локализуются между ворсинками и либеркуновыми криптами, где напряжение O_2 значительно выше, чем в просвете кишечника (Шульц, Гвоздев, 1972). Поступлению пищевых мономеров, кислорода, воды и низкомолекулярных и органических соединений через кутикулу и доставке их ко всем органам способствуют энергичные движения трихинеллы, которые наблюдаются при 37—38°.

Трихинеллы имеют аэробный обмен веществ (Lee, 1965). Они обладают полным циклом трикарбоновых кислот (Goldberg, 1967). У них не наблюдается накопления лактата, характерного для кишечных анаэробных организмов (Супрунов с соавт., 1969). На других нематодах было показано, что аэробный обмен необходим для созревания яиц и формирования личинок, что, видимо, характерно и для трихинелл.

Метаболиты удаляются из кишечной трихинеллы также через кутикулу и, возможно, частично через кишечник. В стихозоме поддерживается определенное количество запасных питательных веществ, которые используются в тех случаях, когда в кишечнике хозяина ощущается недостаток экзогенной пищи. Это приспособление оказалось полезным для паразита и закрепилось эволюционно, так как у естественных хозяев (в первую очередь хищников и грызунов) периоды насыщения сменяются голодовками.

В норме трихинеллы находятся в постоянном контакте со щеточной каймой слизистой кишечника, где имеются в избытке все необходимые для жизнедеятельности условия. Эволюция ее пошла по пути ускорения созревания и быстрого производства потомства. Трихинелла имеет небольшие размеры, позволяющие сохранить относительно большую всасывающую поверхность по отношению к массе тела.

В пользу изложенного способа питания говорят и другие наши эксперименты. Так, мышечные личинки и половозрелые трихинеллы не развиваются в грудной и брюшной полостях, хотя они имеют возможность внедряться передним концом в какой-либо орган и хотя бы некоторое время получать пищу перорально. Однако они очень быстро окружаются экссудативными клетками и погибают.

Итак, многочисленные морфофизиологические особенности трихинеллы логически коррелируются с локализацией, своеобразным и совершенным способом питания. Эволюция паразита шла не по пути приспособления к организму какого-либо вида животного, а по пути адаптации к определенным условиям питания, обеспечивающим быстрое и надежное завершение жизненного цикла паразита и возможности расселения потомства. Этим условиям в качестве хозяев в природе отвечают все организмы млекопитающих, что в итоге способствовало пышному расцвету паразитического вида.

Способность трихинеллы расти и развиваться в организме всех млекопитающих объясняется в первую очередь ее способом питания — усвоением пищевых мономеров, воды и низкомолекулярных неорганических соединений через покровы тела. На стадии формирующейся мышечной личинки происходит накопление в стихозоме гликогена, который используется в первые часы развития трихинелл в кишечнике. Позже в пищеводном теле поддерживается резервный запас гликогена, обеспечивающий нормальное развитие при частичном голодании хозяина.

Литература

- Березанцев Ю. А. 1962. О взаимоотношении трихинелл с кишечной стенкой. *Wiad. parazytolog.*, 1 : 57—61.
- Березанцев Ю. А. 1974. Трихинеллез. Изд. «Медицина», Л. : 3—148.
- Геллер Э. Р. 1934. Развивается ли *Trichinella spiralis* в просвете кишечника? Тр. по динамике развития. Минск, 8 : 167—185.
- Геллер Э. Р. 1971. Вид и пути видообразования у паразитических нематод. Уч. зап. Курск. пед. инст. Курск, 90 : 3—30.
- Гридасова Л. Ф. 1969. О содержании гликогена у кишечных трихинелл. Уч. зап. Курск. пед. инст., 59 : 69—75.
- Гридасова Л. Ф. 1971. Выявление кислых мукополисахаридов у кишечных трихинелл при экспериментальной инвазии белых мышей. Уч. зап. Курск. пед. инст., 90 : 69—74.
- Гринберг Л. И. 1961. Гельминтозы у детей. Медгиз. М. : 3—75.
- Казаринов А. Г. 1898. Об отношении трихины к слизистой оболочке кишечника животных. Автореф. докт. дисс., СПб. : 3—36.
- Клейн Ю. С., Озерецковская Н. Н. 1973. О лечении трихинеллеза тиabendазолом. *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, 5 : 576.
- Силакова Л. Н. 1972. Влияние диеты хозяина и некоторых атипичных условий на развитие трихинелл. Матер. Всесоюз. конфер. по проблеме трихинеллеза человека и животных. Вильнюс : 63—66.
- Силакова Л. Н. 1973. Экспериментальные исследования влияния гостальных изменений на развитие трихинелл. Автореф. канд. дисс., ВИГИС : 3—21.
- Силакова Л. Н. 1973. Люминесцентно-микроскопический анализ трихинелл, развивающихся в атипичных условиях. В кн.: Матер. научн. совещания зоологов пединститутов. Владимир : 144—145.
- Супрунов Ф. Ф., Кротов А. И., Полякова О. П., Ершов В. С., Шихобалова Н. П., Лейкина Е. С. 1969. Перспективы дальнейшего развития гельминтологической науки по физиологии и биохимии гельминтов, иммунитету и аллергии при гельминтозах. В кн.: Матер. к научной конфер. ВОГ, 2 : 39—58.
- Тимонов Е. В. 1970а. Возрастные изменения проницаемости кутикулы трихинеллы. Матер. 2-го Международн. симпоз. по гельминтологии. Кошице, Чехословакия : 1—30.
- Тимонов Е. В. 1970б. Люминесцентно-микроскопические исследования морфогенеза, миграции и питания трихинелл. Автореф. канд. дисс., ВИГИС : 3—22.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. 1972. Основы общей гельминтологии. Изд. «Наука», М., 2 : 3—452.
- Шилова О. А. 1969. Некоторые биохимические аспекты адаптации гельминтов к условиям существования. В кн.: Матер. к научн. конфер. ВОГ, 2 : 59—75.
- Grand T. 1952. *Chemical physiology of endoparasitic animals*. Acad. Press, N. Y : 1—339.
- Beckett E. B. and Boothroyd B. 1961. Some observations of the structure of the nature larva of the nematode *Trichinella spiralis*. *Ann. fine Trop. Med. Parasitolog.*, 55 : 116—124.
- Goldberg E. 1967. Studies on the intermediary metabolism of *Trichinella spiralis*. *Exper. Parasitolog.* 6 (4) : 367—382.
- Goodchild C. C. 1957. *Trichinella spiralis* infection in Thiry-Vella fistulated rats. *J. Parasitolog.*, 43 (3) : 294—303.
- Kozar L., Zorzycki J., Seniuta R., Martynowicz T. 1966. Histochemische Untersuchungen über die Darmphase der Trichinellose bei weissen Mäusen. *Zschr. Parasitenkunde*, 27 : 106—126.
- Kozar L., Seniuta R. 1974. Histochemical examinations in different developmental forms of *Trichinella spiralis*. *Wiadom Parazytolog.*, 20 (1) : 41—47.
- Kreis H. A. 1937. Die Entwicklung der Trichinellen zum reifen Geschlechtstier im Darne des Wirtes. *Zblt. Bakt.*, 1, Orig., 138 : 290—302.
- Lee D. L. 1965. *The Physiology of Nematodes*. Molteno Institute of Biology and Parasitolog. Cambridge : 1—154.
- Leuckart R. 1866. *Untersuchungen über Trichina spiralis*. 2. Aufl., Leipzig u. Heidelberg., 3—121.
- Thomas H. 1965. Beiträge zur Biologie und mikroskopischen Anatomie von *Trichinella spiralis*. Owen, 1835, Z-f. Tropenmed. u. Parasitolog., 16 (2) : 148—180.

THE MODE OF FEEDING OF TRICHINELLA SPIRALIS
AS A LEADING FACTOR OF AN ADAPTATION
TO THE ORGANISM OF MAMMALS

E. V. Timonov, L. N. Silakova

S U M M A R Y

Studies were carried out of the permeability of the cuticle of *Trichinella spiralis* (Owen, 1835) for fluorochromes and histidine, the filling of the mid-gut and the amino-acids contents in it. The quantity of glicogene in different organs was estimated. A conclusion has been grown that a larva consumes food through the integuments of its body; intestinal *Trichinella* use within the first 20 hours of their development the reserves of glicogene and later consume food monomeres and oxygen from the host's mucous membrane through their integuments. The mode of feeding of *Trichinella* was formed during their evolution as an adaptation to parasitism on the mucous membrane of the host.
