

УДК 576.895.121.55 : 591.341.2

© 1990

## СТРУКТУРА И АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОДИФИКАЦИЙ ПОКРОВОВ ОНКОСФЕР ГИМЕНОЛЕПИДИД

В. А. Кашин

Изучена организация покровов на заднем полюсе онкосфер гименолепидид и дилепидид и формирование «шапочки», покрывающей зародышевые крючья у дилепидид.

Изучение организации и функционирования покровных тканей плоских паразитических червей, в том числе и цестод, позволяет глубже понять отдельные стороны паразитизма — обеспечение трофики, устойчивость к различным реакциям хозяина, специфичность системы паразит—хозяин. Однако, если покровы личиночных и взрослых стадий развития цестод детально исследованы, то сведения о покровах онкосфер весьма отрывочны. Наибольший интерес представляет организация покровов на заднем полюсе онкосфер, где расположены зародышевые крючья и протоки желез проникновения — важнейшие структуры, обеспечивающие миграцию онкосфер в промежуточном хозяине. Несмотря на незначительное количество исследований, ясно, что существуют определенные отличия в организации покровов в этой области у разных групп циклофиллид. Так, у некоторых видов здесь имеется так называемая «шапочка» (или чехлик), покрывающая зародышевые крючья (Ogren, 1957, 1959; Swiderski, 1971; Gabrion, 1981), однако данные о возможном функциональном значении подобной модификации покровов отсутствуют.

Нами была изучена организация покровов на заднем полюсе онкосфер ряда видов цестод подотряда Hymenolepidata, принадлежащих к двум основным семействам этого таксона: Hymenolepididae и Dilepididae. Кроме этого, на примере онкосфер *Trichocephaloides megaloccephala* было прослежено формирование «шапочки», покрывающей зародышевые крючья. В этом отношении данная работа является продолжением нашей публикации, посвященной дифференцировке внутренней оболочки яиц *T. megaloccephala* (Кашин, Краснощек, 1987).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Материал получен при вскрытии дефинитивных хозяев цестод — лимнофильных птиц Чаунской низменности (Северо-Западная Чукотка). Исследовали зрелые яйца, содержащиеся в маточных члениках гименолепидат следующих видов: сем. Hymenolepididae — *Fimbriaria fasciolaris* (Pallas, 1781) Froelich, 1802; *Microsomacanthus microskrjabini* Spassky, Jurpalova, 1964; *Wardium pacificum* Spassky, Jurpalova 1968 и сем. Dilepididae — *Dichoanotaenia bacilligera* (Krabbe, 1869) Fuhrmann, 1908; *Platiscolex ciliata* (Rudolphi, 1810) Fuhrmann, 1932; *Paushitaenia ancora* (Mamaev, 1959) Bondarenko, Tomilovskaja,

1979; *Trichocephaloides megalcephala* (Krabbe, 1869) Clerc, 1902. О зрелости онкосфер судили по их подвижности при наблюдении выделенных в воду яиц под световым микроскопом.

Для электронной микроскопии материал фиксировали в 6.5%-ном растворе глютаральдегида на фосфатном буфере pH=7.4. После промывки в сахарозе из члеников вырезали центральные отделы, которые дополнительно фиксировали в течение 2 ч в 2%-ном растворе OsO<sub>4</sub> на ацетат-вероналовом буфере по Колфилду. Материал обезвоживали и заливали в эпон или смесь эпон-аралдит. Ультратонкие срезы, полученные на ультратоме LKB, окрашивали уранилацетатом и контрастировали свинцом по Рейнольдсу. Материал исследовали в электронном микроскопе Tesla BS-500 при ускоряющем напряжении 90 кв.

Гистогенез «шапочки» изучали на фрагментах стробил *T. megalcephala*, содержащих яйца, находящиеся на стадии ранней, средней, поздней преонкосферы и зрелой онкосферы по классификации Рыбицкой (Rybicka, 1966). Материал обрабатывался по методике, описанной выше.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Поверхность онкосфер гименолепидид и дилепидид изученных нами видов покрыта снаружи слоем цитоплазмы, имеющим различное развитие в разных участках и у разных видов. Он не содержит клеточных органелл и гомологичен базальному слою внутренней оболочки, формирование которого описано ранее для яиц *T. megalcephala* (Кашин, Краснощеков, 1987). В дальнейшем мы его называем просто «базальный слой». Наибольшего развития этот слой достигает на заднем полюсе онкосфер гименолепидид, вблизи зародышевых крючьев. В остальных участках поверхности онкосфер он истончается и образует множество складок.

Строение лежащих под базальным слоем покровов заднего полюса онкосфер существенно различается у гименолепидид и дилепидид, но достаточно однотипно в пределах семейства. Поэтому мы считаем целесообразным дать обобщенное описание организации покровов по семействам, останавливаясь, когда это необходимо, на видовых особенностях.

Покровы онкосфер гименолепидид представлены участками цитоплазмы различной толщины и протяженности, имеющими непосредственные синцитиальные связи с клеточными телами желез проникновения, посредством протоков (рис. 1, 1; см. вкл.). Помимо немногочисленных митохондрий, свободных рибосом и микротрубочек, цитоплазма содержит значительные количества включений в виде гранул, являющихся продуктом секреторной деятельности желез. Покровы онкосфер гименолепидид являются производными желез проникновения, на что, в частности, указывают устойчивые синцитиальные связи между ними и однотипность организации цитоплазмы и включений.

Имеются определенные видовые различия в степени развития и особенностях строения покровов у онкосфер изученных гименолепидид. Наибольшего развития они достигают у *Fimbriaria fasciolaris*, где представлены слоем цитоплазмы толщиной до 2.0 мкм (рис. 1, 2). У этого вида наблюдается отшнуровка от поверхности цитоплазмы покровов выпячиваний в виде пузырьков, содержащих секреторные гранулы (рис. 1, 2a), и выделение их в просвет между покровами и мембраной онкосферы. Покровы онкосфер *Microsomacanthus microskrjabini* и *Wardium pacificum* менее развиты и представлены участками цитоплазмы различной протяженности, приуроченными непосредственно к протокам железы проникновения (рис. 1, 3, 4). Цитоплазма, так же как и у *Fimbriaria fasciolaris*, заполнена секреторными гранулами, однако формирования и отшнуровки пузырьков не наблюдается.

Следует отметить, что структура поверхностного синцития (покровов), характер его связей с подлежащими под базальной пластинкой клетками (же-

лезы проникновения) весьма напоминают организацию тегумента личиночной и взрослой стадий развития цестод.

Покровы заднего полюса онкосфер дилепидид образованы специализированной структурой — «шапочкой», покрывающей зародышевые крючья (рис. 1, 5, 7). Она имеет полость, снаружи ограниченную тонким слоем уплотненной цитоплазмы, прилежащим к покрывающему поверхности онкосфер базальному слою, а внутри — более толстым пластом цитоплазмы, лежащим на базальной пластинке онкосферы и формирующим бордюр из пальцеобразных выростов, направленных в полость «шапочки». В отличие от онкосфер гименолелипидид, протоки желез проникновения слепо оканчиваются во впячиваниях пласта, лежащего на базальной пластинке (рис. 1, 6). Существенных видовых отличий в организации «шапочки» у разных видов обнаружено не было. Формирование этой структуры изучено на примере *Trichocephaloides megaloccephala*.

На стадии средней преонкосферы, после формирования синцитиальных пластов, образующих наружную и внутреннюю оболочки, на заднем полюсе зародыша появляется крупная двуядерная клетка (рис. 2, 1; см. вкл.). Одновременно с ранее описанной дифференцировкой внутренней оболочки (Кашин, Краснощечков, 1987) происходят изменения и в этой зоне зародыша.

Цитоплазма двуядерной клетки на начальной стадии плотная, зернистая. Ядра крупные, неправильной формы, размером  $1.5 \times 2.1$  мкм. Первоначально эта клетка не отделена от остальной массы клеток, слагающих зародыш. Однако позднее формирующаяся базальная пластинка врастает между двуядерной клеткой и собственно зародышем. Таким образом, уже на ранних стадиях развития происходит разделение двуядерной клетки и остального зародышевого материала. Снаружи вся поверхность зародыша, включая и двуядерную клетку, покрыта внутренней оболочкой (рис. 2, 1).

В дальнейшем одновременно с формированием в онкоблестах зародышевых крючьев, лезвия которых растут в направлении заднего полюса зародыша (рис. 2, 2), в центральной части цитоплазмы двуядерной клетки появляются многочисленные светлые везикулы (рис. 2, 3). Ядра подвергаются резорбции и исчезают.

На стадии поздней преонкосферы лезвия крючьев полностью погружаются в сильно вакуолизированную цитоплазму формирующейся «шапочки». В конце

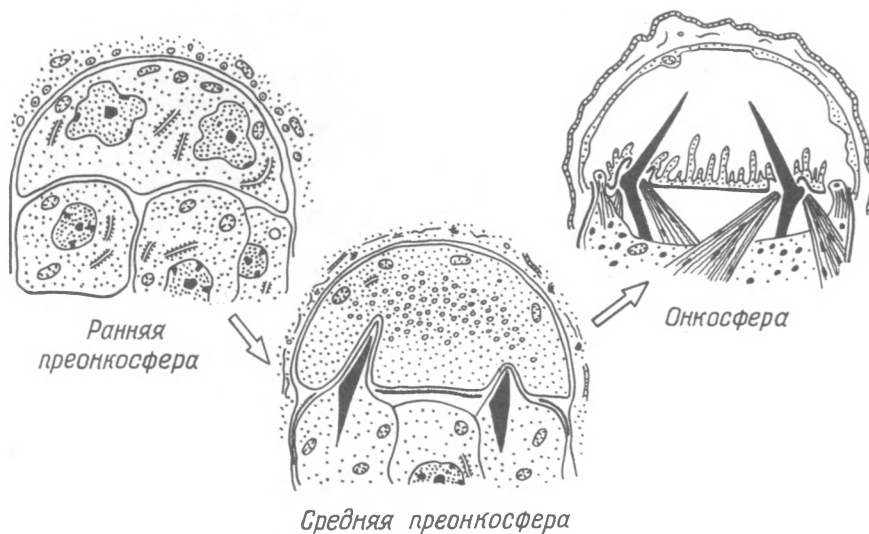


Рис. 3. Схема гистогенеза «шапочки», покрывающей зародышевые крючья у дилепидид.

этой стадии образуется типичная «шапочка», описанная Габрионом (Gabrion, 1981). После редукции основной части цитоплазмы в ней образуется полость путем слияния описанных выше везикул (рис. 3). В полости располагаются лезвия зародышевых крючьев. В участках контакта рукоятки крючка и базальной пластинки онкосферы формируются мощные, септированные кольцевые десмосомы (рис. 2, 4).

Полученные сведения по гистогенезу «шапочки» свидетельствуют о том, что механизм ее образования у *T. megaloccephala* в основном сходен с описанным в литературе (Gabrion, 1981) для двух других дилепидид — *Anomotaenia constricta* и *Paricterotaenia porosa*. Формирование «шапочки» при дифференцировке специальной структуры — двуядерной клетки говорит об отличиях в дроблении зародышевого материала у гименолепидид и дилепидид.

Мы полагаем, что «шапочка» является дополнительной структурой компенсаторного характера, принимающей на себя в связи с локализацией и особенностями строения часть функций поверхностного синцития в области зародышевых крючьев онкосфер гименолепидид. Наиболее вероятно, что такой функцией является первичная фиксация (адгезия) онкосфер к слизистой кишечника промежуточного хозяина. У гименолепидид она может быть реализована благодаря раннему и активному транспорту секрета желез проникновения в поверхностный синцитий в области зародышевых крючьев, т. е. имеет место химическая адгезия. На такую возможность, в частности, указывает отмеченная нами отшнуровка пузырьков, содержащих секреторные гранулы, от поверхности покровов онкосфер *Fimbriaria fasciolaris*. У дилепидид может иметь место процесс физической адгезии внутренней выстилки «шапочки», формирующей ворсинкоподобные выросты, после разрушения зародышевыми крючьями ее наружной стенки. Это подтверждается несомненным морфологическим сходством выстилки «шапочки» и поверхности клеток кишечного эпителия беспозвоночных животных.

Появление такой компенсаторной структуры может быть связано с особенностями лярвогенеза дилепидид — образованием бесклеточной оболочки полисахаридной природы, экзоцисты. Считается, что формирование экзоцисты происходит при участии желез проникновения, выполняющих здесь роль цистогенных элементов (Краснощекоев, Томиловская, 1978). Таким образом, появление «шапочки» может снижать функциональную нагрузку на железы проникновения в связи с приобретением ими дополнительной цистогенной функции.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что различия в организации покровов заднего полюса онкосфер гименолепидид и дилепидид имеют несомненное адаптивное значение.

Говорить о наличии «шапочки» как о систематическом признаке дилепидид без дополнительных исследований не представляется возможным. Это связано с тем, что подобное образование было отмечено у онкосфер *Oochoristica symmetrica* (Ogren, 1957, 1959) и *Catenotaenia pusilla* (Swiderski, 1972), относящихся к другим систематическим группам циклофиллидей. Однако в этих случаях отсутствуют сведения о тонкой морфологии и происхождении «шапочки».

#### Список литературы

- К а ш и н В. А., К р а с н о щ е к о в Г. П. Структура и дифференцировка внутренней оболочки яиц *Trichocephaloides megaloccephala* (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 5. С. 659—664.
- К р а с н о щ е к о в Г. П., Т о м и л о в с к а я Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов *Paricterotaenia porosa* (Cestoda: Dilepididae) // Паразитология. 1978. Т. 12, вып. 2. С. 108—115.
- G a b r i o n Cl. Recherches sur l'oncosphere des cestodes: origine et formation de la calotte recouvrant les crochets // Z. Parasitenk. 1981. Vol. 65. P. 191—205.
- O g r e n R. E. Morphology and development of oncospheres of the cestode *Oochoristica symmetrica* Baylis, 1927 // J. Parasitol. 1957. Vol. 43, N 3. P. 505—520.

- Ogren R. E. The hexacanth embryo of a dilepidid tapeworm. II. The epidermal glands and post-maturation changes // J. Parasitol. 1959. Vol. 45, N 3. P. 575—579.
- Rybicka K. Embryogenesis in *Hymenolepis diminuta*. I. Morphogenesis // Exp. Parasitol. 1966. Vol. 19. P. 366—379.
- Swiderski Z. La structure fine de l'oncosphere du cestode *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) (Cyclophyllidea, Cestoda) // La Cellule. 1972. Vol. 69. P. 205—237.

Институт биологических проблем  
Севера ДВО АН СССР,  
г. Магадан

Поступила 14.06.1988

---

STRUCTURE AND ADAPTIVE ROLE OF INTEGUMENTARY MODIFICATIONS IN ONCOSPHERES OF HYMENOLEPIDIDAE

V. A. Kashin

SUMMARY

Organization of the integuments of the posterior pole of oncospheres in cestodes of the families Hymenolepididae and Dilepididae was studied by means of electron microscopy. The integuments of oncospheres in hymenolepidids are formed by cytoplasmic syncytium which is connected with penetration glands. Cytoplasm of syncytium contains a considerable number of secretory granules which are the product of glands activities. In oncospheres of *F. fasciolaris* was observed, a secretion of vesicles containing granules, into the lumen between the integuments and membrane of the oncosphere.

The integuments of the posterior pole of oncospheres of dilepidids are formed by a specialized structure, a «little cap», which covers the embryonic hooks. Histogenesis of the «cap» is studied on oncospheres of *T. megalcephala*. The «cap» in dilepidids is assumed to fulfil certain functions of the surface syncytium of oncospheres of hymenolepidids, namely the adhesion of oncospheres to the intestine of the intermediate host. In this case in hymenolepidids it is a chemical adhesion connected with the secretion of penetration glands while in dilepidids it is a physical adhesion of the internal lining of the «cap».

---

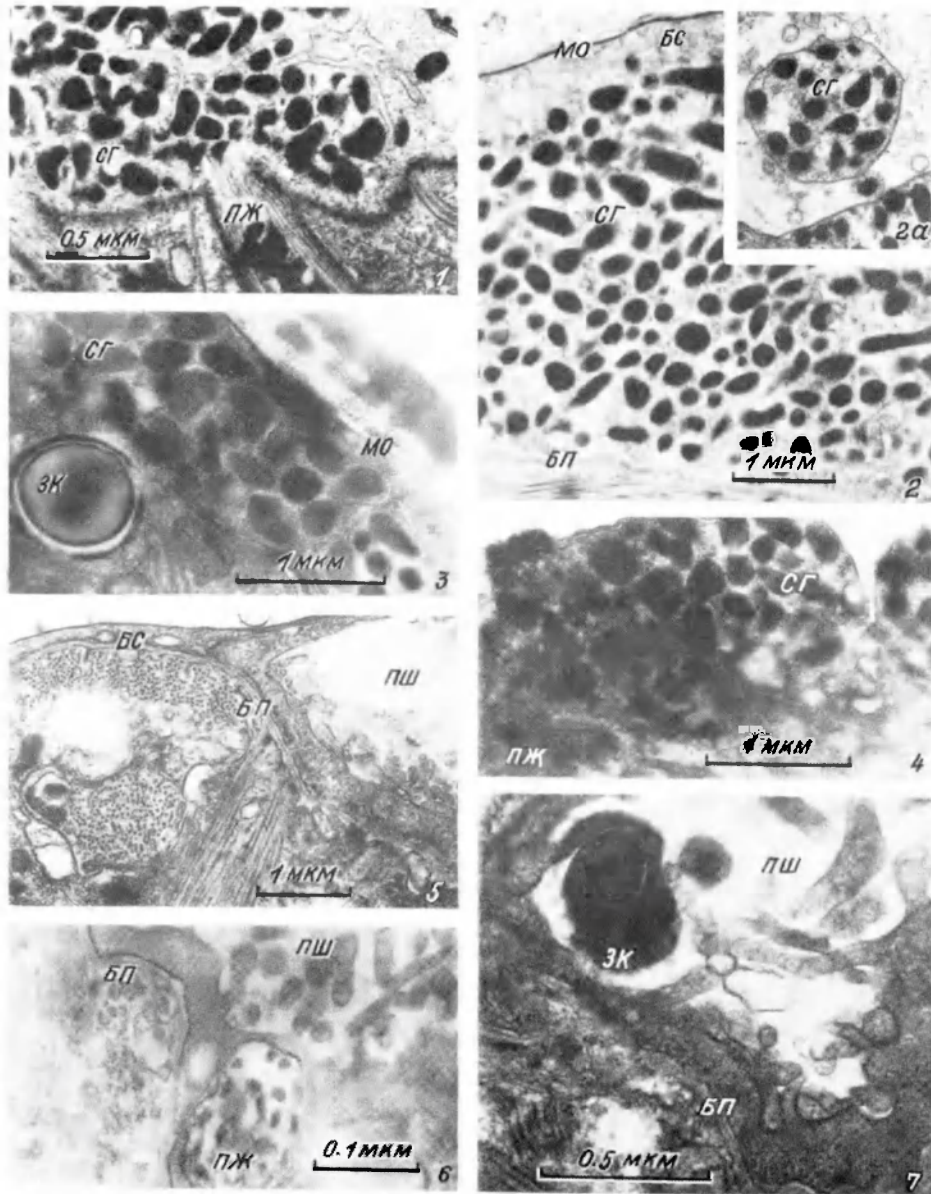


Рис. 1. Организация покровов заднего полюса онкосфер.

1 — проток железы проникновения и участок поверхностного синцития онкосфер *F. jasciolaris*; 2 — поверхностный синцитий (покровы) онкосфер *F. jasciolaris*; 2a — отшнуровка пузырьков, содержащих секреторные гранулы от покровов онкосфер *F. jasciolaris*; 3 — структура покровов вблизи зародышевых крючков у онкосфер *M. microskrjabini*; 4 — то же, у онкосфер *W. pacificum*; 5 — участок «шапочки», покрывающей зародышевые крючки онкосфер *D. bacilligera*; 6 — структура внутренней выстилки «шапочки» и апикальная часть протока железы проникновения онкосфер *R. ancora*; 7 — «шапочка» онкосфер *P. ciliata*. БП — базальная пластинка онкосферы; БС — базальный слой внутренней оболочки; ЗК — зародышевый крючок; МО — мембрана онкосферы; ПЖ — проток железы проникновения; ПШ — полость «шапочки»; СГ — секреторные гранулы.



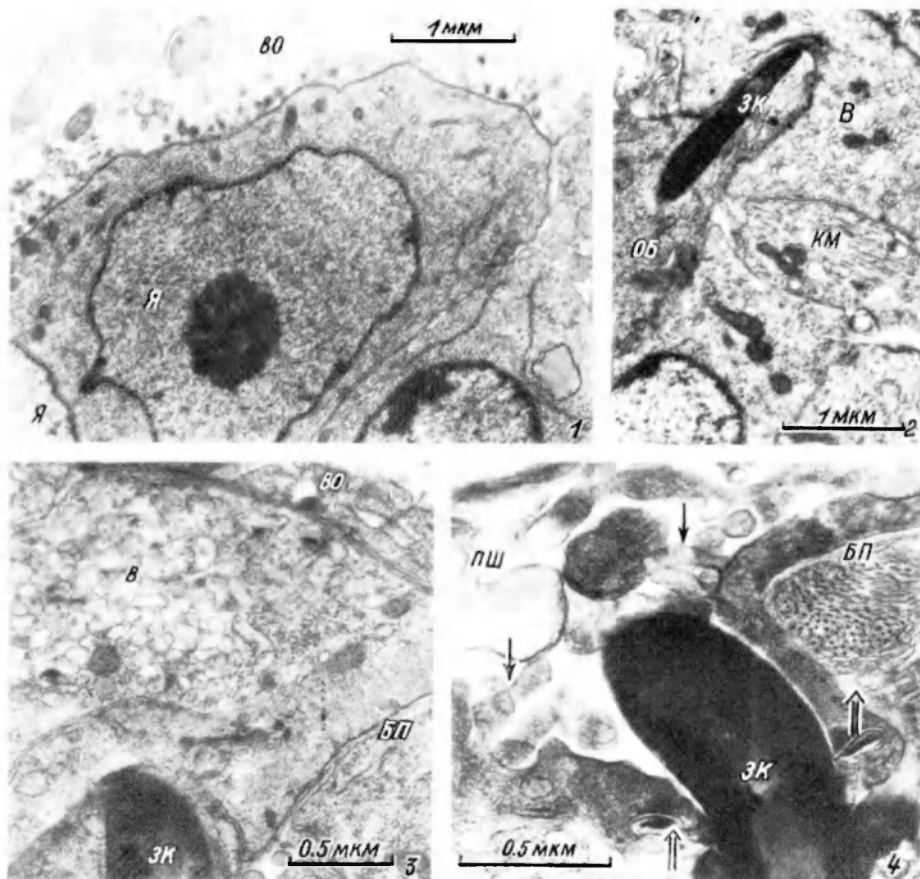


Рис. 2. Формирование «шапочки», покрывающей крючья у *T. megalocepala*.

1 — участок двуядерной клетки; 2 — формирующийся зародышевый крючок, растущий в направлении двуядерной клетки; 3 — вакуолизирующаяся цитоплазма формирующейся «шапочки»; 4 — полость «шапочки» с пальцеобразными выпячиваниями внутренней выстилки (стрелка), зародышевые крючья погружены в полость и формируют в участках контакта с базальной пластинкой мощные десмосомы (двойная стрелка). В — везикулы; БО — внутренняя оболочка; КМ — мускулатура крючьев; ОБ — онкобласт, Я — ядро двуядерной клетки.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.