

УДК 676.895.121.55

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ПРИСОСОК СКОЛЕКСА DIORCHIS STEFANSKII
(CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE)**

© Н. А. Поспехова, В. В. Поспехов

Основное внимание уделено вооружению присосок, а также секреции покровов присосок, которая, по мнению авторов, может быть обусловлена степенью развития дополнительных фиксаторных образований (крючков).

Основными органами фиксации у циклофиллидей являются хоботок, обычно имеющий вооружение в виде крючьев, и присоски, иногда также вооруженные. И тем, и другим органам фиксации придается важное систематическое значение, вследствие чего любой диагноз рода или вида содержит настолько подробное описание органов фиксации, насколько позволяет состояние препаратов и качество используемой оптики.

Что касается тонкой морфологии, то хоботковому аппарату уделяется несравненно большее внимание, нежели присоскам. В частности, это связано с изучением хоботковых желез, которые выделяют свой секрет в зону наиболее тесного контакта паразита и хозяина и размещаются в пределах хоботкового аппарата (Smyth, 1964; Поспехова и др., 1988; Давыдов и др., 1990).

Имеющиеся данные о строении присосок, наличии или отсутствии в них собственных цитонов тегумента и элементов нервной системы неполны и иногда противоречат друг другу (Crowe e. a., 1974; Lumsden, Specian, 1980).

Если учесть большую по сравнению с хоботком площадь соприкосновения со стенкой кишечника или иным участком организма хозяина, к которому крепится данный паразит, а также наличие вооружения на присосках у некоторых видов циклофиллидей (и следовательно, более активное воздействие на организм хозяина и участие в формировании паразито-хозяйинных отношений), то относительно малая изученность присосок вряд ли правомерна.

Эти соображения побудили нас не ограничиваться описанием хоботковой железы *D. stefanskii*, а обратить внимание и на строение присосок данного вида и в особенности тегумента присосок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Половозрелых цестод *D. stefanskii* получали при вскрытии шилохвостей (*Anas acuta*), добытых в окрестностях Чаунского биологического стационара (Северо-Западная Чукотка). Сколексы цестод фиксировали в 4 %-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере (рН 7.2) в течение 2 ч. Фиксированный материал отмывали в растворе сахарозы и дополнительно фиксировали 2 %-ным раствором четырехоксида осмия 12 ч. Затем окрашивали в 1.5 %-ном растворе уранилацетата и после обезвоживания заключали в эпон-аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу, затем исследовали в электронном микроскопе BS-500 фирмы «Tesla».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Присоски *D. stefanskii* представляют собой хорошо развитые округлые или овальные образования, края и внутренняя поверхность которых покрыты мелкими шипиками (Толкачева, 1991).

Мускулатура присосок имеет сложную пространственную организацию и состоит из нескольких групп мышечных пучков, ориентированных в разных направлениях. Мы не располагаем достаточным материалом для создания объемной реконструкции, однако даже по имеющимся сериям срезов можно сказать что наиболее сильно развита радиальная мускулатура (см. рисунок, 1; см. вкл.). Это совпадает с литературными данными (Crowe e. a., 1974; Lumsden, Specian, 1980). Пучки радиальных мускульных волокон крепятся к базальной пластинке, лежащей под тегументом, с одной стороны, и базальной пластинке, отделяющей присоску от паренхимы сколекса, — с другой, и составляют основной структурный компонент стенок присоски. Циркулярные, или кольцевые, пучки мускулатуры располагаются субтегументально и, по-видимому, определяют величину отверстия присоски. Эта группа волокон также упоминается в литературе (Crowe e. a., 1974; Lumsden, Specian, 1980).

Кроме того, существуют и другие группы мышц, расположенные глубже кольцевых, но имеющие иную ориентацию. Условно они могут быть названы диагональными, поскольку располагаются под углом по отношению к направлению радиальных мышц, и в некоторых случаях — под углом друг к другу, так что образуют сетчатую структуру. Возможно, соответствующие этой группе мышцы формируют сложную сеть в присосках *Paricterotaenia paradoxa* (Crowe e. a., 1974). У *H. diminuta* описаны продольные мускульные волокна (Lumsden, Specian, 1980), которым мы не нашли аналогов у описываемого вида.

Тегумент присоски имеет различную толщину (от 2 до 5 мкм). Основная часть микротрихий, покрывающих присоску, принадлежит к фиксаторному типу, т. е. имеет небольшое основание и длинное лезвие. Средняя длина их 2.5 мкм. Однако дно и края присосок имеют более крупные и, вероятно, более эффективные дополнительные фиксаторные образования (2, 3), которые в литературе называются шипиками (Толкачева, 1991; Галкин, 1991). Они в среднем 4—6 мкм высоты, у основания 1.5—1.8 мкм толщины. На сагитальном срезе в основании можно увидеть неравные по длине выросты, напоминающие рукоятку у хоботкового крючка (2).

Вооружение присосок — крючочки *Scryabinoparaxis tatianaе* имеют близкие размеры (до 5.5 мкм длины), но отличаются сильно развитым корневым отростком (Галкин, 1991). Обычно фиксаторные образования погружены в тегумент на две трети, либо на половину своей длины, так что их апикальные концы не выступают за границу микротрихимального бордюра. Морфология этих образований, имеющих когтевидную форму, на наш взгляд, не имеет ничего общего с морфологией микротрихий, к какому бы типу они не относились.

Как известно, микротрихии делятся на апикальный и базальные отделы, причем базальный отдел непосредственно переходит в дистальную цитоплазму тегумента, т. е. микротрихии представляют собой наружные выросты дистальной цитоплазмы. В данном случае фиксаторные образования представляют собой единые, изолированные от тегумента структуры, в которых отсутствует граница между апикальной и базальной частями. Скорее, можно говорить о лезвии и рукоятке. Терминология, относящаяся к крючьям, кажется нам наиболее подходящей не столько из-за формы фиксаторных образований, сколько из-за их тонкого строения, весьма напоминающего структуру хоботковых крючьев на срезе.

Наибольшей электронной плотностью отличаются апикальные концы этих образований. Кроме того, отложения электронноплотного материала наблюдаются вдоль их наружных стенок и в виде неравномерных полос по продольной оси.

Основание описываемых структур (рукоятка) погружено в зернистый слой с умеренной электронной плотностью. Этот слой проходит в базальной части тегумента (иногда он граничит с базальной пластинкой, отделяющей его от субтегументальной циркулярной мускулатуры) и прослеживается на всех участках тегумента присоски, где имеются когтевидные образования. Зернистый слой не имеет четких границ сверху и снизу. Отдельные его участки выглядят более плотными (3), однако независимо от плотности по всей протяженности зернистого слоя отсутствуют цитоплазматические включения, которые весьма обильны в тегументе присосок.

Возможно, именно наличие такого плотного слоя, на котором базируются фиксаторные образования, объясняет характерную особенность покровов присосок диорхисов: при повреждении они отслаиваются «... вместе с шипиками, свисая в виде ленты» (Спасская, 1961), что подтверждается и другими авторами (Галкин, 1991).

Поскольку тегумент присосок составляет единое целое с тегументом сколекса, мы не можем сказать, какая часть цитоплазматических включений производится цитонами присосок, а какая — транспортируется из других участков тегумента сколекса (и существует ли такой транспорт). Цитоны тегумента присосок размещаются в промежутках между пучками радиальных мышц (5). У цестоды *Gastrotaenia dogieli* цитоны заполняют пространство между мышечными пучками (Давыдов и др., 1990), а присоски личинки *P. paradoxa*, по мнению авторов, покрыты продолжающимся тегументом сколекса и не имеют собственных цитонов (Crowe e. a., 1974). Цитоны присосок *D. stefanskii* производят включения, которые можно отнести к палочковидным и гантелевидным (максимальные размеры до 40 × 500 нм) (5), однако в самом тегументе явно присутствуют эритроидные тельца, на что указывают многочисленные кольцевые срезы.

Возможно, все это многообразие является отражением процессов трансформации секреторных включений, а не транспорта включений из соседних с присосками участков тегумента сколекса. Также характерной чертой для участков тегумента с высокой секреторной активностью является наличие многочисленных секреторных телец. Иногда такие тельца лишь незначительно отличаются по плотности от окружающей их цитоплазмы тегумента.

Секретция с поверхности тегумента присосок наиболее интенсивна на участках, несущих фиксаторные образования. Иногда секреторные процессы уносят такую значительную массу материала дистальной цитоплазмы, что последняя заметно истончается, обнажая фиксаторные образования почти до уровня «рукояток» (8). Тегумент в таких участках покрыт углублениями; микротрихии сохраняются лишь между такими углублениями и выглядят частично лишенными мембраны, укороченными. «Полости» (вакуоли) в тегументе часто заполнены пузырьками с гранулярным материалом разной плотности. Иногда в таких пузырьках накапливаются фрагменты цитоплазматических органелл.

Более характерный тип секреторируемого материала представляет собой однородную гранулярную массу умеренной плотности (6). Как правило, эта масса частично или полностью окружена фрагментами апикальных частей микротрихий, которые образуют подобие оболочки, когда масса уже выделена за пределы тегумента. Возможно, это объясняется высокими адгезивными свойствами секрета. Начальные этапы формирования этого секреторного продукта можно наблюдать на поверхности тегумента, когда в зернистой массе еще можно различить фрагменты секреторных телец, кусочки микротрихий и уплотнения материала неопределенной формы.

Третий тип секреторных выделений наблюдается на периферических лишенных фиксаторных образований участках тегумента присосок. Это цитоплазматические выросты обычно булавовидной формы с несколькими вакуолями, содержащими гранулярный материал и фрагменты мембран (7). Цитоплазма таких выростов содержит как секреторные включения тегумента присосок, так и фрагменты

апикальных частей микротрихий. Часть микротрихий хаотично располагается по поверхности выростов; их апикальные отделы либо направлены вверх, либо располагаются параллельно поверхности выроста.

Базальная пластинка присоски прерывается по крайней мере в двух местах, где внутрь присоски проникают нервные пучки, идущие от ганглия сколекса. Среди известных нам видов циклофиллидей такая особенность отмечена только у *D. stefanskii* и *H. microstoma* (Webb, Davey, 1975). Обычно нервные волокна проникают внутрь присоски только в одном месте. Нам не удалось обнаружить нервных клеток в присосках данного вида, хотя единичные нейроны или даже присосковые ганглии описаны у нескольких видов циклофиллидей (Webb, Davey, 1975; Lumsden, Specian, 1980; Давыдов и др., 1990).

Однако в присосках *D. stefanskii* постоянно обнаруживаются нервные отростки с гранулами 40—60 нм в диаметре. Отростки контактируют с радиальными мышечными волокнами. Нейроны с таким размером гранул обнаружены непосредственно под присосками. В тегументе присосок располагаются чувствительные окончания двух видов. Первый — это типичные ресничковые окончания, описанные у нескольких видов цестод (Webb, Davey, 1974; Lumsden, Specian, 1980). Средний диаметр окончаний с одним опорным кольцом — 0.55, с двумя — 0.95 мкм. Располагаются они по краю присоски. Второй тип (4) — специализированные чувствительные окончания присоски, описанные ранее еще у двух видов циклофиллидей, кроме *D. stefanskii* (Поспехов, Краснощеков, 1992). Эти окончания имеют необычно большие размеры (до 5 мкм в диаметре), располагаются также по краю присоски и четко привязаны к области размещения фиксаторных образований. Сверху к ним прилегает зернистый слой, служащий основанием для когтевидных структур, а снизу — субтегументальная мускулатура, отделенная лишь базальной пластинкой. Такое расположение, вероятно, неслучайно и говорит об участии этих окончаний в процессе фиксации паразита.

Таким образом, наиболее важными особенностями строения тегумента присоски *D. stefanskii* является, на наш взгляд, наличие мощных фиксаторных образований, выделение большого количества секреторных продуктов с поверхности тегумента и наличие специализированных чувствительных окончаний, тесно связанных с описанными фиксаторными образованиями.

Нам кажется вероятным, что активная секреция с поверхности тегумента присосок может быть своего рода защитным механизмом, который сформировался в условиях активного воздействия фиксаторных образований на стенку кишечника хозяина и развития ответной иммунной реакции.

Возвращаясь к вопросу о наименовании фиксаторных образований присосок *D. stefanskii*, а именно к выбору между терминами «шипики» и «крючки» (или «крючочки»), мы считаем, что в данном случае будет уместно использовать критерий, сформулированный А. А. Спасским: «... эти структуры довольно четко различаются: основания шипиков непосредственно переходят в наружную пластинку тегумента, тогда как основание крючьев морфологически отграничено от окружающих или подстилающих тканей» (Спасский, 1986). Поскольку рассматриваемые фиксаторные образования, будучи погружены в тегумент почти на половину длины, тем не менее везде четко от него отграничены, а также на основании особенности их внутреннего строения мы будем считать, что присоски *D. stefanskii* по внутренней поверхности и краям покрыты крючками.

Если поддержанный нами критерий является правомочным для цестодологов-систематиков, тогда нам представляется перспективным и важным электронно-микроскопическое исследование добавочного вооружения присосок у видов цестод, имеющих таковое. Во всяком случае, впечатление о перспективности такой работы складывается, если учитывать, что характер органов прикрепления в филогении ленточных червей имеет большее значение, чем строение половой системы (Дубинина, 1980).

Список литературы

- Галкин А. К. О диагностических признаках рода *Skriabinoparaksis* (Cyclophyllidae: Hymenolepididae) // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 4. С. 344—348.
- Давыдов В. Г., Поспехова Н. А., Юрлова Н. И. Ультраструктурная организация сколекса и покровов стробилы *Gastrotaenia dogieli* (Cestoda: Dilepididae) // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 3. С. 207—215.
- Дубинина М. Н. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей // Паразитол. сб. 1980. Т. 29. С. 65—83.
- Поспехова Н. А., Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т. Железистый аппарат хоботка *Dilepis undula* (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 1. С. 14—20.
- Поспехов В. В., Краснощеков Г. П. Новый тип чувствительного окончания в присосках цестод // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 2. С. 168—170.
- Спасская Л. П. Цестоды птиц Тувы. IV. Hymenolepididae водоплавающих // Acta vet. Acad. sci. Hungar. 1961. Vol. 11. P. 311—338.
- Спаский А. А. Хоботковый аппарат цепней и типы его строения // Изв. АН МолдССР. Серия биол. и хим. наук. 1986. N 1. С. 51—54.
- Толкачева Л. М. Цестоды фауны СССР: Род *Diorchis*. М.: Наука, 1991. 181 с.
- Crowe D. G., Burt M. D. B., Scott J. S. On the ultrastructure of polycercus larva of *Paricterotaenia paradoxa* (Cestoda: Cyclophyllidae) // Can. Journ. Zool. 1974. Vol. 52, N 11. P. 1397—1405.
- Lumsden R. D., Specian R. D. The morphology, hystology and fine structure of the adult stage of the cyclophyllidean tapeworm, *Hymenolepis diminuta* // The biology of the tapeworm *Hymenolepis diminuta*. N. Y.: Academic Press, 1980. P. 157—280.
- Smyth J. D. Observation on the scolex of *Echinococcus granulosis* with special reference to the occurrence and cytochemistry of secretory cells in the rostellum // J. Parasitol. 1964. Vol. 54, N 4. P. 515—526.
- Webb R. A., Davey K. G. Ciliated sensory receptors of the unactivated metacystode of *Hymenolepis microstoma* // Tissue Cell. 1974. Vol. 6. P. 587—598.
- Webb R. A., Davey K. G. The gross anatomy and hystology of the nervous system of the metacystode of *Hymenolepis microstoma* // Can. Journ. Zool. 1975. Vol. 53. P. 661—677.

Институт биологических проблем
Севера ДВО РАН, Магадан,
685010

Поступила 29.12.1997

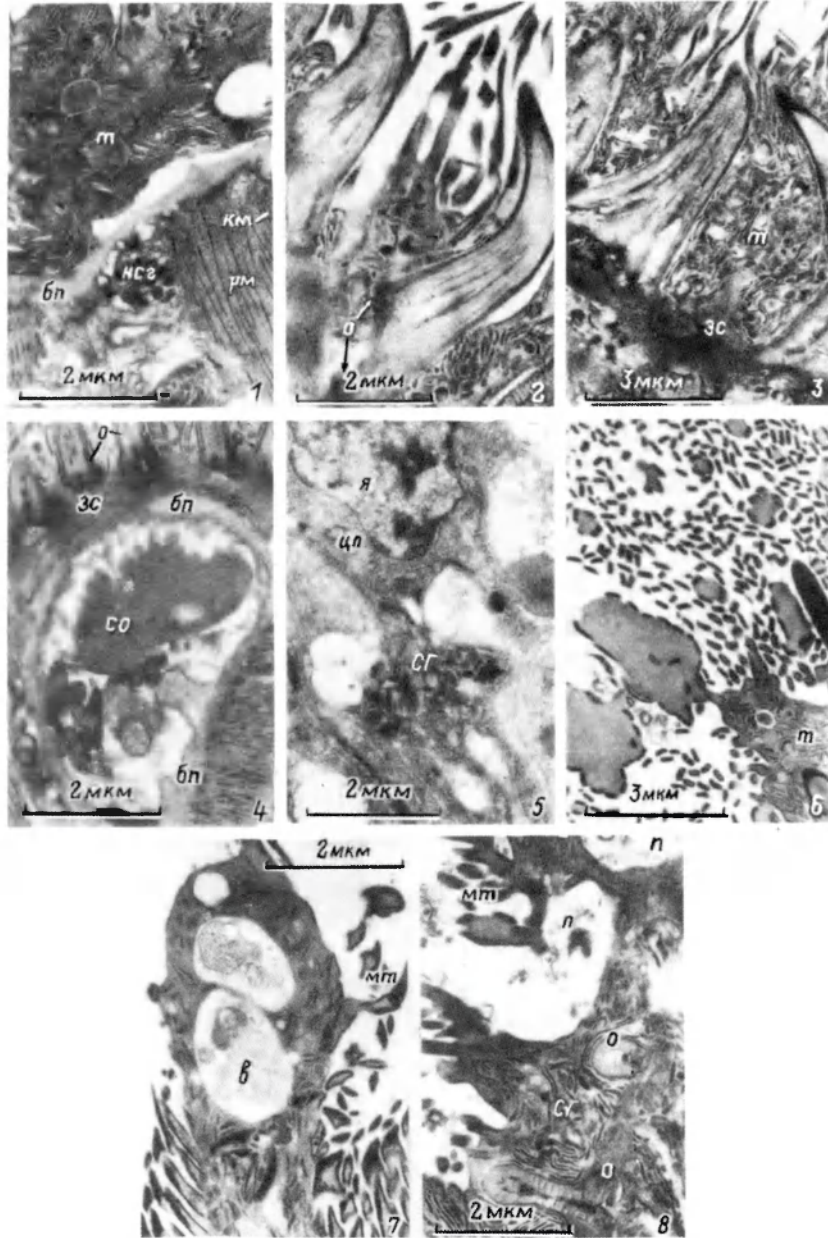
ULTRASTRUCTURE OF THE SCOLEX SUCKERS IN *DIORCHIS STEFANSKII* (CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE)

N. A. Pospekhova, V. V. Pospekhov

Key words: Cestoda, *Diorchis stefanskii*, ultrastructure, scolex, suckers, hooklets, tegument, secretion.

SUMMARY

The muscles, nervous, and tegumentary parts of the suckers were studied. It is concluded, that the fixatory structures of the tegument of suckers are not the microtrichiae, but hooklets. An active secretion of the sucker's tegument is probably a protective mechanism against the immune reaction of host.



Тонкое строение сколекса.

1 — мышцы; 2—3 — фиксаторные образования; 4 — чувствительное окончание; 5 — цитон тегумента присоски; 6—8 — разные типы секреции; *бп* — базальная пластинка; *в* — вакуоль; *км* — кольцевая мускулатура; *мт* — микротрихий; *нsg* — нейросекреторные гранулы; *zc* — зернистый слой; *о* — основание фиксаторного образования («рукоятка»); *п* — секреторная полость; *рм* — радиальная мускулатура; *сг* — секреторные гранулы; *со* — специализированные чувствительные окончания присоски; *т* — тегумент; *цп* — цитон присоски; *я* — ядро.

Fine structure of the scolex.