

УДК 576.895.121 : 591.4

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ЦИСТИЦЕРКОИДОВ FIMBRIARIA FASCIOLARIS (HYMENOLEPIDIDAE)

Г. П. Краснощеков, Л. Т. Плужников

Описана ультраструктура циклоцерков *F. fasciolaris* и проведено ее сравнение с личинками других цестод сем. Hymenolepididae и с моноцерками сем. Dilepididae.

Изучение личинок двух семейств подотряда Hymenolepidata: Hymenolepididae и Dilepididae показало наличие существенных различий тонкого строения личиночного органа — цисты и хвостового придатка. В отличие от моноцерков Dilepididae цистицеркоиды сем. Hymenolepididae полиморфны как по организации личиночного органа в целом, так и по ультраморфологии тегумента цисты (Krasnoshchekov, 1978; Краснощеков, Никишин, 1979; Krasnoshchekov e. a., 1979; Krasnoshchekov e. a., 1981). В то же время тонкая структура цисты у разных модификаций личинок однообразна в пределах рода, как это было показано на примере личинок рода *Aploparaksis* (Krasnoshchekov, 1978; Краснощеков, Никишин, 1979). Различия в строении цисты личинок цестод сем. Hymenolepididae обусловлены или его таксономической неоднородностью или являются следствием ее дивергентного развития в процессе гостальной радиации на личиночной стадии. Для решения этого вопроса необходимо накопление фактических данных о строении личиночного органа цистицеркоидов Hymenolepididae. В связи с этим нами были изучены циклоцерки *Fimbriaria fasciolaris*, описание тонкой организации которых в литературе отсутствует.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Электронно-микроскопически изучено 20 личинок цестоды *F. fasciolaris*. Личинки получены из экспериментально инвазированных циклопов *Cyclops* sp., являющихся ее промежуточными хозяевами на Чукотке. Эксперименты и определение проводились К. В. Регель. Личинки фиксировали в 6.5%-ном растворе глутаральдегида на фосфатном буфере, отмывали в растворе сахарозы и дополнительно фиксировали в 2%-ном растворе четырехокси осмия в течение 2 ч, после чего обезвоживали и заключали в эпонаралдитовую смесь. Срезы, полученные на ультратоме LKB, окрашивали по Рейнольдсу и просматривали в электронном микроскопе BS-500 фирмы «Tesla» при ускоряющем напряжении 90 кв.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для циклоцерка характерно наличие наружной оболочки, окружающей цистицеркоид вместе с хвостовым придатком (Котельников, 1971). Схематическое изображение личинки *F. fasciolaris* и распределение модификаций тегумента по анатомическим отделам представлено на рис. 1.

Наружная оболочка циклоцерка (оболочка экзоцисты — по аналогии с моноцерками Dilepididae) образована несколькими слоями фибриллярного вещества, отделена от стенки цисты щелевидным пространством.

Поверхностный синцитий тегумента цисты толщиной 0.6—0.8 мкм (рис. 2, 1; см. вкл.). На нем располагается слой рыхлого гликокаликса, толщина которого

в 2—3 раза превышает толщину тегумента. Гликокаликс состоит из фибриллярного материала, включает мелкие везикулы и фрагменты дистрофически измененных микроворсинок. Апикальные участки последних могут отторгаться в полость экзоцисты (рис. 2, 1).

Поверхностный синцитий содержит электронноплотное вещество. Степень замещения последним матрикса тегумента значительно варьирует в зависимости от зрелости личинок. У молодых личинок имеются локальные отложения электронноплотного вещества в виде отдельных блоков разной величины. Последние располагаются под наружной цитоплазматической мембраной, преимущественно в основании микроворсинок и на внутренней мембране тегумента

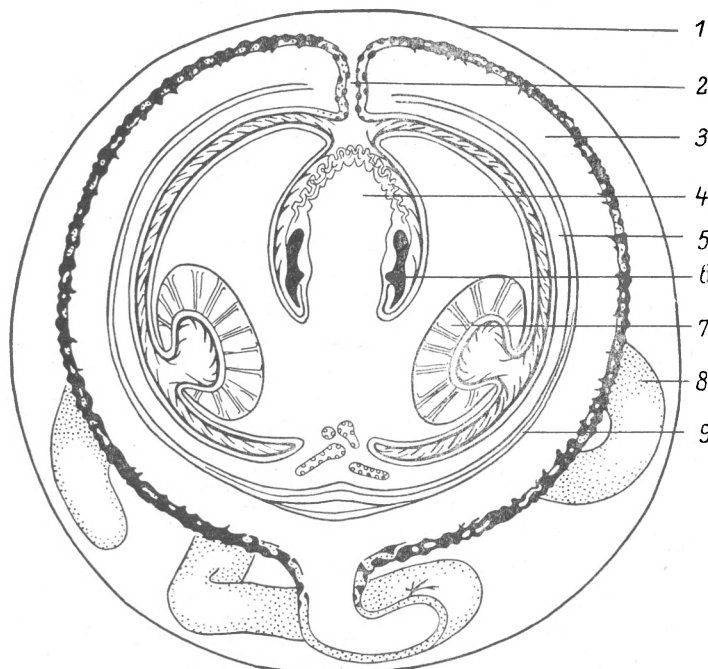


Рис. 1. Схематическое изображение личинки *F. fasciolaris* и распределение тегумента различных модификаций по анатомическим отделам.

1 — оболочка экзоцисты, 2 — выходное отверстие, 3 — циста, 4 — хоботок, 5 — шейка, 6 — хоботковые крючья, 7 — присоски, 8 — церкомер, 9 — полость цисты.

(рис. 2, 1a). У зрелых личинок электронноплотный материал, как правило, полностью заполняет поверхностный синцитий и только в отдельных участках сохраняются локусы цитоплазматической организации внутренних отделов тегумента. Здесь содержится значительное число рибосомоподобных частиц; другие органеллы не встречаются (рис. 2, 1, 2). В тегументе имеются немногочисленные поры-каналы, открывающиеся на его поверхность. Через них происходит выделение мелких везикул в гликокаликс (рис. 2, 1).

Глубже поверхностного синцития тегумента, отделяясь от него слоем рыхлой соединительной ткани, располагается циркулярный слой цитоплазматических отростков цитонов тегумента. В них содержатся многочисленные полисомы, митохондрии, микротрубочки и зоны комплекса Гольджи (КГ). Этот слой имеет цитоплазматические связи как с поверхностным синцитием, так и с цитонами тегумента (рис. 2, 1).

Между слоем отростков цитонов и паренхимой цисты имеется фиброзный слой, образованный наружными циркулярными и внутренними продольными пучками, включающими мышечные волокна той же ориентации (рис. 2, 3). Фиброзный слой отличается от поверхностного соединительнотканного слоя большей плотностью и упорядоченным расположением волокон (рис. 2, 1, 3). Паренхиматозный слой образован вытянутыми клетками, среди которых

преобладают миофибробласты с расширенными канальцами гранулярной эндоплазматической сети (ГЭС).

Цитоны тегумента менее многочисленные и более мелкие по сравнению с миофибробластами. Они содержат большое количество рибосом и полисом, единичные канальцы ГЭС, микротрубочки и одну или несколько зон КГ в виде уплощенных цистерн. В перикарионе цитонов зрелых личинок имеются признаки инволюции: локусы разрежения цитоплазмы, скопления ламеллярных телец, частично образующихся из митохондрий, и крупные капли липидов. Кроме описанных клеток, в паренхиматозном слое встречаются цитоплазматические отростки с электронноплотными гранулами, единичные протонефридии и экскреторные протоки.

Внутреннюю часть стенки цисты образует слой тонких цитоплазматических отростков, разделенных прослойками фиброзной ткани, включающей немногочисленные веретеновидные клетки фибробластического типа. Ограничивающий цисту слой миелиноподобных волокон не выявлен. У молодых личинок между стенкой цисты и прилежащей тканью пристеночной части шейки имеется щелевидная полость, содержащая клеточный детрит и дегенерирующие клетки. У более зрелых личинок паренхима шейки прилежит к слою цитоплазматических отростков.

Хвостовой придаток ограничен пластом поверхностного синцития тегумента, не содержащим органелл и включений (рис. 2, 4). На его поверхности имеются нерегулярно расположенные микроворсинки и скопления везикул, представляющих, по-видимому, фрагменты дегенерирующих микроворсинок. Под поверхностным синцитием тегумента локализуется слой рыхлых фиброзных волокон, в котором заключены циркулярные мышечные волокна. Паренхиму хвостового придатка образуют цитоны тегумента, миофибробластические клетки и мелкие малодифференцированные клетки с немногими органеллами и с богатой рибосомами цитоплазмой. Цитоны тегумента частью двуядерные, связаны с поверхностным синцитием короткими широкими отростками. Плотность цитоплазмы этих клеток варьирует; часть цитонов подвергается лизису. Отложений гликогена в хвостовом придатке не выявлено.

Ткань дефинитивных отделов представлена: с наружной стороны — цитонами тегумента и мышечными клетками; с внутренней — клетками паренхимы, содержащими большое количество  $\alpha$ -гранул гликогена в цитоплазматических отростках, недифференцированными клетками с крупными ядрами и узким слоем цитоплазмы, протонефридиями, экскреторными протоками, известковыми тельцами и нейронами, локализующимися преимущественно в передних отделах сколекса. В терминальных отделах шейка истончена и представлена тонким слоем цитоплазматических отростков.

Структура тегумента значительно различается в разных локусах. На хоботке он тонкий, не имеет микротрихий, наружная поверхность его образует многочисленные складки. Под наружной цитоплазматической мембраной прослеживаются прерывистые линейные отложения электронноплотного материала. Включения немногочисленные, в виде плотных палочковидных телец (рис. 3, 1; см. вкл.).

В области корневых отростков хоботковых крючьев тегумент утолщен, образует глубокие инвагинаты (рис. 3, 2). Поверхность тегумента складчатая с немногими ворсинкоподобными выростами. Включения тегумента неоднородны; здесь имеются палочковидные тельца и варьирующие по величине и плотности везикулы. Встречаются единичные митохондрии. Прилежащий к крючьям матрикс тегумента более светлый, не содержит включений.

Тегумент сколекса толщиной около 0.8 мкм покрыт микротрихиями с мощными дистальными и редуцированными базальными отделами (рис. 3, 3), содержит палочковидные тельца и светлые овоидные везикулы. Толщина тегумента средних отделов шейки не отличается от наблюдающейся на сколексе (рис. 3, 3); количество включений в нем возрастает, но остается относительно небольшим. Микротрихии с хорошо развитыми базальными отделами. В терминальных отделах шейки тегумент истончен, в виде тонкого пласта цитоплазмы, не имеет микротрихий; включения в нем встречаются непостоянно (рис. 3, 4). Здесь наблюдаются локальные узелковидные и линейные отложения элек-

тронноплотного материала под наружной цитоплазматической мембраной, по морфологии сходные с формирующимися микротрихиями.

В полости цистицеркоидов, между тегументом сколекса и шейки, содержатся многочисленные светлые пузырьки, ламеллярные тельца и крупные везикулы с зернистым содержимым (рис. 3, 5). Последние образуются путем выпячивания наружной мембраны тегумента шейки с последующей отшнуровкой.

Цитоны тегумента вытянуты, нередко двуядерные, связи их с поверхностным синцитием многочисленные. Для них характерно содержание большого количества рибосом и хорошо выраженный КГ. Вблизи последнего нередки множественные ламеллярные тельца.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

По своей общей организации личиночный орган циклоцерков *F. fasciolaris*, за исключением некоторых особенностей, подобен таковому цистицеркоидов Hymenolepididae. Структура поверхностного синцития тегумента цисты близка описанной для *Hymenolepis* sp. и *H. horrida* и цестод рода *Aploparaksis* (Краснощеков, Никишин, 1979; Krasnoshchekov e. a., 1981), но отличается от наблюдающейся у *H. microstomata* (Caley, 1974), *H. nana* (Caley, 1975), *H. diminuta* (Krasnoshchekov e. a., 1979).

Для тегумента цисты *F. fasciolaris* свойственно наличие пор-каналов, описанных ранее в цисте аплопараксисов (Краснощеков, Никишин, 1979) и служащих для выделения продуктов, в данном случае мелких пузырьков, из перикариона цитонов на поверхность цисты.

Формирование узелковидных образований — гомологов микротрихий — на поверхности цисты, как это отмечено для личинок *Raillietina cesticillus* (Baron, 1971), личинок рода *Aploparaksis* и моноцерков Dilepididae (Краснощеков, Никишин, 1979), у личинок *F. fasciolaris* не происходит, и в этом отношении имеется сходство с личинками Hymenolepididae, паразитирующими у млекопитающих (Krasnoshchekov e. a., 1981).

Электронноплотный материал, замещающий матрикс тегумента, по мере созревания личинок в цитонах не выявлен. Он, вероятно, образуется непосредственно в поверхностном синцитии путем трансформации материала, поступающего в растворимой фазе из цитонов. Несмотря на наличие наружной оболочки, предупреждающей потерю гликокаликса, последний отличается у изученных циклоцерков относительно небольшой толщиной и низкой плотностью по сравнению с другими личинками, имеющими экзоцисту — диплоцистами и моноцерками (Rees, 1973; Gabrion, Gabrion, 1976; Краснощеков, Никишин, 1979). Таким образом, эти характеристики гликокаликса определяют видовыми особенностями цестод, а не только взаимодействием личинки с промежуточным хозяином.

Для цисты *F. fasciolaris* характерно наличие дополнительного синцитиального слоя, образованного расширениями цитоплазматических отростков цитонов и располагающегося в толще наружного фиброзного слоя. Он отсутствует у других цистицеркоидов, описанных в литературе, и функциональное значение его неясно.

Внутренний слой цитоплазматических отростков, разделенных тяжами фиброзной ткани, по структуре имеет сходство с внутренним фиброзным слоем цисты *Hymenolepis diminuta* (Krasnoshchekov, e. a., 1979), но у *F. fasciolaris* он представляется редуцированным. Ограничивающий полость цисты слой миелиноподобных волокон, типичный для всех изученных цистицеркоидов, кроме моноцерков Dilepididae (Краснощеков, Никишин, 1979), у *F. fasciolaris* отсутствует.

В организации хвостового придатка необычным является редукция микроворсинок тегумента. Ее нельзя связать с наличием оболочки экзоцисты, поскольку у имеющих ее моноцерков Dilepididae потери микроворсинок на церкоре не происходит (Gabrion, Gabrion, 1976; Krasnoshchekov, Pluzhnikov, 1980). Деструктивные изменения паренхимы хвостового придатка типичны для цистицеркоидов, но образующиеся при этом продукты распада не экскретируются на поверхность отростка, как это наблюдается у моноцерков Dilepididae, и накопления межучточного вещества в полости экзоцисты не происходит.

Другое отличие от личинок цестод Hymenolepididae — отсутствие накопления гликогена в хвостовом придатке, что свойственно личинкам Dilepididae (Краснощечков, 1978).

Обращает на себя внимание обилие ламеллярных телец в цитонах тегумента. Аналогичное явление мы наблюдали в цитонах церкомера *Paricterotaenia porosa*, обычно в сочетании с явлениями аутолиза на фоне выраженной гипертрофии зон комплекса Гольджи (Краснощечков, Плужников, 1980). Образование ламеллярных телец в цитонах дефинитивных отделов связано, вероятно, со снижением их функциональной активности при завершении дифференцировки тегумента. В стенке цисты этот процесс отражает инволюционные, необратимые изменения цитонов тегумента.

Генезис наружной оболочки личинки неясен. У моноцерков Dilepididae она является производным желез онкосферы (Краснощечков, Томиловская, 1978). Такое же происхождение, вероятно, и оболочки экзоцисты у *F. fasciolaris*. Изучение онкосфер этого вида, проведенное в нашей лаборатории, показало наличие в них двух типов железистых клеток, ассоциированных с тегументом: желез проникновения, секретирующих гранулярный материал в тегумент, и отличных от них по характеру секрета железистых клеток, протоки которых выходят на поверхность тегумента.

Структура дефинитивных отделов характерна для личинок циклофиллид. Для тегумента, в частности, типично отсутствие микротрихий на хоботке, что свойственно другим личинкам гименолепидат, за исключением цестод, не имеющих хоботкового вооружения (Краснощечков, Плужников, 1981). Микротрихии тегумента сколекса выполняют роль вспомогательных фиксирующих структур. В области шейки у них происходит увеличение длины базальных отделов, выполняющих абсорбционную функцию. Для изученного вида характерна слабо развитая шейка с неполностью сформированным тегументом в терминальных ее отделах.

Организация циклоцерков *F. fasciolaris*, таким образом, достаточно типична для цестод Hymenolepididae, но имеет некоторые признаки, приближающие их к моноцеркам Dilepididae, — наличие бесклеточной наружной оболочки и отсутствие ограничивающего полость цисты миелиноподобного слоя. На основании анализа лярвогенеза Hymenolepidata нами были выделены цистицеркоидный, диплоцистный и моноцеркоидный типы развития, представляющие в известной мере самостоятельные ветви эволюции личиночного органа цистицеркоидов (Краснощечков, 1980). Циклоцерки по своей структуре занимают промежуточное положение между цистицерком и моноцерком. В связи с этим необходимо детальное изучение формирования этого типа личинок и исследование структуры зрелых цистицерков у представителей других таксонов.

#### Л и т е р а т у р а

- Краснощечков Г. П. Церкомер — личиночный орган цестод. — Журн. общ. биол., 1980, т. 41, вып. 4, с. 615—627.
- Краснощечков Г. П., Никишин В. П. Ультраструктура стенки цисты метацестод *Aploparaksis polystictae* и *A. furcigera* (Cestoda, Cyclophyllidea). — Паразитология, 1979, т. 13, вып. 3, с. 250—256.
- Краснощечков Г. П., Плужников Л. Т. Ультраструктура тегумента эксцистированных личинок *Platyscolex ciliata* (Cestoidea: Dilepididae). — Паразитология, 1981, т. 15, вып. 2, с. 118—125.
- Краснощечков Г. П., Томиловская Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов *Paricterotaenia porosa* (Cestoda: Dilepididae). — Паразитология, 1978, т. 12, вып. 2, с. 108—115.
- Котельников Г. А. Типология личиночных форм у цестод семейства гименолепидид. — В кн.: Матер. науч. конф. ВОГ, 1968, вып. 22. М., 1971, с. 116—126.
- Варон Р. J. On the histology, histochemistry and ultrastructure of the cysticeroid of *Railietina cesticillus* (Molin, 1858) Fuhrmann, 1920 (Cestoda, Cyclophyllidea). — Parasitology, 1971, vol. 62, N 2, p. 233—245.
- Салеу J. A. The functional significance of scolex retraction and subsequent cyst formation in the cysticeroid larva of *Hymenolepis microstoma*. — Parasitology, 1974, vol. 68, N 2, p. 207—227.
- Салеу J. A. A comparative study of the two alternative larval forms of *Hymenolepis nana*, the dwarf tapeworm, with special reference to the process of exocystment. — Z. Parasitenk., 1975, vol. 47, N 3, p. 217—235.

- G a b r i o n C., G a b r i o n J. Etude ultrastructurale de la larva de *Anomotaenia constricta* (Cestoda, Cyclophyllidea). — *Z. Parasitenk.*, 1976, Bd 49, N 2, p. 161—178.
- K r a s n o s h c h e k o v G. P. Ultrastructure of the defence envelopes in cysticercoids. — IV Intern. Congress of Parasitology. Sec. B. Warszawa, 1978. 36 p.
- K r a s n o s h c h e k o v G. P., M o c z o n T., P l u z h n i k o v L. T. Ultrastructure of the cyst of *Hymenolepis diminuta* larvae. — *Folia parasitologica*, 1979, vol. 26, N 1, p. 59—64.
- K r a s n o s h c h e k o v G. P., P l u z h n i k o v L. T. Differentiation and autophagy of tegument of exocyst *Paricterotaenia porosa* (Cestoda, Dilepididae). — *Helminthologia*, 1980, vol. 17, N 4, p. 291—300.
- K r a s n o s h c h e k o v G. P., P l u z h n i k o v L. T., S m i r n o v a L. V. Peculiarities of the ultrastructure of *Hymenolepis horrida* larvae from different definitive hosts. — *Folia parasitologica*, 1981, vol. 28, N 2, p. 147—154.
- R e e s F. J. The ultrastructure of the cysticercoid of *Taenia octacantha* Rees, 1973 (Cyclophyllidea, Amabielidae) from the damselfly nymphs *Pyrrhosoma nymphula*, Sulz and *Enalligma cyathigerum*, Charp. — *Parasitology*, 1973, vol. 67, N 1, p. 85—103.

Институт биологических проблем Севера  
ДВНЦ АН СССР, Магадан

Поступило 4 X 1982

---

ULTRASTRUCTURE OF CYSTICERCOIDS OF FIMBRIARIA  
FASCIOLARIS (HYMENOLEPIDIDAE)

G. P. Krasnoshchekov, L. T. Pluzhnikov

S U M M A R Y

A study of fine structure of cyclocerci of *F. fasciolaris* has shown that they have elements of similarity with other modifications of metacestodes of Hymenolepididae and with monocerci of Dilepididae. They differ from larvae of Hymenolepididae by the absence of a typical myelin-like layer limiting the cyst cavity and by the presence of a fibrillar membrane of exocyst containing endocyst and caudal appendage that is typical of monocerci. Superficial syncytium of cyst's tegument is filled with homogenous electronic dense material in which there are pores—canals that is typical of this modification of cyst's tegument of cysticercoids.

---



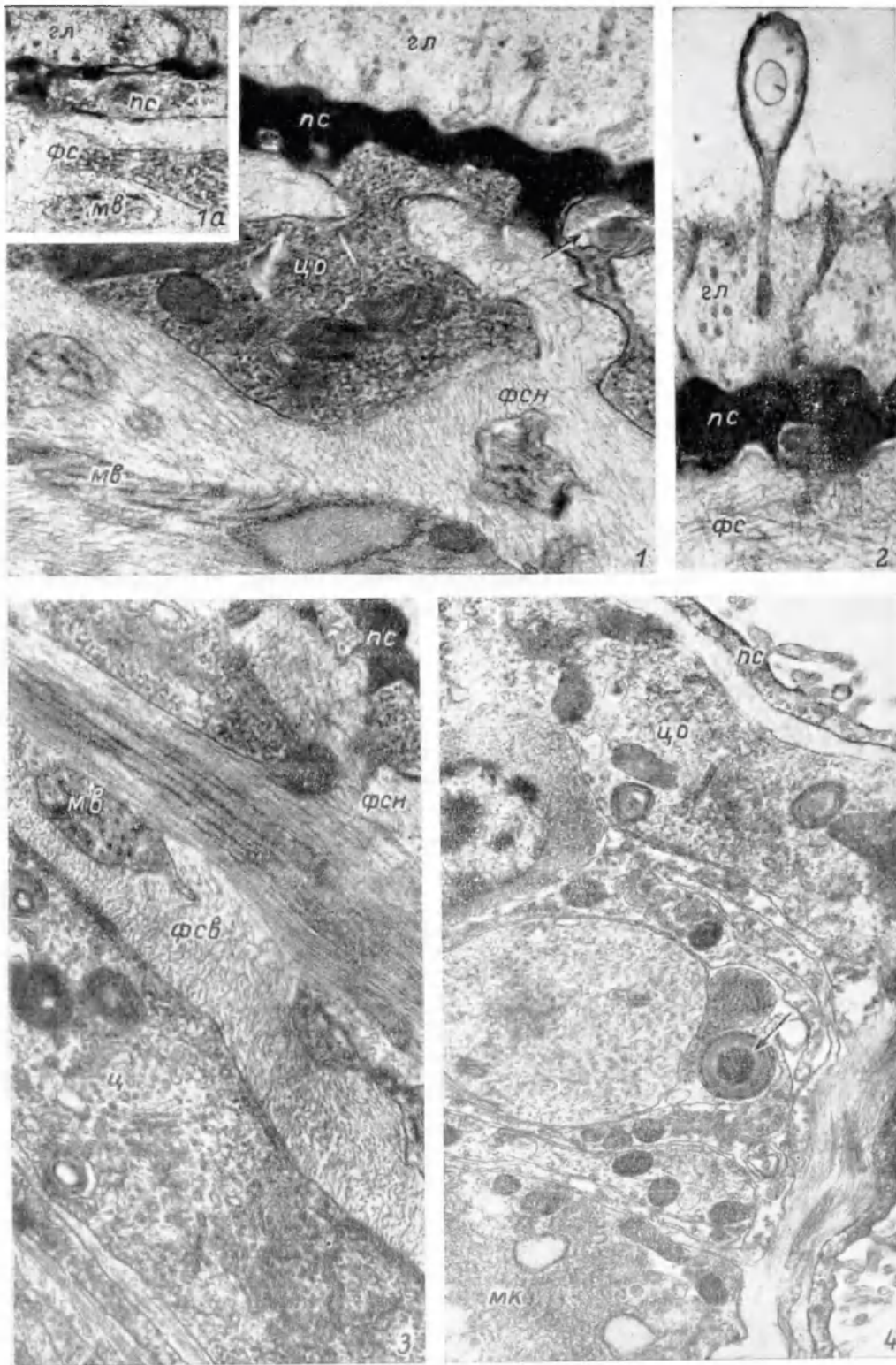


Рис. 2.

1 — поверхностные отделы стенки цисты личинки *F. fasciolaris*, замещение матрикса тегумента электронноплотным материалом; слой цитоплазматических отростков цитонов, 22 000 X; 1а — менее дифференцированный тегумент выходного отверстия, 14 000 X; 2 — редуцирующиеся микроворсинки тегумента цисты с везикулярной трансформацией апикальных отделов, 30 000 X; 3 — стенка цисты, 22 000 X; 4 — фрагмент хвостового придатка с эмбриональными крючьями (стрелка), 14 000 X; г — гликокаликс; ма — мышечные волокна; мк — миофибробластические клетки; пс — поверхностный синцитий; фсв — внутренний фиброзный слой; фсн — наружный фиброзный слой; ц — цитоны тегумента; цд — отростки цитонов тегумента.

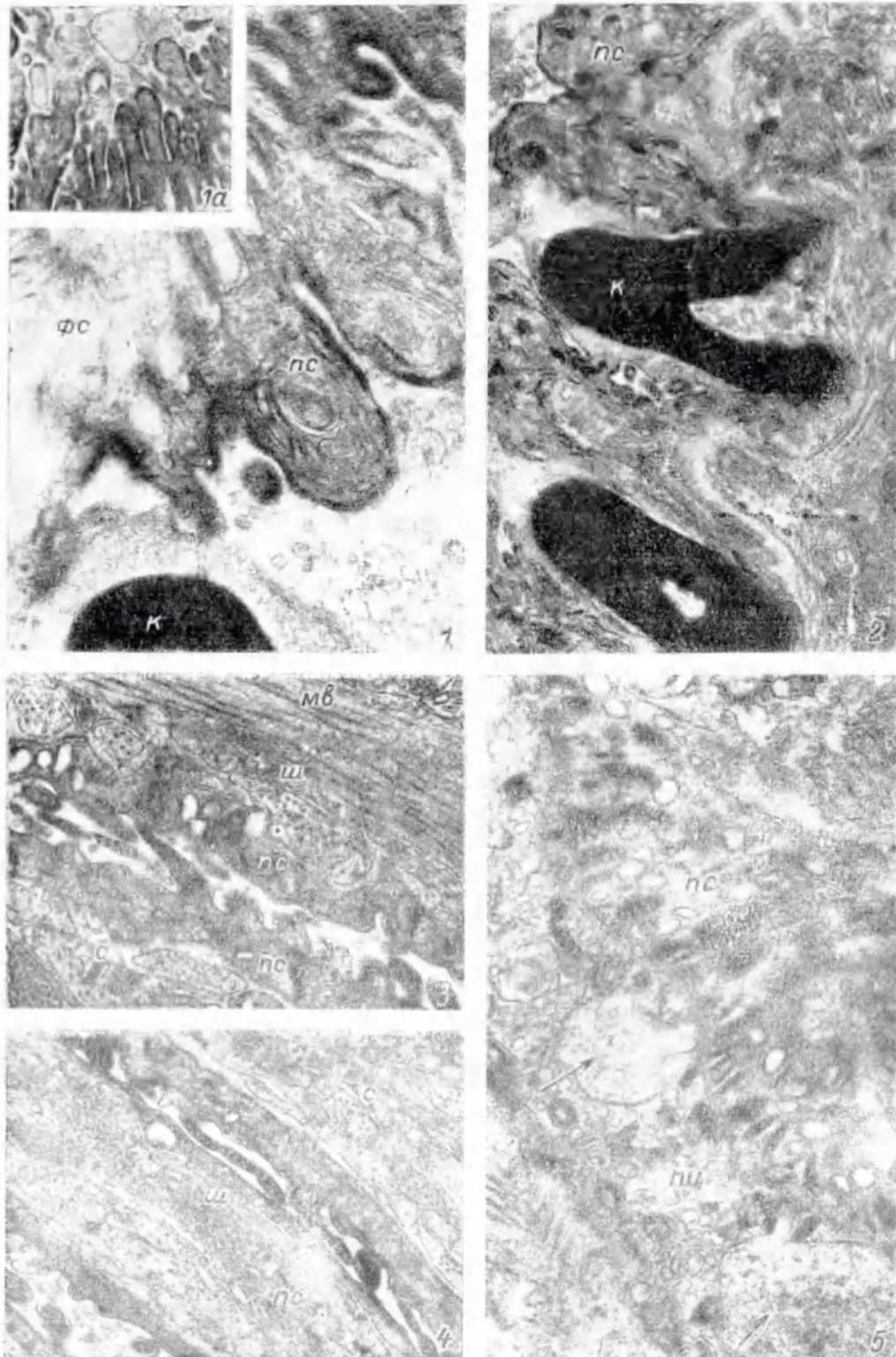


Рис. 3.

1 — тегумент хоботка, 30 000 X; 1a — ламеллярные тельца и вакуоли с зернистым содержимым между складками тегумента хоботка, 14 000 X; 2 — тегумент хоботка в области Хоботковых крючьев, 19 000 X; 3 — тегумент шейки и сколекса, 19 000 X; 4 — редукция тегумента шейки каудальных отделов (стрелка), внизу тегумент выходного отверстия, 19 000 X; 5 — секреция везикул с поверхности тегумента definitiveных отделов в полость цистицеркоида (стрелки), 33 000 X; к — хоботковые крючья; пц — полость цистицеркоида; с — сколекс; ш — шейка.