

УДК 516.895.121 : 591.431

ЖЕЛЕЗИСТЫЙ АППАРАТ ХОБОТКА *DILEPIS UNDULA* (CESTODA, DILEPIDIDAE)

Н. А. Поспехова, Г. П. Краснощеков, Л. Т. Плужников

Описан железистый аппарат молодых и половозрелых цестод *D. undula*. Железы, образованные модифицированными цитонами тегумента, расположены в хоботке и в хоботковом влагалище. Секрет желез выделяется в дистальную цитоплазму тегумента хоботка. Функциональная активность железистого аппарата возрастает у половозрелых цестод.

Секреторная активность сколекса цестод, находящегося в интимном контакте со слизистой кишечника хозяина, в значительной степени определяет адаптацию паразита к хозяину. Наибольший интерес в этом отношении представляют специализированные железистые элементы, достаточно хорошо изученные у низших цестод. У представителей циклофиллидей тонкое строение желез описано в основном на примере тениид (Краснощеков, Плужников, 1981б; Thompson e. a., 1979). Среди подотряда Hymenolepidata железистые элементы детально изучены лишь у *Hymenolepis diminuta* (Specian, Lumsden, 1980; Richards, Arme, 1983), что явно недостаточно. В настоящем сообщении приводим описание морфологии железистого комплекса хоботка и хоботкового влагалища молодых и половозрелых цестод *Dilepis undula*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Цестоды *D. undula* получены от спонтанно зараженных дроздов Науманна (*Turdus naumanni*). В работе использованы половозрелые и молодые черви, не имевшие гермафродитных члеников. Половозрелых цестод рассекали на кусочки длиной 2 мм; молодых особей фиксировали целиком. Фиксацию проводили 4%-ным раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (рН 7.2) в течение 2 ч. В процессе фиксации, как правило, происходило втягивание хоботка. Фиксированный материал отмывали в растворе сахарозы, дополнительно фиксировали в 2%-ном растворе OsO₄ в течение 12 ч, окрашивали в 1.5%-ном растворе уранилацетата и после обезвоживания заключали в смесь ЭПОН-аралдит. Срезы, полученные на ультрамикротоме ЛКВ, докрашивали уранилацетатом, контрастировали свинцом по Рейнольдсу и исследовали в электронном микроскопе BS-500 фирмы «Tesla».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Железистый комплекс сколекса *D. undula* включает железы хоботкового влагалища и хоботка; в последнем мы выделяем центральный и апикальный отделы. Это разделение основано не только на различиях топографии, но и на

некоторых особенностях ультраструктурной организации образующего железа синцития.

Железа хоботкового влагалища имеет форму чаши, охватывающей основание хоботка и достигающей своими краями его тегумента вблизи рукояток крючьев (рис. 1, 12). От паренхимы сколекса железа отделена стенкой хоботкового влагалища. К ней прилежат нервные клетки, отростки которых формируют нейропиле ганглия влагалища, локализующийся между железой и основанием хоботка (рис. 1, 10). Этот ганглий связан с церебральным ганглием пучками волокон, пронизывающих стенку влагалища. Непосредственных контактов, предполагающих возможность функциональных связей между нервными и железистыми элементами, несмотря на их анатомическую близость, не найдено.

У молодых цестод форма перикарионов варьирует от амебовидной, характерной для базальной части железы (рис. 2, 1; см. вкл.), до удлинённой. Ядра крупные, до 2.8 мкм, полиморфные; контуры их нередко повторяют очертания клеток; крупные скопления хроматина примыкают к ядерной мембране. Цитоплазма содержит большое количество свободных рибосом. Канальцы гранулярного эндоплазматического ретикулула выявляются непостоянно. Комплекс Гольджи развит слабо — в виде небольших скоплений цистерн и пузырьков. Среди включений преобладают длинные гладкостенные канальцы диаметром 80 нм, содержащие в просвете тяжи материала умеренной плотности. Канальцы ориентированы преимущественно параллельно друг другу и собраны в компактные пучки. В незначительном числе выявляются более плотные палочковидные включения (300×70 нм), сходные с характерными для тегумента цестод. Постоянно встречаются вакуоли от 0.1 до 0.9 мкм в диаметре, заполненные светлым хлопьевидным материалом с включением различной величины плотных конгломератов в центральной части. Все виды секреторных включений выявляются в тегументе задних отделов хоботка и его цитоплазматических связях с железистым синцитием.

У половозрелых цестод ткань железы более компактная за счет развития крупных цитоплазматических отростков (рис. 2, 2). Амебовидные цитоны лишь изредка встречаются по периферии железы и представляют, по-видимому, ее менее дифференцированные элементы. Цитоплазма перикарионов в виде тонкого слоя содержит значительное количество канальцев ГЭС; комплекс Гольджи остается слабо развитым. В перикарионах выявляются небольшие скопления палочковидных включений, встречающиеся и в цитоплазматических отростках. Повсеместно цитоплазма содержит немногочисленные сферические или овоидные включения, отсутствующие у молодых цестод. Они представляют собой ограниченные мембраной тельца диаметром до 200 нм, содержащие зернистый материал различной плотности. Цитоплазматические отростки заполнены параллельными пучками вышеописанных гладкостенных канальцев, имеющих на поперечных разрезах вид сот. Количество этих включений значительно возрастает по сравнению с содержащимся в железах молодых цестод. Число вакуолей также увеличено, нередко они контактируют с палочковидными и овоидными тельцами и митохондриями. Для многих митохондрий характерна частичная или полная потеря оболочки с выходом крист в цитоплазму.

Центральный отдел железы хоботка заключен между продольными мышцами хоботка (рис. 1, 8). Между перикарионами железистого синцития расположены нервные клетки и волокна ганглия хоботка, связанного пучком нервных волокон с ганглием хоботкового влагалища.

Форма, размеры перикарионов, ядер и ядрышек сходны с описанными для железы хоботкового влагалища. Рибосомы локализованы на наружной мембране ядерной оболочки и немногих цистернах ГЭС, часть которых расширена до 0.4 мкм и содержит зернистый материал (рис. 2, 3). Комплекс Гольджи выявляется непостоянно, развит слабо. Среди включений, как и в же-

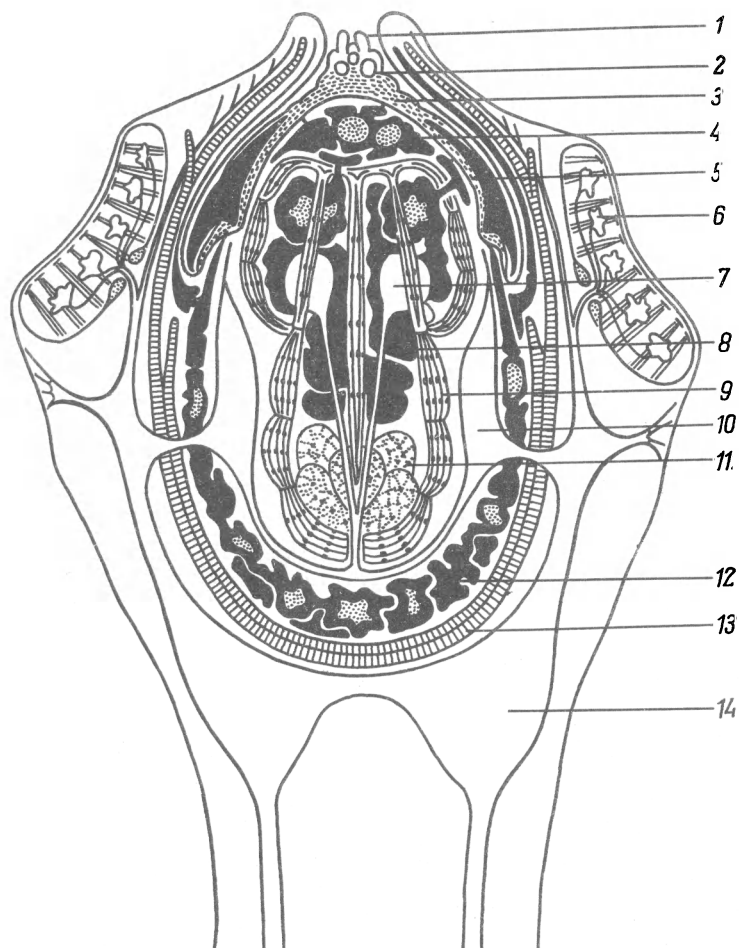


Рис. 1. Схематическое изображение сколекса *D. undula*.

1 — ретракционный канал; 2 — вакуоль; 3 — поверхностный синцитий тегумента хоботка; 4 — апикальный отдел железы хоботка; 5 — крючок; 6 — присоска; 7 — ганглий хоботка; 8 — центральный отдел железы хоботка; 9 — мышечная стенка хоботка; 10 — ганглий хоботкового влагалища; 11 — отростки паренхимных клеток; 12 — железа хоботкового влагалища; 13 — стенка хоботкового влагалища; 14 — церебральный ганглий.

лезе хоботкового влагалища, преобладают каналцы, заполненные тяжами материала умеренной плотности, но здесь диаметр их достигает 90 нм. Большинство вакуолей с хлопьевидным материалом и конгломератами осмиофильного вещества имеет небольшие размеры (0.2—0.5 мкм); крупные, до 1.5 мкм в поперечнике, вакуоли единичны. Изредка в них наряду с обычным содержимым выявляются фрагменты мембран — остатки митохондрий и палочковидных телец. В примыкающих к вакуолям митохондриях обычны дистрофические изменения: разрежение матрикса, образование везикул, локальная потеря крист. Цитоплазматические отростки перикарионов, составляющие большую часть железистой ткани, широкие, заполнены секреторным материалом. Небольшие участки матрикса, митохондрии, единичные каналцы ГЭС выявляются вблизи цитоплазматическими отростками с апикальным отделом железы и тегументом в области основания крючьев (рис. 3, 2; см. вкл.).

У половозрелых цестод в железе хоботка увеличивается число каналцев, содержащих секрет в виде тяжей, и появляется большое количество овоидных

телец (рис. 2, 4). Несколько возрастает число плотных палочковидных телец, чаще наблюдается агрегация их, а также митохондрий с вакуолями (рис. 2, 4а).

Апикальный отдел железы хоботка расположен субтегументально; каудально он ограничен поперечными мышечными волокнами (рис. 1, 4). В центре компактного железистого синцития располагается 2—3 крупных ядра диаметром до 3 мкм. Кариоплазма их светлая, содержит небольшое количество рыхлого хроматина, преимущественно вблизи ядерной оболочки. В скоплениях хроматина выявляются округлые или овальные образования диаметром от 120 до 340 нм с зернистым содержимым разной плотности (рис. 3, 1). Изредка наблюдается выделение содержимого этих образований через ядерные поры в цитоплазму (рис. 3, 1а). Внутрядерные включения в железистых клетках хоботка, которые связывают с образованием секрета, описаны и у некоторых других циклофиллид (Smyth e. a., 1969; Hulinska, Fedoseenko, 1977; Thompson e. a., 1979). Однако этот феномен требует специального изучения и обсуждения. Секрет апикального отдела железы хоботка имеет ту же морфологию, что и в железе хоботкового влагалища; он выводится в поверхностный синцитий тегумента апикальной части хоботка.

Тегумент хоботка (рис. 1, 3) отличается от такового других участков сколекса большей толщиной, наличием глубоких инвагинатов, особенно в апикальных отделах, и отсутствием микротрихий. Поверхностный синцитий его содержит все виды секреторных включений, обнаруженных в железах. Тяжи материала умеренной плотности представлены короткими фрагментами, диаметр которых достигает 170 нм, и везикулами — поперечными сечениями канальцев. Значительная часть этих включений лишена оболочки и выявляется как уплотнение матрикса тегумента. Плотные палочковидные тельца имеют размеры от 150×40 до 250×80 нм. Вакуоли с включением плотного материала более часты вблизи хоботковых крючьев; в апикальной части преобладают вакуоли с хлопьевидным или однородным зернистым содержимым (рис. 3, 3, 5). Их размер увеличивается по мере продвижения их к наружной мембране. Ограниченные мембраной профили, образованные однородным зернистым материалом, напоминающим материал описанных вакуолей, найдены в просвете ретракционного канала (рис. 3, 6). От секреторных вакуолей следует отличать полости, содержащие ламеллярные тельца. Они формируются в самом тегументе из локализующихся в матриксе скоплений ламеллярного материала путем их увеличения и уплотнения мембран (рис. 3, 4). Такие тельца отмечены только в тегументе хоботка молодых цестод.

Тегумент хоботка половозрелых цестод в дополнение к описанным особенностям характеризуется содержанием большого количества оvoidных телец. Кроме того, увеличиваются размеры и количество профилей с зернистым содержимым в просвете ретракционного канала.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время можно считать установленным наличие железистых элементов в сколексе циклофиллид. Хоботковые железы описаны у *Echinococcus granulosus*, *E. multilocularis*, *Multiceps endothoracicus* (Smyth, 1964; Hulinska, Fedoseenko, 1977; Thompson, Eckert, 1983). У *Hymenolepis diminuta* и *Platiscolex ciliata* железистые элементы локализованы в хоботковом влагалище или (при его отсутствии) в основании сколекса, как у *Taenia crassiceps* (Краснощеков, Плужников, 1981а, 1981б; Specian, Lumsden, 1980). *Dilepis undula* отличается от перечисленных видов наличием развитого железистого комплекса, включающего скопления железистой ткани как в хоботке, так и в хоботковом влагалище. Возможно, эта особенность связана со способностью данного вида использовать широкий круг окончательных хозяев.

Морфология секрета желез сколекса циклофиллидей весьма разнообразна, что ранее было установлено для желез низших цестод (Давыдов, Куперман, 1979; Naung, 1979). Так, железистые цитоны у *H. diminuta*, кроме типичных палочковидных (дисковидных) телец, содержат характерные для них овоидные тельца (Specian, Lumsden, 1980; Richards, Arme, 1983). В железах *Platyscolex ciliata* секрет представлен электронноплотными тяжами, образующими кольца и иные структуры причудливой формы (Краснощеков, Плужников, 1981а), у личинок *Trichocephaloides megaloccephala* и *Paricterotaenia porosa* — крупные электронноплотные гранулы и светлые тельца с зернистым содержимым (Краснощеков, 1982). Три вида секреторного продукта — палочковидные тельца, гранулы и вакуоли с плотным материалом — описаны в железе и тегументе хоботка личинок *T. crassiceps* (Краснощеков, Плужников, 1981б). У молодых *D. undula* также присутствуют три вида секрета. Среди них преобладает не описанный ранее секрет в виде гладкостенных канальцев, содержащих однородный материал умеренной плотности, идущий на образование матрикса тегумента хоботка. У половозрелых цестод появляется новый вид секрета — овоидные тельца.

Образование вакуолей в железе личинок *T. crassiceps* начинается с деструкции митохондрий (Краснощеков, Плужников, 1981б). У *D. undula* мы не наблюдали начальных этапов формирования вакуолей, а лишь слияние их с митохондриями, демонстрирующими дистрофические изменения. Участие последних в образовании секрета описано и другими авторами (Jha, Smyth, 1971), однако смысл этого явления неясен. По-видимому, участие митохондрий, как и палочковидных телец, в образовании секрета вакуолей связано с особенностями его синтеза или функциональной спецификой.

Предполагается возможность трансформации вакуолей в ламеллярные тельца (Краснощеков, Плужников, 1981б). Сходные с последними образования описаны в тегументе хоботка *Multiceps endothoracicus* как следствие деструктивных изменений (Hulinska, Fedoseenko, 1977). Аналогичную природу имеют и ламеллярные тельца, найденные у *D. undula*. Они формируются в поверхностном синцитии и обусловлены дистрофическими изменениями, вызванными перестройкой гипертрофированного в области крючьев тегумента хоботка или воздействием среды, а не изменением секрета вакуолей. Последние, вероятно, связаны с секрецией зернистых телец, регулярно обнаруживаемых вблизи тегумента, хотя прямых подтверждений этому нам получить не удалось.

Значение желез сколекса цестод трактуется неоднозначно в зависимости от стадии развития, систематического положения и экологических особенностей вида. В ряде случаев железы рассматриваются как пенетрационный орган (Давыдов, 1981; Smyth, 1964) либо орган, компенсирующий слабое развитие фиксирующего аппарата (Naung, 1979). Многие авторы связывают функции желез с формированием хоботковых крючьев (Краснощеков, Плужников, 1981б; Hulinska, Fedoseenko, 1977; Thompson e. a., 1979). Но фактический материал не укладывается полностью в какую-либо одну из этих гипотез. Развитые железистые элементы обнаружены у зрелых червей с полностью сформированными крючьями, а также у цестод, не имеющих хоботковых крючьев и не способных фиксироваться внедрением в стенку кишечника (заякориванием) (Краснощеков, Плужников, 1981а; Specian, Lumsden, 1980). Наличие у *D. undula* развитого фиксирующего аппарата (мощных присосок и двойной короны крючьев) противоречит предположению о возможном участии железистого комплекса в процессе фиксации червя.

Более вероятно, что функции желез сколекса связаны с защитой цестод от иммунных реакций хозяина (Давыдов, Куперман, 1979; Thompson e. a., 1979), развитие которых против кишечных паразитов доказано многими экспериментальными данными. Наиболее уязвима для этих реакций передняя часть сколекса, в частности хоботок, что объясняется интимным контактом хоботка

со слизистой кишечника хозяина и повреждающим действием крючьев. Защитная функция желез может осуществляться как продукцией мукополисахаридов (Jones, 1975; Coggins, 1980), так и за счет литических свойств секрета (Краснощеков, 1982).

Высказываются мнения, что секрет желез сколекса имеет отношение к стробилиции и продукции яиц, чем объясняется повышение активности желез у зрелых особей (Thompson, 1977). Но трудно представить, каким образом секретируемый в тегумент хоботка материал может влиять на эти процессы. Вероятно, что в данном случае имеет место совпадение событий во времени, а активизация функций желез обусловлена развитием гуморального иммунитета, формирование которого занимает 5—14 дней (Бернет, 1971) и по срокам сопоставимо с достижением цестодами половой зрелости.

Не отрицая возможности полифункциональности желез, мы считаем, что по мере развития специализированных органов фиксации у цестод и перехода их к паразитированию на теплокровных животных, обладающих более совершенной иммунной системой, функция желез эволюционировала в направлении защитной. Параллельно происходила и концентрация железистой ткани, встречающаяся у ряда низших цестод по всей стробиле (Давыдов, Куперман, 1979; Чауинга, 1979), в передних отделах сколекса у циклофиллид.

Подтверждение этой гипотезы требует дальнейшего изучения желез цестод на разных этапах онтогенеза с применением гистохимических и иммунологических методик, а также исследования их эволюции у цестод с учетом степени развития прикрепительных органов и экологии.

Л и т е р а т у р а

- Бернет Ф. Клеточная иммунология. М., Мир, 1971. 542 с.
- Давыдов В. Г. Сравнительная морфофункциональная характеристика некоторых систем органов цестод отряда Pseudophyllidea. — Автореф. канд. дис. Л., 1981. 15 с.
- Давыдов В. Г., Куперман Б. И. Структура фронтальных желез у представителей трех отрядов цестод. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1979, № 38/41, с. 177—188.
- Краснощеков Г. П. Лярогенез и морфологическая изменчивость тегумента личинок высших цестод. — Автореф. докт. дис. М., 1982. 43 с.
- Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т. Ультраструктура тегумента эксцистированных личинок *Platyscolex ciliata* (Cestoda: Dilepididae). — Паразитология, 1981а, т. 15, вып. 2, с. 118—125.
- Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т. Железа хоботка личинок *Taenia crassiceps* (Cestoda: Taeniidae). — Паразитология, 1981б, т. 15, вып. 6, с. 519—524.
- Coggins J. R. Apical end organ structure and histochemistry in plerocercoids of *Proteocephalus ambloplitis*. — Int. J. Parasitol., 1980, vol. 10, N 2, p. 97—101.
- Haung E. G. The structure and function of the scolex glands of three Caryophyllid tapeworms. — Proc. Helminthol. Soc. Wash., 1979, vol. 46, N 2, p. 171—179.
- Hulínská D. A., Fedoseenko V. M. Studies of the fine structure of the rostellar hooks of *Multiceps endothoracicus* during the ultimate phase of their formation. — Folia parasitologica (Praha), 1977, vol. 24, p. 251—256.
- Jha R. K., Smyth J. D. Ultrastructure of the rostellar tegument of *Echinococcus granulosus* with special reference to biogenesis of mitochondria. — Int. J. Parasitol., 1971, vol. 1, N 2, p. 169—177.
- Jones A. The morphology of *Bothriocephalus scorpii* (Müller) (Pseudophyllidea, Bothriocephalidae) from littoral fishes in Britain. — J. Helminthol., 1975, vol. 49, N 4, p. 251—256.
- Richards K. S., Arme C. The rostellar tegumentary cytoplasm of the metacestode of *Hymenolepis diminuta* (Cyclophyllidea: Cestoda). — Parasitol., 1983, vol. 86, N 1, p. 83—88.
- Smyth J. D. Observations on the scolex of *Echinococcus granulosus* with special reference to the occurrence and cytochemistry of secretory cells in the rostellum. — Parasitol., 1964, vol. 54, N 4, p. 515—526.
- Smyth J. D., Morseth D. J., Smyth M. M. Observations on nuclear secretions in the rostellar gland cells of *Echinococcus granulosus* (Cestoda). — The Nucleus, 1969, vol. 12, p. 47—56.
- Specian R. D., Lumsden R. D. The microanatomy and fine structure of the rostellum of *Hymenolepis diminuta*. — Z. Parasitenkd., 1980, vol. 63, N 1, p. 71—88.
- Thompson R. C. A. Growth, segmentation and maturation of the British horse and sheep strains of *Echinococcus granulosus* in dogs. — Int. J. Parasitol., 1977, vol. 7, N 4, p. 281—285.

- Thompson R. C. A., Dunsmore J. D., Allison R. H. Echinococcus granulosus: secretory activity of the rostellum of the adult cestode in situ in the dog. — Exp. Parasitol., 1979, vol. 48, N 1, p. 144—163.
- Thompson R. C. A., Eckert J. Observations on Echinococcus multilocularis in the definitive host. — Z. Parasitenkd., 1983, vol. 69, N 3, p. 335—346.

ИБПС ДВНЦ АН СССР, Магадан

Поступила 30.04.1986

GLANDULAR SYSTEM OF THE PROBOSCIS IN DILEPIS UNDULA (CESTODA, DILEPIDIDAE)

N. A. Pospekhova, G. P. Krasnoshchekov, L. T. Pluzhnikov

SUMMARY

Fine morphology of the glandular system of young and mature cestodes of *Dilepis undula* is described. Glandular syncytium formed by modified cytons of tegument is located in the proboscis and proboscis sheath. Three types of secretion, cords of the material of moderate density, rod-shaped bodies and vacuoles with dense material, are found in perikaryons, processes of glands and surface syncytium of the proboscis tegument of young cestodes. A new type of secretion, ovoid bodies, appears in mature cestodes. The apical part of the proboscis tegument is a zone of formation and secretion of vacuoles with light granular content. Functional activity of the granular system increases in mature cestodes. A possible functional role of scolex glands in cestodes is discussed.

Вклейка к ст. Н. А. Поспеховой и др.

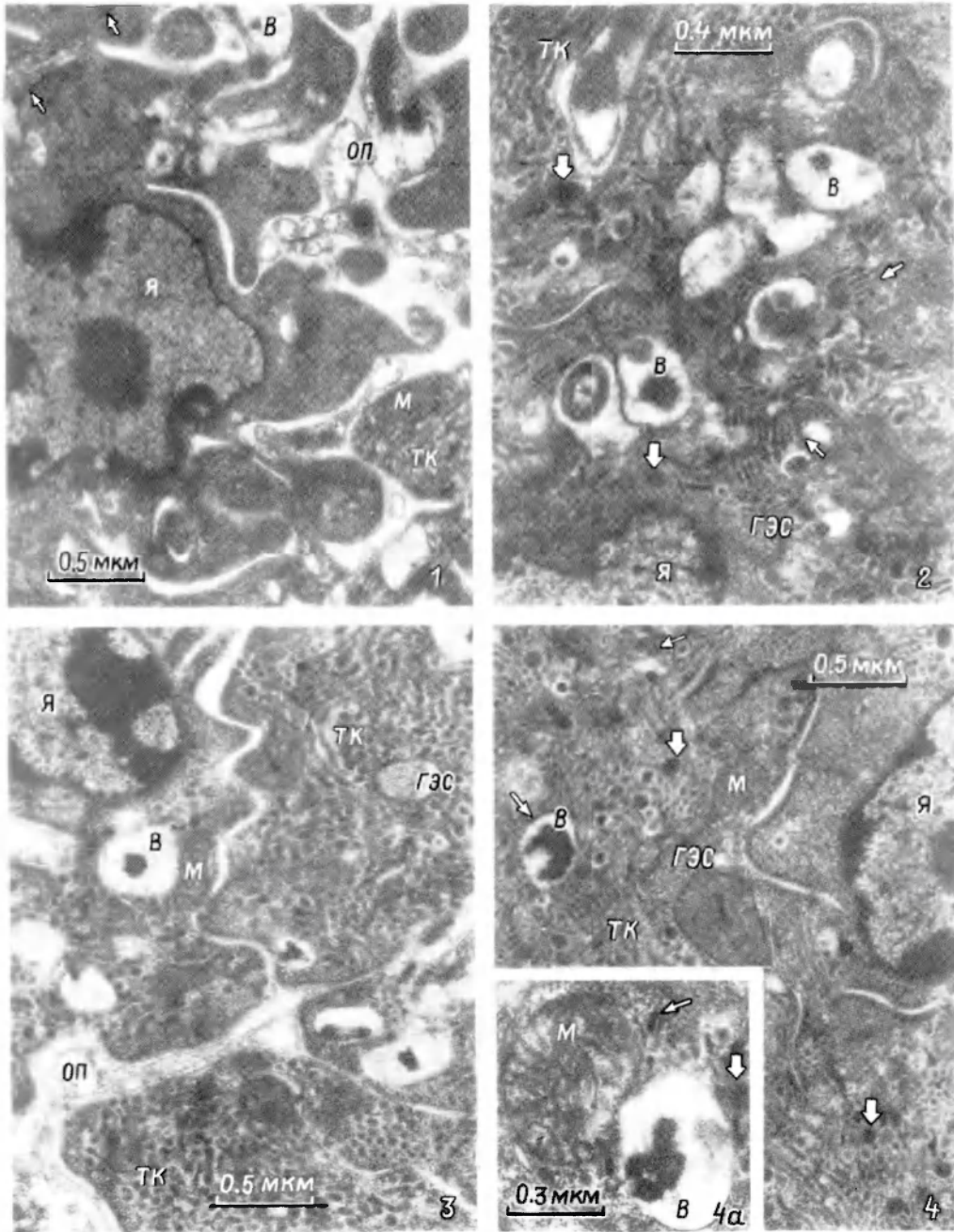


Рис. 2. Морфология железы хоботкового влагалища и центрального отдела железы хоботка молодых и половозрелых *D. undula*.

1 — фрагмент железы хоботкового влагалища молодой цестоды; 2 — то же половозрелой цестоды; 3 — фрагмент центрального отдела железы хоботка молодой цестоды; 4 — то же половозрелой цестоды; 4а — контакт вакуоли и митохондрии. В — вакуоль; ГЭС — гранулярная эндоплазматическая сеть; М — митохондрия; ОП — отростки паренхимных клеток; ТК — тяжи канальцев, содержащих материал умеренной плотности; Я — ядро. Узкие стрелки — палочковидные тельца, широкие — оvoidные тельца.

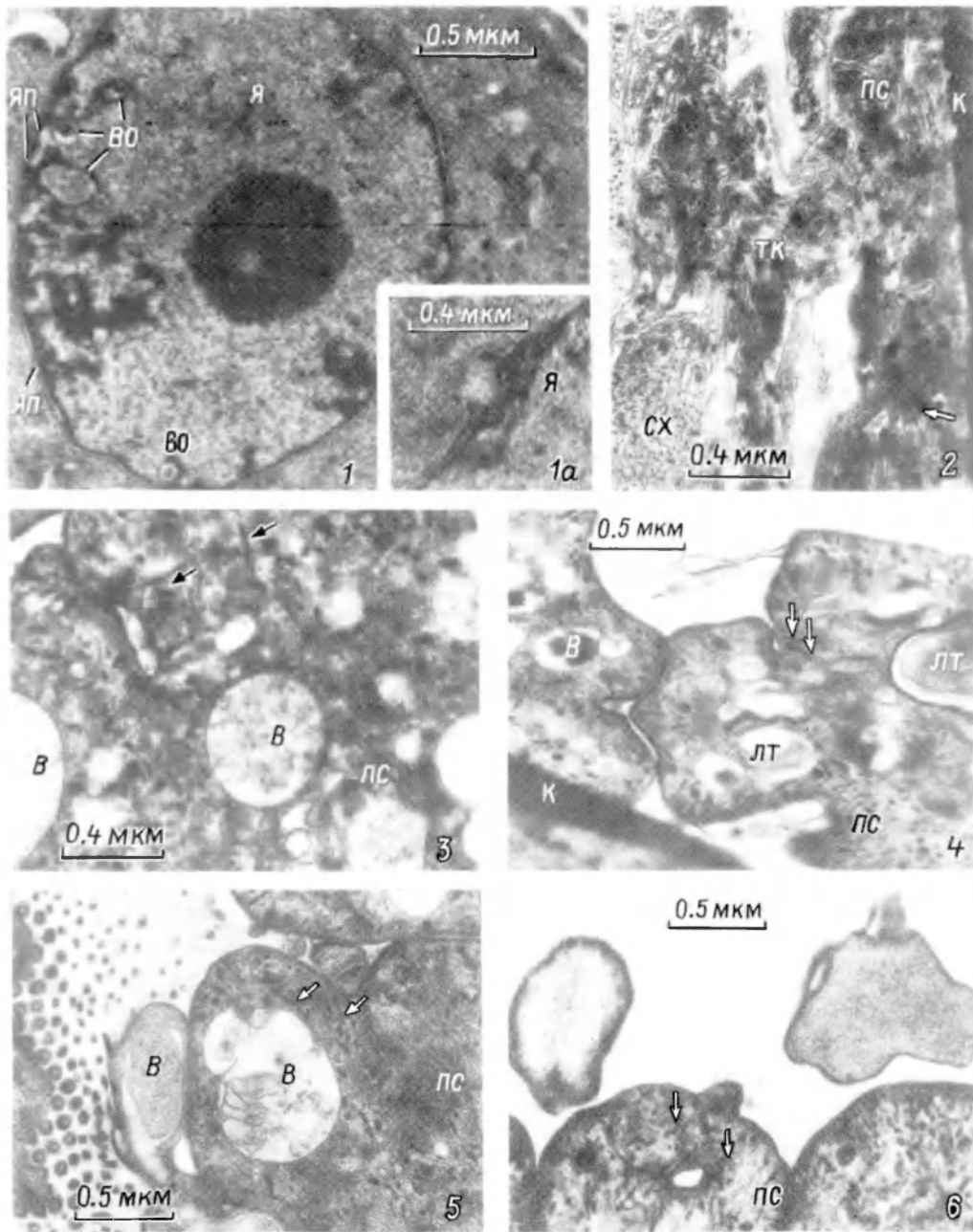


Рис. 3. Морфология апикального отдела железы хоботка и тегумента хоботка молодых *D. undula*.

1 — фрагмент апикального отдела железы хоботка; 1а — выход содержимого внутриядерного образования в цитоплазму; 2 — выход секрета центрального отдела железы хоботка в тегумент; 3 — тегумент апикальной части хоботка; 4 — тегумент хоботка вблизи крючков; 5 — вакуоли в выпячиваниях поверхностного синцития тегумента хоботка; 6 — профили с зернистым содержимым в просвете ретракционного канала. ВО — внутриядерные образования; К — крючок; ЛТ — ламеллярные тельца; ПС — поверхностный синцитий тегумента хоботка; СХ — стенка хоботка; ЯП — ядерные поры.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.