

О ПИТАНИИ ВЕГЕТАТИВНЫХ СТАДИЙ  
MYXOSOMA CEREBRALIS (HOFER, 1903; PLEHN, 1905) (MYXOSPORIDIA)

А. В. Успенская

Институт цитологии АН СССР, Ленинград

В результате цитохимического изучения вегетативных стадий *Myxosoma cerebralis* было выяснено, что, помимо ферментативного расщепления основного вещества хряща хозяина трофозоиты, активно фагоцитируют клетки хряща и, таким образом, имеют два типа питания: внеклеточное переваривание ткани хозяина и внутриклеточное переваривание фагоцитированных клеток хряща.

Вегетативные стадии миксоспоридии *Myxosoma cerebralis*, возбудителя вертежа лососевых, имеют вид мелких многоядерных плазмодиев с псевдоподиями. Они паразитируют в хрящевой ткани молоди лососевых, чаще всего в хряще черепа, а также позвоночника и плавников. В результате жизнедеятельности активноподвижных трофозоитов в хряще образуются пустоты, а поэтому считается, что питание *M. cerebralis* осуществляется путем гистолиза или ферментативного расщепления основного вещества хряща (Hofer, 1903; Plehn, 1924; Шульман, 1966). В недавней обзорной статье Холлиди (Halliday, 1976) по биологии *M. cerebralis* в качестве способа ее питания указывается адсорбция питательных веществ поверхностью трофозоида.

Цитохимические исследования вегетативных стадий *M. cerebralis* проводились на парафиновых срезах голов зараженных мальков радужной форели, фиксированных различными фиксаторами: жидкостями Карнуа, Гелли, Шампи. Применялись следующие цитохимические методики: реакция Фельгена на ДНК, метиловый зеленый-пиронин, по Унна, для дифференцированного выявления ДНК и РНК (контроль РНК' азой), сулемовый бромфеноловый синий для обнаружения общего белка, реак-

ция PAS на полисахариды с контролем амилазой, фиксация, по Шампи, с последующей обработкой  $\text{Na}_2\text{S}$  для выявления капель нейтрального жира.

При просмотре гистологических срезов голов зараженных мальков радужной форели выяснилось, что плазмодии *M. cerebralis*, находящиеся в хряще в пустотах, образовавшихся в результате ферментативного расщепления основного вещества хряща (рис. 1, см. вклейку), активно фагоцитируют хрящевые клетки. На срезах обнаруживалось большое количество плазмодиев с заключенными в фагоцитарную вакуоль еще не переваренными хрящевыми клетками (рис. 2, см. вклейку).

Основное вещество гиалинового хряща, кроме белков, состоит из мукополисахаридов — хондроитинсульфатов А и С (Пирс, 1962; Штрауб, 1965; Pearse, 1968; Лилли 1969). Подробного анализа гиалиновых хрящей молоди радужной форели не производилось. Из растворяющих основное вещество хряща ферментов указываются гиалуронидаза, пектиназа, полигалактуронидаза, хондромуциназа (Пирс, 1962; Штрауб, 1965; Pearse, 1968; Лилли, 1969).

Трофозонты *M. cerebralis*, таким образом, имеют два способа питания: внеклеточное переваривание основного вещества хряща с помощью выделения наружу соответствующих ферментов и усвоения продуктов расщепления путем пиноцитоза или осмоса и, кроме того, фагоцитирование целых клеток хряща и внутриклеточное их переваривание в фагоцитарной вакуоли.

Как показали цитохимические исследования в теле трофозонтов обнаруживаются значительные запасы полисахаридов, представленных мелкой зернистостью и крупными глыбками PAS положительного материала, целиком убирающегося 1%-м раствором  $\alpha$ -амилазы при pH 5,6, а также мелкие капли нейтрального жира, чернящиеся с помощью реактива Шампи с  $\text{Na}_2\text{S}$ . Сулемовым бромфеноловым синим интенсивно окрашивается цитоплазма плазмодия. У тех плазмодиев, внутри которых начался спорогенез, споробласты красятся интенсивнее, чем остальная цитоплазма. Сильно окрашивается цитоплазма плазмодиев пиронином по методике Унна, что указывает на наличие в цитоплазме РНК. Окраска почти полностью снимается с помощью РНК'азы. Во время спорогенеза, видимо, требуется усиление синтеза белков. Как и у других видов микоспоридий, ДНК в ядрах располагается по их периферии, а центр занят крупной нуклеолой.

Локализуясь внутри хрящевой ткани, плазмодии *M. cerebralis* являются типичными анаэробами. Для различных эндопаразитов хорошо известно, что, обитая в анаэробных условиях, они получают необходимую для жизнедеятельности энергию главным образом в результате анаэробного расщепления углеводов. Поэтому они запасают углеводов (гликоген и близкие к нему), а жир и белки, как правило, в этих условиях не используются (Brand, 1952; Марков, 1950, 1958, 1961; Пальм, 1967, 1968; Гинецинская, 1968, и др.). Как материал для синтеза гликогена они используют сахара, получаемые из пищи. В результате анаэробного расщепления углеводов в качестве одного из конечных продуктов образуется нейтральный жир. При его синтезе из организма удаляются вредные продукты обмена (Иванов, 1950; Brand, 1952; Марков, 1958; Пальм, 1967, 1968, и др.).

Эти сведения проливают свет на обмен *M. cerebralis*. Расщепляя основное вещество хряща и фагоцитируя хрящевые клетки, плазмодии получают и сахара, и аминокислоты. Находясь в анаэробных условиях, они запасают углеводы — полисахариды, близкие к гликогену, — в качестве основного источника энергии. Капельки нейтрального жира могут быть конечным продуктом этого обмена.

#### Л и т е р а т у р а

- Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы и эволюция. Л.: 1—411.
- Иванов И. И. 1950. Биохимия гельминтов. — Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, IV: 130—166.
- Лилли Р. 1969. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: 1—645.
- Марков Г. С. 1950. Гликоген и жир у некоторых гельминтов в зависимости от условий их существования. — ДАН СССР, 74 (1): 165—167.
- Марков Г. С. 1958. Физиология паразитов рыб. — В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Изд. ЛГУ: 122—144.
- Марков Г. С. 1961. О типах обмена веществ паразитических червей. — Уч. зап. Сталингр. гос. пед. ин-та, 13: 90—100.
- Пальм В. 1967. Запасные питательные вещества — гликоген и жир — у гельминтов и зависимость их накопления от различных биологических и экологических факторов. Автореф. дис. Л.: 1—16.
- Пальм В. 1968. Сравнительное изучение запасных питательных веществ — жира и гликогена — у трех видов трематод из ужей. — Тр. Астрах. заповедника, 11: 114—121.
- Пирс Э. 1962. Гистохимия. 2-е изд. М.: 1—963.
- Штрауб Ф. Б. Биохимия. 1965. Будапешт: 1—772.
- Шульман С. С. 1966. Микоспоридии фауны СССР. М.—Л.: 1—504.
- Brand Th. 1952. Chemical physiology of endoparasitic animals, Acad. Press. N. Y.: 1—339.
- Halliday M. M. 1976. The biology of *Myxosoma cerebralis* the causative organism of whirling disease of salmonides. — J. fish biol., 9 (4): 339—357.

- H o f e r B. 1903. Die Drehkrankheit der Regenbogenforelle. — Alg. Fisch. Ztg. 28,  
1: 7—8.  
P l e h n M. 1924. Praktikum der Fischkrankheiten. : 1—300.  
P e a r s e E. 1968. Histochemistry. London : 1—963.

THE MODE OF NUTRITION OF VEGETATIVE STAGES OF MYXOSOMA  
CEREBRALIS HOFER 1903 (PLEHN, 1905) (MYXOSPORIDIA)

A. V. Uspenskaja

S U M M A R Y

It has been established that the vegetative stages of *Myxosoma cerebralis* actively phagocytate cartilaginous cells in addition to the fermentative delamination of the main substance of the cartilage. *M. cerebralis* is a typical anaerobe which provides itself with a considerable amount of carbohydrates. Drops of fat in the cytoplasm of plasmodium are apparently a final product of anaerobic metabolism.

---

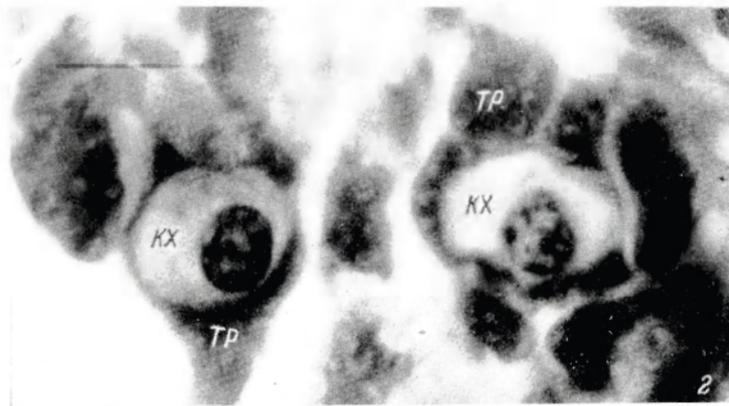
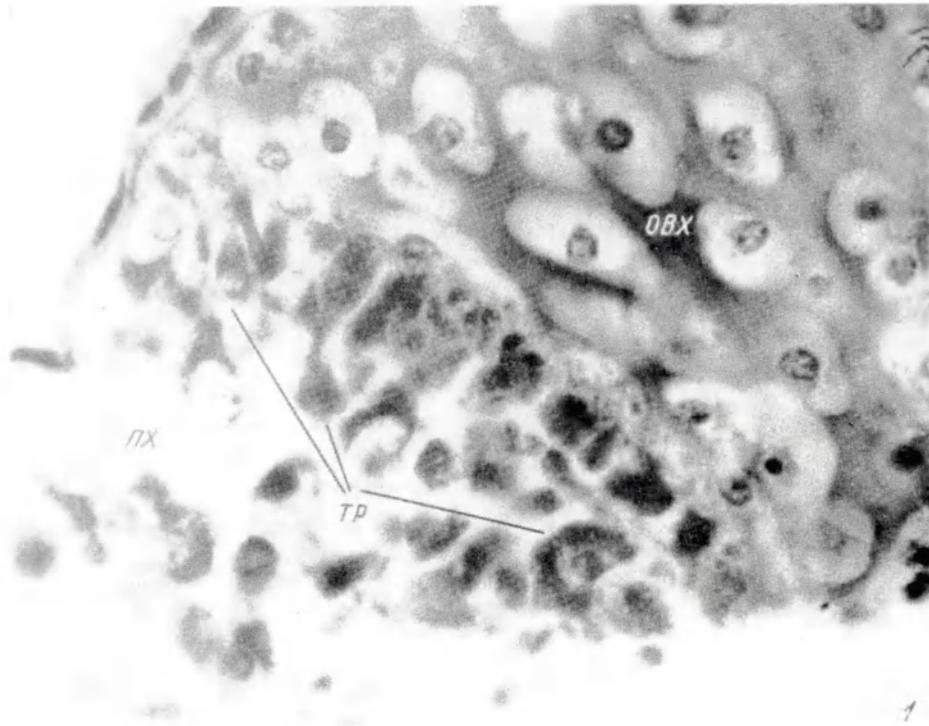


Рис. 1. Полость (ПХ), образовавшаяся в результате ферментативного расщепления основного вещества хряща (ОВХ) фореи трофозонтами (ТР) *Myxosoma cerebralis*.

Рис. 2. Фагоцитирование клеток хряща (КХ) трофозонтами (ТР) *Myxosoma cerebralis*.