

УДК 576.895.121 : 591.4

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОХИМИЯ ЖЕЛЕЗ ПРОНИКНОВЕНИЯ ОНКОСФЕР НЕКОТОРЫХ ЦИКЛОФИЛЛИДЕЙ

В. А. Кашин

Изучена ультраструктура и гистохимия желез проникновения онкосфер нескольких видов цестод сем. Dilepididae и Hymenolepididae. Обсуждаются некоторые вопросы функциональной морфологии желез проникновения и их секреторного продукта.

В настоящее время в онкосферах циклофиллидей выделяют до трех типов железистых или секреторных клеток (Кашин, Плужников, 1983; Swiderski, 1983). Среди них особенное внимание привлекают железы проникновения, являющиеся одной из важнейших ценогенетических структур на постэмбриональной стадии развития. Впервые их наличие в интактных онкосферах *Moniezia expansa*, *Choanotaenia infundibula* и *Hymenolepis* spp. было показано Рейдом (Reid, 1948) с помощью окраски сульфатом нильского голубого и нейтральным красным. В последующие годы железы проникновения явились объектом многочисленных исследований, выполненных как на светооптическом, так и на электронно-микроскопическом уровнях (Lethbridge, 1980; Fairweather, Threadgold, 1981; Schramlova, Blazec, 1982). Получены доказательства наличия желез проникновения и в онкосферах псевдофиллидей (Kuperman, Davydov, 1981).

Тем не менее имеющиеся в литературе сведения весьма противоречивы. Это касается как чисто морфологических, так и морфофункциональных аспектов. Так, например, отсутствует какая-либо единая концепция химического состава секреторного продукта желез проникновения. У одних и тех же видов тениид он описывается и как ШИК-положительный, т. е. содержащий нейтральные полисахариды (Silverman, Maneely, 1955; Barker, 1970), и как АС-положительный, т. е. образованный кислыми мукополисахаридами (Heath, 1974). Сходные наблюдения сделаны и для желез проникновения онкосфер *Hymenolepis diminuta* (Holmes, Fairweather, 1982).

Важность желез проникновения следует из простого перечисления приписываемых им функций: адгезия онкосфер к слизистой кишечника промежуточного хозяина, предохранение онкосфер от пищеварительных энзимов промежуточного хозяина, лизис тканей хозяина в процессе миграции онкосфер, «смазка» пути продвижения онкосфер через ткани хозяина (Lethbridge, 1980).

В настоящей работе приведены наблюдения по ультраструктуре и гистохимии желез проникновения онкосфер 9 видов цестод сем. Dilepididae и 11 видов цестод сем. Hymenolepididae (см. таблицу), промежуточными хозяевами которых являются водные беспозвоночные. Выбор объектов для работы был продиктован двумя основными соображениями: практическим отсутствием сведений о железах проникновения видов, использующих различные таксоны водных беспозвоночных в качестве промежуточных хозяев, и возможностью получения материала для сравнительного анализа по многим видам одновременно (работы такого рода в литературе отсутствуют).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на Чаунском стационаре ИБПС ДВНЦ АН СССР в 1981—1983 гг. Окончательными хозяевами исследованных видов цестод являются различные кулики, утиные и чайки, промежуточными хозяевами — олиго-

Наличие кислых (АС+) и нейтральных (ШИК+) полисахаридов в железах проникновения онкосфер цестод сем. Dilepididae и Hymenolepididae

Сем. Dilepididae			Сем. Hymenolepididae		
вид	АС+	ШИК+	вид	АС+	ШИК+
<i>Anomotaenia laevigata</i> (Rudolphi, 1819)	+	++	<i>Aploparaksis bulbocirrus</i> Deblock et Raush, 1968	++	++
<i>Anomotaenia microphallos</i> (Krabbe, 1869) Fuhrman, 1908	+++	—	<i>Aploparaksis polystictae</i> Schiller, 1955	—	++
<i>Anomotaenia tringae</i> (Burt, 1940) Sandeman, 1959	+	+	<i>Aploparaksis raushi</i> Webster, 1955	+++	—
<i>Dichoanotaenia bacciliger</i> (Krabbe, 1869) Fuhrman, 1908	+++	+	<i>Aploparaksis retroversa</i> Spassky et Gubanov, 1961	+++	—
<i>Dichoanotaenia tundra</i> Spassky et Konovalov, 1967	++	—	<i>Dicranotaenia coronula</i> (Dujardin, 1845) Raillet, 1892	—	++
<i>Dictymetra nymphae</i> (Schränk, 1790)	—	++	<i>Dicranotaenia fallax</i> (Krabbe, 1869) Yamaguti, 1959 sensu Schiller, 1955	+	++
<i>Paricterotaenia porosa</i> (Rudolphi, 1810)	+++	+	<i>Microsomacanthus microskrjabini</i> Spassky et Jurpalova, 1964	+	++
<i>Platiscoplex ciliata</i> (Rudolphi, 1810)	+	++	<i>Microsomacanthus spiralibursata</i> Czaplinski, 1956	++	—
<i>Trichocephaloides megaloccephala</i> (Krabbe, 1869)	++	++	<i>Wardium pacificum</i> Spassky et Jurpalova, 1968	++	++
			<i>Wardium pararetracta</i> Regel et Bondarenko, 1982	—	++

Примечание. Отрицательная реакция — минус; слабая положительная реакция — один плюс, умеренная — два, высокая — три плюса.

хеты и водные членистоногие (ракообразные и личинки насекомых). Исследование проводили в основном на содержащих зрелые яйца маточных члениках цестод. О зрелости онкосфер судили по их подвижности при наблюдении выделенных в воду яиц под световым микроскопом.

Для световой микроскопии маточные членики, содержащие яйца, фиксировали в жидкости Буэна, обезвоживали и заливали в парафин. Серийные срезы толщиной 7—10 мкм окрашивали альциановым синим—ШИК по методу Моури (Лилли, 1969) с последующей докраской ядер гематоксилином по Эрлиху.

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 OsO₄ на ацетат-вероналовом буфере по Колфилду. Пакеты яиц *Microsomacanthus microskrjabini* фиксировали целиком. Материал обезвоживали и заливали в эпон или в 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. Было исследовано по 30—50 экз. онкосфер каждого вида.

Онкосферы *Trichocephaloides megaloccephala*, *Microsomacanthus microskrjabini* и *Wardium pacificum* исследованы как с применением электронной микроскопии, так и с помощью гистохимической окраски, онкосферы *Tschertkovilepis krabbei* (Kowalewsky, 1894) — с применением только электронной микроскопии, что связано со сравнительной редкостью этого вида и отсутствием возможности получения репрезентативного материала для гистохимического исследования. Железы проникновения остальных видов изучали гистохимически.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты гистохимического изучения желез проникновения зрелых онкосфер приведены в таблице. Вариации окраски в зависимости от зрелости онкосфер будут рассмотрены в обсуждении.

При светооптическом исследовании железы проникновения всех изученных видов онкосфер представляют собой многоядерный симпласт подковообразной

формы — две крупные доли, содержащие ядра, соединяются в базальной части. Апикальные части долей разделены на несколько каналов, открывающихся между медианными и латеральными крючьями (рис. 1, 1; см. вкл.). Ниже представлены данные электронно-микроскопического изучения желез проникновения.

Trichocephaloides megaloccephala. Ядра железы крупные, овальные, размером в среднем 3.4×2.5 мкм (рис. 2, 1; см. вкл.). Кариоплазма светлая, содержит мелкие скопления хроматина, распределенные достаточно равномерно. Имеется эксцентрично расположенное, крупное ядрышко. Ядерная оболочка обычного строения с хорошо выраженными порами.

Цитоплазма содержит большие количества свободных рибосом и полисом. Гранулярная эндоплазматическая сеть (ГЭС) хорошо развита. Комплекс Гольджи (КГ) слабо выражен, в виде немногочисленных, неправильной формы пузырьков. Митохондрии овальные или округлые, размером до 0.25 мкм, с матриксом умеренной плотности и четкими кристами.

Наряду с клеточными органеллами значительная часть перикариона желез проникновения заполнена овальными и палочковидными гранулами размером в среднем 0.7×0.5 мкм (рис. 2, 1, 2). Содержимое гранул представляет собой тонкогранулярный материал различной плотности. Армированные микротрубочками отростки желез проникновения, находящиеся в синцитиальной связи с зародышевым тегументом и являющиеся протоками железы, также содержат гранулы. Выделяются два типа отростков, имеющих одинаковое строение, но различные размеры и локализацию. Первые — это крупные, диаметром 1.1—1.0 мкм, локализующиеся у зародышевых крючьев и содержащие массу секреторных гранул (рис. 2, 2). Вторые — локализующиеся в других участках онкосферы (рис. 2, 3) — имеют диаметр 0.3 мкм и содержат единичные секреторные гранулы.

Microsomacanthus microskrabini. Ядра железы овальные, размером 2.2×1.6 мкм, содержат крупное ядрышко умеренной электронной плотности и мелкие скопления хроматина, расположенные преимущественно у ядерной оболочки (рис. 2, 4; см. вкл.). В цитоплазме отмечаются многочисленные рибосомы и полисомы. ГЭС хорошо развита и представлена полями упорядоченно расположенных длинных канальцев. Митохондрии немногочисленные, удлиненной формы, размером около 0.7×0.3 мкм. Имеется КГ в виде пузырьков овальной формы.

Цитоплазматические отростки, являющиеся протоками железы, организованы так же, как и у *T. megaloccephala*. Диаметр первых, более крупных и локализованных у зародышевых крючьев (рис. 2, 5), составляет около 0.75 мкм, вторых — примерно в 2—3 раза меньше (рис. 2, 6).

В цитоплазме желез содержатся многочисленные секреторные гранулы. В отличие от секрета желез *T. megaloccephala* их можно разделить на два типа. Крупные гранулы первого типа имеют овальную или удлиненную форму и размеры около 0.4×0.2 мкм. Они содержат мелкогранулярный материал умеренной электронной плотности и выявляются в основном в апикальных участках железы проникновения (рис. 2, 5), а также в зародышевом тегументе вблизи эмбриональных крючьев (рис. 2, 7). Гранулы второго типа значительно мельче, 0.15×0.2 мкм. Содержимое их имеет высокую электронную плотность, располагается иногда несколько эксцентрично. В основном такие гранулы расположены в базальной части железы, у ядер (рис. 2, 4) и вблизи ее мелких боковых протоков (рис. 2, 6). Кроме органелл и секреторных гранул, в цитоплазме желез отмечаются отдельные крупные капли липидов.

Tschertcovilepis krabbei. Железы проникновения онкосфер этого вида по своей морфологии в основном сходны с рассмотренными выше. Это также многоядерный симпласт с цитоплазматическими отростками двух типов (диаметром 0.4 и 0.2 мкм соответственно), являющимися протоками железы (рис. 1, 2, 3). Ядра железы овальной формы, размером 1.9×1.4 мкм. Они содержат эксцентрично расположенное ядрышко и многочисленные скопления хроматина. ГЭС и КГ хорошо развиты. Митохондрии немногочисленные, овальные, размером 0.56×0.36 мкм.

В цитоплазме железы и ее отростках расположены мелкие секреторные гра-

нулы (рис. 1, 3), средние размеры которых 0.14 мкм. Содержимое гранул представляет собой материал высокой электронной плотности, между наружной мембраной и матриксом имеется светлое пространство. Немногочисленные гранулы выявляются также в цитоплазме зародышевого тегумента.

Wardium pacificum. Ядра желез проникновения онкосфер этого вида имеют овальную форму и размеры 2.2×1.4 мкм (рис. 1, 4). Кариоплазма содержит крупное, эксцентрично расположенное ядрышко и многочисленные скопления хроматина. В цитоплазме имеется множество свободных рибосом и полисом. ГЭС хорошо развита, КГ выражен слабо. Митохондрии единичные.

Многочисленные секреторные гранулы высокой электронной плотности имеют овальную форму и размеры 0.25×0.30 мкм (рис. 1, 4, 5, 7). Плотность их содержимого варьирует, но в незначительных пределах. Гранулы в большом количестве находятся в цитоплазме зародышевого тегумента (рис. 1, 7) и в протоках железы (рис. 1, 5). Протоки, организованные аналогично рассмотренным выше, также разделяются на два типа (рис. 1, 5, 6). Диаметр открывающихся у зародышевых крючков составляет 0.45 мкм, у локализующихся в других участках онкосферы — 0.20 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение цитоморфологии желез проникновения онкосфер *T. megaloccephala*, *M. microskrabini*, *T. krabbei*, *W. pacificum* показало, что их строение достаточно типично для циклофиллидей и существенно не отличается от изученных ранее (Lethbridge, 1980; Fairweather, Thredgold, 1984). Во всех случаях это многоядерный симпласт с цитоплазматическими отростками, организованными как протоки железистых клеток. Они имеют канал, содержащий большое количество упорядоченно расположенных микротрубочек, просвет которого сохраняется даже в отсутствие транспорта секреторного продукта. До недавнего времени считалось, что железы имеют протоки, открывающиеся у зародышевых крючков, однако в последнее время появились сообщения о наличии дополнительных протоков и в других участках онкосферы (Кашин, Плужников, 1983). Данное исследование подтверждает предыдущие наблюдения и существенно расширяет круг видов, имеющих эти структуры.

В зародышевом тегументе онкосфер *M. microskrabini*, *T. krabbei*, *W. pacificum* выявляется секрет, аналогичный содержащемуся в цитоплазме желез проникновения и в их протоках. Количество секреторного продукта не столь велико, как у онкосфер *Fimbriaria fasciolaris* (Кашин, Плужников, 1983), однако выделение его также имеет место еще до выхода яиц во внешнюю среду, а не только в процессе миграции онкосфер (Lethbridge, 1980).

Лишь в железах проникновения онкосфер *M. microskrabini* отмечено наличие двух, достаточно четко различимых типов секреторных гранул. В железах онкосфер других трех видов имеются гранулы одного типа. В то же время окрашивание желез проникновения в стандартных условиях по методу АС—ШИК показало, что существуют по крайней мере три возможных варианта распределения нейтральных полисахаридов и кислых мукополисахаридов в этих структурах. Железы проникновения зрелых онкосфер могут содержать эти продукты в следующих сочетаниях: 1) только нейтральные полисахариды, 2) только кислые мукополисахариды, 3) нейтральные полисахариды и кислые мукополисахариды одновременно. Эти данные наряду с имеющимися сообщениями о наличии материала как той, так и другой химической природы в железах проникновения онкосфер *H. diminuta* (Holmes, Fairweather, 1982) и некоторых тенииид (Silverman, Maneely, 1955; Barker, 1970; Heath, 1971) позволяют сделать следующие предположения.

Нейтральные полисахариды и кислые мукополисахариды являются веществами, достаточно близкими по своим физиологическим функциям. Как те, так и другие полифункциональны и могут быть ответственны за ряд приписываемых секрету желез проникновения функций (литическую, адгезивную, иммуногенную и др.). Поэтому вполне объяснимо наличие в материале секрета какого-либо одного класса полисахаридов. В то же время нейтральные полисахариды могут являться лишь промежуточным звеном синтеза кислых мукополисахаридов.

ридов. Так, железы проникновения онкосфер *A. tringae*, *D. bacilligera*, *P. porosa*, *P. ciliata*, *T. megaloccephala*, *D. fallax* на ранних стадиях развития давали ШИК-положительную реакцию и лишь у зрелых онкосфер нейтральные полисахариды либо практически полностью заменялись на кислые (*P. porosa*, *D. bacilligera*), либо кислые мукополисахариды начинали выявляться в виде отдельных АС-положительных гранул на фоне характерного для нейтральных полисахаридов ШИК-положительного окрашивания.

Таким образом, отмеченное ранее для желез проникновения онкосфер *H. diminuta* (Pence, 1970), *H. nana* (Fairweather, Threadgold, 1981), *H. citelli* (Collin, 1969), *Taenia saginata* (Schramlova, Blazec, 1982) и для исследованных нами онкосфер *M. microskrjabini* наличие двух морфологически отличных типов секреторных гранул может отражать либо состояния одного и того же материала, либо — присутствие двух типов секреторного продукта, различных по своей химической природе и, возможно, функциональному действию.

Весьма интересным представляется наличие большого количества протоков желез проникновения, выявляемых по всей поверхности онкосфер у исследованных нами видов и описанное ранее для онкосфер *F. fasciolaris* (Кашин, Плужников, 1983). Секрет, выделяемый через протоки, открывающиеся у зародышевых крючков, может действовать в период миграции онкосфер в промежуточном хозяине, т. е. вначале способствует адгезии (фиксации) онкосфер к кишечному эпителию, а затем и проникновению онкосфер в целомическую полость, тем более что Мочзон (Moczon, 1977b) описал разбухание и разрушение тканей промежуточного хозяина, находившихся в тесном контакте с веществом желез проникновения, несмотря на отсутствие в их секрете гиалуронидазы и коллагеназы (Moczon, 1977a).

Дополнительные протоки желез проникновения могут иметь существенное значение на начальных этапах лярвогенеза, когда первостепенной становится функция защиты против макрофагальной реакции хозяина. Мы неоднократно наблюдали образование мощного полисахаридного бордюра на поверхности онкосфер, проникших в целом беспозвоночных промежуточных хозяев. Множественность протоков желез проникновения может обеспечивать одновременное выделение веществ, обладающих защитными свойствами на поверхность всей онкосферы.

Л и т е р а т у р а

- К а ш и н В. А., П л у ж н и к о в Л. Т. Цитоморфология зрелых яиц цестоды *Fimbriaria fasciolaris* (Cestoidea, Hymenolepididae). — Паразитология, 1983, т. 17, вып. 6, с. 431—436.
- К у п е р м а н Б. И., Д а в ы д о в В. Г. (K u p e r m a n B. I., D a v y d o v V. G.). — The fine structure of glands of oncospheres, procercoids and plerocercoids of *Pseudophyllidea* (Cestoidea). — Int. J. Parasitol., 1981, vol. 12, N 2/3, p. 135—144.
- Л и л л и Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М., Мир, 1969. 645 с.
- B a r k e r I. K. The penetration of oncospheres of *Taenia pisiformis* into the intestine of the rabbit. — Canad. J. Zool., 1970, vol. 46, N 6, p. 1329—1332.
- C o l l i n W. K. The cellular organization of hatched oncospheres of *Hymenolepis citelli* (Cestoda: Cyclophyllidea). — J. Parasitol., 1969, vol. 55, N 1, p. 149—166.
- F a i r w e a t h e r I., T h r e a d g o l d L. T. *Hymenolepis nana*: the fine structure of the penetration gland and nerve cells within the oncosphere. — Parasitol., 1981, vol. 82, N 3, p. 445—458.
- H e a t h D. D. The migration of oncospheres of *Taenia pisiformis*, *T. serialis* and *Echinococcus granulosus* within the intermediate host. — Int. J. Parasitol., 1971, vol. 1, N 2, p. 145—152.
- H o l m e s S. D., F a i r w e a t h e r I. *Hymenolepis diminuta*: the mechanism of egg hatching. — Parasitol., 1982, vol. 85, N 2, p. 237—250.
- L e t h b r i d g e R. S. The biology of oncospheres of cyclophyllidean cestodes (Review article). — Helminth. Abstr., series A, 1980, vol. 49, N 2, p. 60—72.
- М о с з о н Т. Negative results of biochemical tests for collagenase and hyaluronidase activities in extracts of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) oncospheres and *Nippostrongylus muris* (Nematoda) invasive larvae. — Bull. l'Acad. Polon. Sci., 1977a, N 25, p. 479—481.
- М о с з о н Т. Penetration of *Hymenolepis diminuta* oncospheres across the intestinal tissues of *Tenebrio molitor* beetles. — Bull. l'Acad. Polon. Sci., 1977b, N 25, p. 531—535.
- P e n c e D. B. Electron microscope and histochemical studies on the eggs of *Hymenolepis diminuta*. — J. Parasitol., 1970, vol. 56, N 1, p. 84—97.

- Reid W. M. Penetration glands in cyclophyllidean oncospheres. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1948, N 67, p. 177—182.
- Schrámlová J., Blázek K. Ultrastructure of the hatched and unhatched oncospheres of *Taenia saginata*. — Folia Parasitol., 1982, vol. 29, N 1, p. 45—50.
- Silverman P. H., Manuely R. B. Studies on the biology of some tapeworms of the genus *Taenia*. 111. The role of the secreting gland of the hexacanth embryo in the penetration of the intestinal mucosa of the intermediate host and some of its histochemical reaction. — Ann. Trop. Med. and Parasitol., 1955, vol. 49, p. 326—330.
- Swiderski Z. *Echinococcus granulosus*: hook-muscle systems and cellular organization of infective oncospheres. — Int. J. Parasitol., 1983, vol. 13, N 3, p. 289—299.

Институт биологических проблем
Севера ДВНЦ АН СССР, Магадан

Поступила 5 III 1984

COMPARATIVE MORPHOLOGY AND HYSTOCHEMISTRY OF PENETRATION GLANDS OF ONCOSPHERES OF SOME SPECIES OF CYCLOPHILLIDS

V. A. Kashin

SUMMARY

Ultrastructure and histochemistry of penetration glands of oncospheres of some cestodes belonging to the families Dilepididae and Hymenolepididae, which use aquatic invertebrates as intermediate hosts, were studied. Electron microscopy studies of penetration glands of oncospheres of *Trichocephaloides megalcephala*, *Microsomacanthus microskrjabini*, *Tschertkovilepis krabbei* and *Wardium pacificum* have shown that they are multinuclear symplast with cytoplasmatic processes organized as ducts of mucus-secreting cells. There are two types of ducts which differ in size and localisation. Secretion of glands excreted through large ducts opening near embryonal hook can function during the migration period of oncospheres as substrate possessing adhesive and litic properties. Numerous smaller ducts on the surface of oncospheres can provide simultaneous excretion of substances possessing protective properties against macrophagal reaction of the host at the initial stages of larvogenesis.

Histochemical PAS staining of penetration glands of 19 species of oncospheres has shown that there are three possible ways of distribution of polysaccharides in these structures: 1) only neutral, 2) only acid, 3) neutral and acid simultaneously. The obtained data suggest that in some cases neutral polysaccharides are only intermediate links in the synthesis of acid mucopolysaccharides.

Вклейка к ст. В. А. Кашина

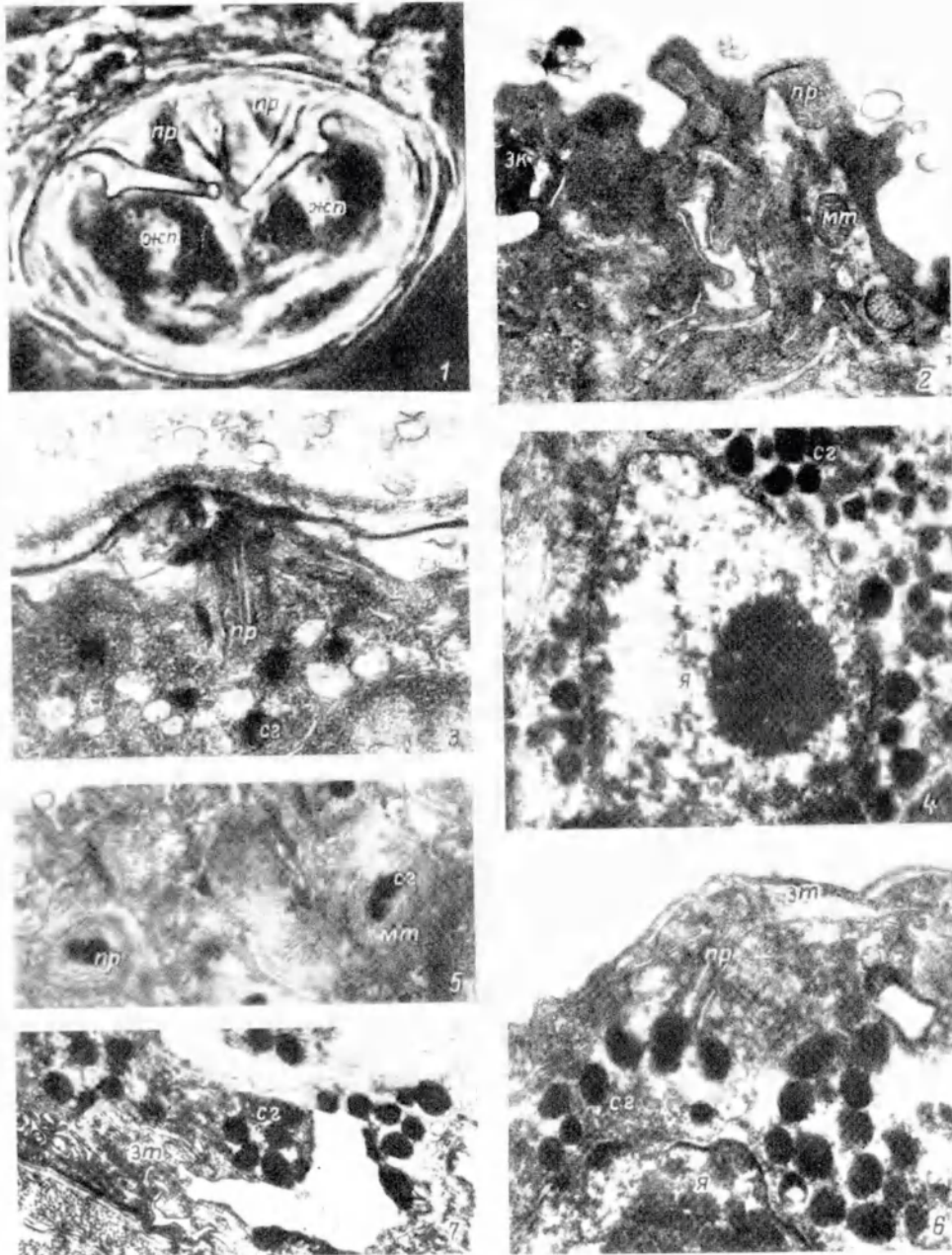


Рис. 1. Морфология желез проникновения зрелых онкосфер.

1 — железа проникновения онкосферы *P. rogosa* (фазовый контраст, ув. 1000); 2 — протоны железы проникновения онкосферы *T. krabbei* (ув. 16 000); 3 — боковой проток железы проникновения онкосферы *W. pacificum* (ув. 33 000); 4 — участок железы проникновения онкосферы *W. pacificum* (ув. 16 000); 5 — протоны железы проникновения онкосферы *W. pacificum* (ув. 15 000); 6 — боковой проток железы проникновения онкосферы *W. pacificum* (ув. 20 000); 7 — участок цитоплазмы зародышевого тегумента онкосферы *W. pacificum* с секреторными гранулами (ув. 16 000). ЖП — железа проникновения.

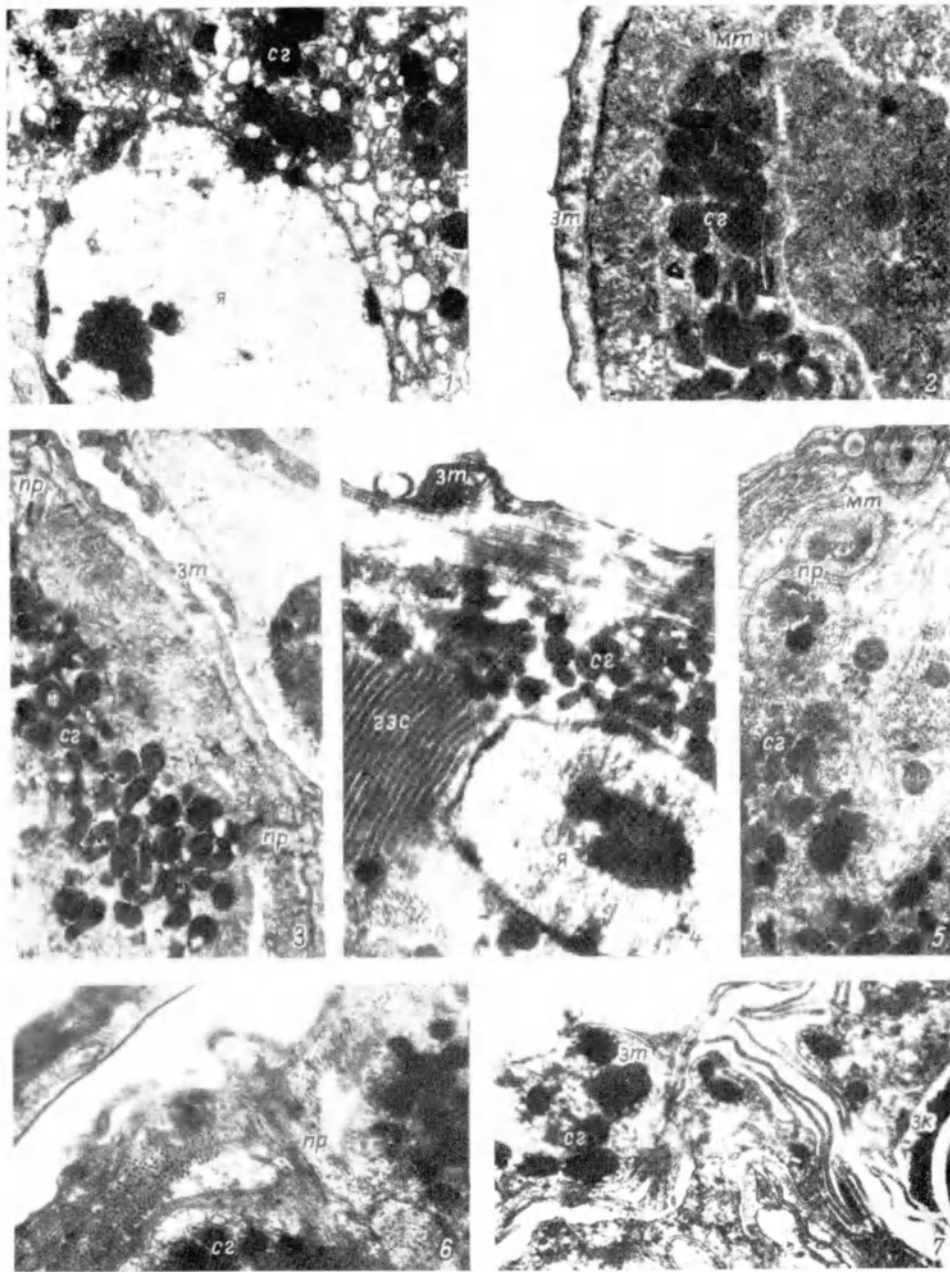


Рис. 2. Морфология желез проникновения зрелых онкосфер.

1 — участок железы проникновения онкосферы *T. megalocephala* (ув. 10 000); 2 — проток железы проникновения онкосферы *T. megalocephala* (ув. 15 000); 3 — участок железы проникновения онкосферы *T. megalocephala* с двумя боковыми протоками (ув. 11 000); 4 — участок железы проникновения онкосферы *M. microskrjabini* (ув. 20 000); 5 — проток железы проникновения онкосферы *M. microskrjabini* (ув. 15 000); 6 — боковой проток железы онкосферы *M. microskrjabini* (ув. 17 000); 7 — участок цитоплазмы зародышевого тегумента онкосферы *M. microskrjabini* с гранулами секрета (ув. 18 000). ГЭС — гранулярная эндоплазматическая сеть, ЗК — зародышевые крючья, ЗТ — зародышевый тегумент, МТ — микротрубочки, ПР — протоки железы, СГ — секреторные гранулы, Я — ядро.
Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.