

УДК 576.893.19 : 597.5

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ МИКСОСПОРИДИИ—РЫБЫ

Н. М. Пронин, С. В. Пронина

Проведен сравнительный анализ характера взаимоотношений в пяти паразитарных системах миксоспоридии—рыбы: *Myxobolus mülleri*—*Perca fluviatilis*, *Myxobolus ellipsoides*—*Phoxinus phoxinus*, *Henneguya zschokkei*—*Coregonus autumnalis migratorius*, *Henneguya cerebralis*—*Thymalus arcticus nigrescens*, *Sphaerospora pectinacea*—*Perca fluviatilis*.

Обобщая литературные данные по патогенезу при инвазионных заболеваниях рыб, Лопухина и Успенская (1972) отметили весьма незначительное количество работ по патологии отдельных органов, тканей и клеток рыб, в которых локализуются паразиты, подчеркнув значение их для выявления более четкой и специфической картины воздействия паразитов на рыб и ответной реакции последних. В особенности это относилось и относится к изучению морфологических и гистохимических аспектов взаимодействия в системах паразит—рыба. Такие работы, помимо практического значения, позволяют решать вопросы эволюции конкретных паразитарных систем.

Поэтому наряду с исследованиями по экологической паразитологии мы стали использовать гистоморфологические и гистохимические методы для выявления взаимоотношений в паразитарных системах. С 1972 г. мы изучали взаимные реакции ленточных червей отряда Pseudophyllidea с облигатными и факультативными хозяевами (16 видов рыб) из водоемов бассейна оз. Байкал и смежных территорий. Основные результаты этих работ отражены в серии публикаций (Пронина, 1977; Пронин, Пронина, 1979, 1981, и др.). Наряду с этим проводилось изучение микропатоморфологии у рыб при некоторых миксоспоридиозах. Результаты этих исследований и представлены в данной работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Микроморфологическое изучение вегетативных стадий, особенностей инкапсуляции миксоспоридий и характер патологических изменений в тканях, где локализуются паразиты, проведено на рыбах из водоемов бассейна оз. Байкал и при экспериментах по выживаемости их при кислородном голодании. Исследованы жабры годовиков окуня *Perca fluviatilis* при заражении *Myxobolus mülleri*, гольяна *Phoxinus phoxinus* при заражении *Myxobolus ellipsoides*, мышцы байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratoris* и байкальского сига *C. lavaretus baicalensis* при заражении *Henneguya zschokkei*, ткани головы косоногого хариуса *Thymalus arcticus nigrescens* при заражении *Henneguya cerebralis*, почки годовиков окуня при сфероспорозе, вызванном *Sphaerospora pectinacea*.

Материал фиксировали 10 %-ным нейтральным формалином, смесью Буэна, жидкостями Карнуа и Шабадша. Парафиновые срезы толщиной 5—7 мкм окрашивали общепринятыми гистоморфологическими методами. Использованные методы выявления РНК, гликогена, гликопротеинов и кислых мукополисахаридов (протеогликанов) приведены в работе Прониной (1977).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Myxobolus mülleri — окунь. *M. mülleri* довольно обычный паразит жабр окуня в бассейне Байкала. Сведений о патогенности его ранее не было (Шульман, 1966). Гибель молоди окуня из оз. Гусиное от микоспориидиоза в аквариумах при дефиците кислорода мы наблюдали в 1974 г. (Пронин, Пронина, 1977). Гистологическое исследование жабр показало, что истинная интенсивность инвазии была в 2—3 раза выше по сравнению с визуальным подсчетом капсул. Вокруг плазмодиев *M. mülleri* в жабрах окуня всегда образуется капсула за счет клеток хозяина (см. рисунок, 1; см. вкл.). В формировании капсулы, кроме соединительнотканых элементов, принимают участие клетки эпителия жаберных лепестков и образуют наружный слой капсулы. По мере роста плазмодиев происходит сжатие и гибель кровеносных сосудов в жаберных лепестках, что приводит к нарушению кровообращения как в пораженном лепестке, так и в соседних с ним.

Значительное нарушение жаберного аппарата окуня при заражении микоспоридиями отметил Ячо (Jaszo, 1942) и зарегистрировал снижение потребления кислорода у зараженных рыб в два раза по сравнению с контролем. Очевидно, сходные функциональные изменения произошли у годовиков окуня из оз. Гусиное, и зараженные *M. mülleri* особи не смогли перенести дефицит кислорода, тогда как незараженные рыбы выжили.

Myxobolus ellipsoides — окунь. *M. ellipsoides* обычный паразит широкого круга хозяев. Ярко выраженную патологическую картину, вызванную данным паразитом, мы наблюдали при гибели озерного гольяна от асфиксии в аквариумных условиях из протоки р. Селенги (19 июня 1974 г.) при сильном поражении печени (Пронин, Пронина, 1977). Ранее гольяна не отмечали в числе более 30 видов хозяев этого паразита (Шульман, 1966).

Печень гольяна была сильно увеличена, дряблая и обескровленная. Вся печень занята мелкими (0.03—0.23 мкм) плазмодиями (см. рисунок, 2). Капсула вокруг плазмодиев отсутствует, и они свободно лежат среди небольших островков некротизированных гепатоцитов. Вероятно, паразит полностью подавляет клеточную реакцию хозяина, о чем свидетельствует отсутствие ее вокруг паразитов, кроме небольших скоплений лейкоцитов вблизи погибших.

Henneguya zschokkei — омуль. *H. zschokkei* паразитирует у лососевидных и сиговых. Локализуясь в мышечной ткани, вызывает язвенную или бугорковую болезнь. Микроморфологические исследования проведены нами на материале от омуля из оз. Байкал в 1976 г. (Пронин, Пронина, 1981). Процент зараженности омуля микоспоридиями невысокий и составил в 1979 г. 5.8 % при индексе обилия 0.05 экз. Молодые плазмодии окружены слоем гомогенного вещества, исключительно богатого гликопротеинами и протеогликанами (кислыми мукополисахаридами). По мере старения паразита мукополисахаридный слой вокруг них истончается и постепенно полностью исчезает. Содержание протеогликанов и гликопротеинов резко падает и в наружном слое эктоплазмы паразита. Такие микоспоридии окружены двухслойной соединительнотканной капсулой, производной хозяина и богатой лейкоцитами и макрофагами (см. рисунок, 3).

Гистопатологические изменения отмечаются преимущественно вблизи паразита. Мышечные клетки, прилежащие к капсуле, набухают, поперечная исчерченность в них отсутствует, часть миоцитов подвержена некрозу (см. рисунок, 3). На месте погибшей мышечной ткани развивается жировая или рыхлая неоформленная соединительная ткань. При наличии в рыбе 3 и более паразитов миоциты с признаками дистрофии или некроза встречаются в местах, удаленных от них. Таким образом, *H. zschokkei* у байкальского омуля вызывает местный воспалительный процесс со слабой клеточной реакцией, усиление которой происходит лишь после гибели паразита.

Henneguya cerebralis — косоогольский хариус. *H. cerebralis* впервые описан у косоогольского хариуса из оз. Хубсугул (МНР) Прониным (1972). Позднее дана его цитохимическая характеристика (Пронина, Пронин, 1985). Паразит, поселяясь в тканях головы, при высокой интенсивности инвазии, приводит к сильной деформации костей черепа, формы головы и общему экстерьеру рыбы.

H. cerebralis на стадии спорообразования имеет вид овальных или округлых

плазмодиев с диаметром от 0.5 до 3.0 см и располагается в пластинках гиалинового хряща или в соединительной ткани головы рыб. Плазмодии, находящиеся в пластинках гиалинового хряща, не окружены капсулой (см. рисунок, 4) и от прилежащих тканей хозяина их отделяет лишь слой гомогенного вещества, богатого гликопротеинами и гликопротеогликанами. Плазмодии, расположенные вне гиалинового хряща, окружены толстым слоем полиморфноядерных клеток или отчетливо выраженной соединительнотканной капсулой толщиной от 0.10 до 0.32 мкм (см. рисунок, 5). В одной капсуле содержится от 1 до 5 плазмодиев, поэтому интенсивность инвазии по гистологическим препаратам всегда выше, чем при простом подсчете капсул. Капсула довольно плотная, богатая лейкоцитами, ее элементы характеризуются высокой метаболической активностью.

Гистоморфологические и гистохимические показатели миксоспоридий, окруженных соединительнотканной капсулой, свидетельствуют о том, что они являются более зрелыми по сравнению с паразитами, находящимися в хрящевых пластинках. Возможно, по мере расходования материала на формирующиеся споры плазмодии теряют способность вырабатывать углеводные компоненты, которые в соединении с белками образуют как бы оболочку вокруг паразита, отделяющую его от тканей хозяина и играющую большую роль в подавлении защитных реакций хозяина. Как у *H. cerebralis*, так и у *H. zschokkei* соединительнотканной капсулой окружены только плазмодии со зрелыми спорами. *H. cerebralis* вызывает сильный воспалительный процесс, сопровождающийся лейкоцитарной инфильтрацией тканей головы зараженных рыб. Развивающиеся плазмодии вызывают распад плотных опорных тканей головы хариуса, приводящий к проваливанию передне-верхней части черепа, и голова рыбы принимает мопсовидную форму. Формирующиеся крупные капсулы с плотной стеной дают на ткани головы и приводят к дальнейшим изменениям, что отрицательно сказывается на общем состоянии хозяина. Гистопатология при паразитировании *H. cerebralis* во многом сходна с микроморфологическими изменениями при вертеже лососевых рыб (Успенская, 1984).

Сильно выраженная лейкоцитарная реакция в ответ на заражение *H. cerebralis* и образование капсул вокруг нее, которая формируется по мере созревания спор, дает основание предполагать, что хозяино-паразитная система *H. cerebralis*—косоогольский хариус является относительно молодой.

Sphaerospora pectinacea—окунь. В эксперименте по выживаемости окуня из Северобайкальского сора (Северный Байкал, 30 июня 1975 г.) при кислородном голодании асфиксия первоначально наблюдалась у двух рыб из 19 подопытных. Оба окуня оказались зараженными миксоспоридиями *S. pectinacea*. Сравнительный анализ морфологии спор этого вида из разных районов ареала и общее описание патологии при сфероспорозе у молоди окуня дано в специальной работе (Пронин, Пронина, 1984). Пораженные почки были увеличены в несколько раз по сравнению с нормой и обескровлены. Три четверти пораженных почек составляли капсулы овальной или округлой формы, заполненные спорами (см. рисунок, 6). У зараженных рыб в почках полностью исчезают артериальные клубочки и сильно уменьшается число канальцев. Сохранившиеся канальцы выстланы эпителием с признаками дистрофии или некроза. Количество рыхлой неоформленной соединительной ткани (стромы) в почке резко возрастает, она богато инфильтрирована лейкоцитами, среди которых многочисленны малые лимфоциты. Таким образом, *S. pectinacea* нарушает основные функции (выделение продуктов метаболизма и кроветворение) почек, что и приводит к гибели окуня при дефиците кислорода. Патогенное воздействие *S. pectinacea* на окуня несравнимо более значительно, чем *Sphaerospora pectinacea* — паразита почечных канальцев карпа (Molnar, 1980). По глубине и необратимости морфофункциональные изменения, вызываемые *S. pectinacea*, аналогичны изменениям в печени голяна при паразитировании *Myxobolus ellipsoides* и пока неизвестны при других паразитарных заболеваниях.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Все исследованные нами виды миксоспоридий относятся к тканевым паразитам. Обычно при тканевом паразитизме миксоспоридий за счет тканей хозяина образуется капсула («циста») вокруг плазмодия, которая играет защитную роль для хозяина (Шульман, 1966).

Сравнительный анализ показывает, что взаимоотношения во всех исследованных паразитарных системах неодинаковы. В случае заражения гольяна микоспоридиями *M. ellipsoides* мы имеем яркий пример отсутствия защитной реакции хозяина. Плазмодии не изолируются от тканей хозяина. Пораженный орган фактически разрушен паразитом. Вероятнее всего, что гибель хозяина была предопределена и без стрессовых условий снижения содержания кислорода. Отсутствие микроморфологических данных при паразитировании *M. ellipsoides* у облигатных хозяев не позволяет делать окончательных выводов, но, очевидно, гольян является случайным хозяином этого вида, а печень — нехарактерным органом его обитания.

Сходный характер взаимоотношений и в системе *S. pectinacea*—окунь. В этом случае мы также имеем дело почти с полным разрушением пораженного органа — почки. Надежной изоляции паразита не наблюдается, зачатки очень тонкой (2—3 слоя клеток) капсулы образуются только вокруг незначительного количества плазмодий со зрелыми спорами. Не образуют капсул и сфероспоры — паразиты почечных канальцев карпа (Molnar, Covacs-Gayer, 1983).

M. cerebralis, являясь специфичным паразитом косоогольского хариуса, тем не менее вызывает сильную воспалительную реакцию в тканях головы, которая в сочетании с механическим и токсическим воздействием паразита приводит к существенным патологическим изменениям хозяина. Наличие соединительнотканной капсулы с более или менее выраженной лейкоцитарной инфильтрацией вокруг одних и полное отсутствие клеточной реакции вокруг других плазмодиев объясняются, вероятно, тем, что паразит подавляет защитные реакции хозяина до тех пор, пока плазмодии способны вырабатывать гликопротеины и протеогликаны, играющие защитную роль для паразита, как вещества (в частности, сульфатированные протеогликаны), обладающие иммунодепрессивными свойствами. Наличие лейкоцитарного окружения вокруг некоторых паразитов, по-видимому, связано с неодинаковой выраженностью у плазмодиев адаптивных способностей.

Если гельминты, согласно обобщению Березанцева (1981, 1983), способны индуцировать образование хозяином вокруг паразита специфичной капсулы, направленной на получение питательных веществ паразитом, то на примере паразито-хозяинных систем микоспоридии *H. cerebralis*—косоогольский хариус и *H. zschokkei*—омуль мы выявили иную картину. В этих системах соединительнотканная капсула начинает формироваться только вокруг старых, заполненных спорами и часто деструктивных плазмодиев. Высокая экстенсивность и интенсивность заражения и патогенность миксоспоридий для косоогольского хариуса объясняются, по-видимому, относительной молодостью данной системы. Резистентность хозяина еще недостаточна, чтобы противостоять патогенному влиянию *H. cerebralis*.

Что касается хозяино-паразитной системы *M. mülleri*—окунь, то она находится в относительном равновесии. Подобное могло возникнуть только в результате длительной коэволюции партнеров данной системы. Однако, при высокой интенсивности инвазии, сопровождающейся гибелью большого количества респираторных клеток многих жаберных лепестков, зараженная рыба оказывается менее устойчива к кислородному голоданию, что послужило причиной первоочередной гибели рыб от асфиксии в нашем эксперименте.

Основываясь на положении Березанцева (1983), что угнетение личинками гельминтов хемотаксиса лейкоцитов служит выражением их эволюционной адаптации к тканевому паразитизму, можно предположить, что и эволюция микоспоридий шла по пути выработки ими способности подавлять реакцию лейкоцитов хозяина.

Сравнительный анализ микроморфологических и гистохимических данных по взаимоотношениям в системах микоспоридии—рыбы, позволяет судить

не только о резистентности хозяев к определенным инвазиям, но и о пластичной изменчивости вегетативных форм паразита в зависимости от локализации его в пределах одного органа.

Л и т е р а т у р а

- Б е р е з а н ц е в Ю. А. Преодоление тканевыми личинками гельминтов антигенной несовместимости с хозяином. — В кн.: Работы по гельминтологии. Матер. заседания, посвящ. 100-летию со дня рождения акад. К. И. Скрябина. М., Наука, 1981, с. 47—59.
- Б е р е з а н ц е в Ю. А. Проблемы тканевого паразитизма. — Паразитология, 1983, т. 16, вып. 4, с. 265—273.
- Л о п у х и н а А. М., У с п е н с к а я А. В. Патогенез при инвазионных заболеваниях рыб. — В кн.: Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М., Наука, 1972, с. 96—106.
- П р о н и н Н. М. Новый вид миксоспоридий — паразит хариусов оз. Хубсугул. — Тр. Совет.-Монгол. комплекс. Хубсугульск. экспед. 1972, вып. 1, Иркутск—Улан-Батор, с. 148—151.
- П р о н и н Н. М., П р о н и н а С. В. О резистентности окуня и голяна к некоторым инвазиям при кислородном голодании. — Тр. Бурят. ин-та естеств. наук СО АН СССР. Серия зоол. Улан-Удэ, 1977, вып. 15, с. 37—45.
- П р о н и н Н. М., П р о н и н а С. В. Эпизоотология и патогенез псевдофиллидозов рыб оз. Байкал. — В кн.: Паразиты и болезни рыб Ледовитоморской провинции СССР. Томск. изд-во Томск. ун-та, 1979, с. 77—83.
- П р о н и н Н. М., П р о н и н а С. В. Эпизоотологическое значение паразитов и болезни омуля. — В кн.: Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск, Наука, 1981, с. 145—149.
- П р о н и н Н. М., П р о н и н а С. В. Сфероспороз почек окуня. — Паразитология, 1985, т. 19, вып. 3, с. 238—241.
- П р о н и н а С. В. Цитохимическая характеристика лаброцитоподобных клеток в капсулах плероцеркоидов цестод *Triacanthophorus nodulosus* (Pallas, 1781), *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch, 1824). — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1977, т. 53, вып. 7, с. 108—112.
- П р о н и н а С. В., П р о н и н Н. М. Цитохимическая характеристика *Henneguya cerebralis* (Muxosporidia; Muxobolidae) и патологические изменения у косогольского хариуса при миксоспориidioзе. — Паразитология, 1985, т. 19, вып. 2, с. 139—146.
- У с п е н с к а я А. В. Цитология миксоспоридий. Л., Наука, 1984. 112 с.
- Ш у л ь м а н С. С. Миксоспориидии фауны СССР. М.—Л., Наука, 1966. 504 с.
- Ж а с з о I. Muxosporidia-cysták Os-Fogyasztás, csökkentő hatása a sugéren (*Perca fluviatilis*). — Magyar Biol. Kut. Munk., 1942, vol. 14, p. 90—94.
- M o l n a r K. Renal sphaerosporosis in the common carp *Cyprinus carpio* L.—J. Fish Diseases. 1980, vol. 3, N 1, p. 11—19.
- M o l n a r K., K o v a c s - G a y e r E. Histological studies of Muxosporean parasites of the common carp. — In: Parasites and parasitic diseases of fish. Ceske Budejovice, 1983, p. 76.

Институт биологии
Бурятского филиала СО АН СССР,
Улан-Удэ

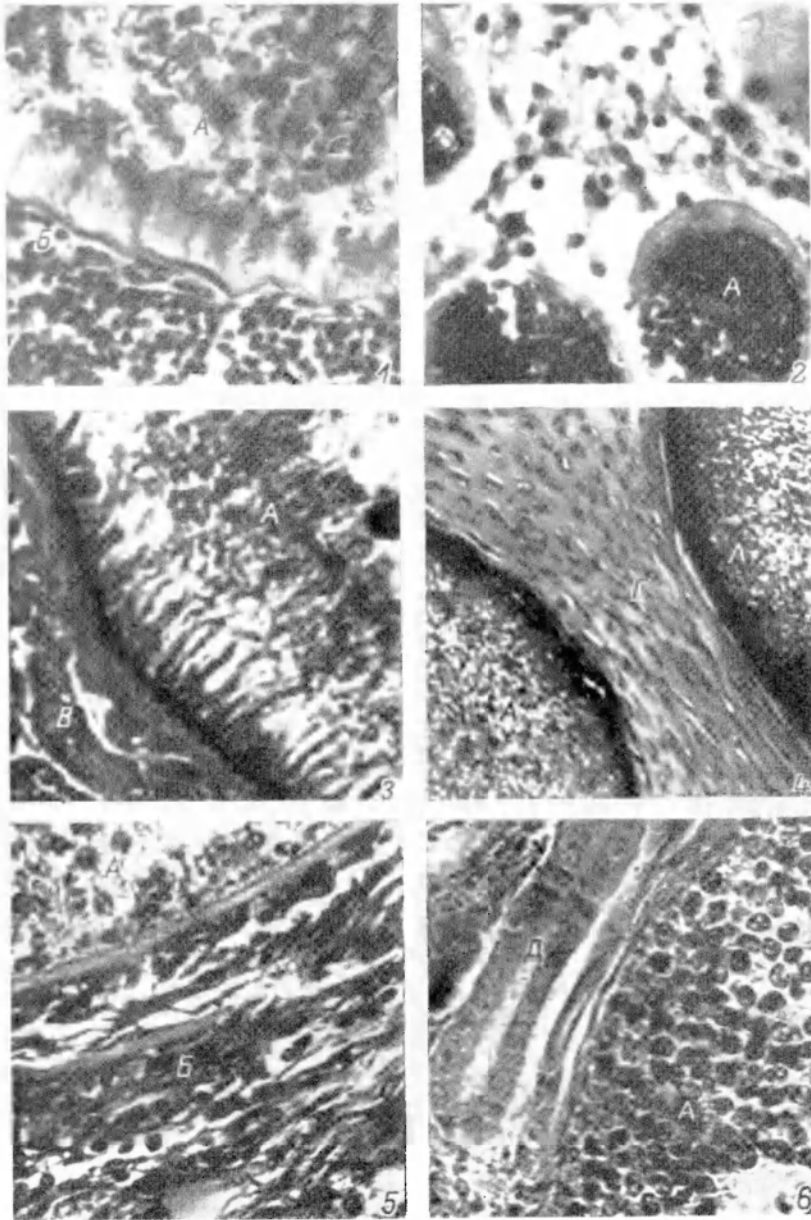
Поступила 8 II 1984
после доработки 20 VII 1984

ECOLOGICAL AND MICROMORPHOLOGICAL ASPECTS OF THE INTERACTIONS IN THE PARASITIC SYSTEMS MYXOSPORIDIANS—FISHES

N. M. Pronin, S. V. Pronina

S U M M A R Y

A comparative analysis of the character of interactions in five parasitic systems myxosporidians—fishes (*Muxobolus mülleri*—*Perca fluviatilis*, *Muxobolus ellipsoides*—*Phoxinus phoxinus*, *Henneguya zschokkei*—*Coregonus autumnalis migratoris*, *Henneguya cerebralis*—*Thymalus arcticus nigrescens*, *Sphaerospora pectinacea*—*Perca fluviatilis*) is given.



Плазмодии микоспоридий в тканях рыб. Окраска гематоксилин—эозин.

1 — *M. mulleri* в жаберном лепестке окуня. Ув. 20×10 ; 2 — *M. ellipsoides* в печени озерного голяна. Ув. 20×7 ; 3 — *H. zschokkei* в мышцах омуля. Ув. 20×10 ; 4 — *H. cerebralis* в гиалиновом хряще головы носогольского хариуса. Ув. $3,5\times 10$; 5 — *H. cerebralis*, окруженный соединительно-тканной капсулой. Ув. 20×10 ; 6 — *S. pectinacea* в почке окуня. Ув. 20×10 . А — плазмодий, В — капсула, В — мышечная ткань, Г — гиалиновый хрящ, Д — каналец нефрона.