

УДК 576.895.133:595.133

**НЕПОЛНАЯ ФРАГМЕНТАЦИЯ
ГИГАНТСКИХ ЯДЕР ТЕГУМЕНТА У АКАНТЕЛЛ СКРЕБНЯ
ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS
(PALAEOACANTHOCEPHALA, ECHINORHYNCHIDA)**

© 2023 г. Т. В. Давыденко^{а,*}, В. П. Никишин^а

^а Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: sasha17@mail.ru

Поступила в редакцию 27.06.2023 г.

После доработки 13.07.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

Гигантские ядра тегумента скребня *Acanthocephalus tenuirostris* на стадии поздней акантеллы подвергаются неполной фрагментации. Этому процессу предшествует трансформация ядер и приобретение ими формы дерева. Между фрагментами ядер тегумента как у цистакантов, так и у взрослых скребней сохраняются тонкие связи. Предполагается, что такая организация ядерного аппарата обеспечивает жизнедеятельность тегумента, объем которого многократно увеличивается в период последующего роста скребня.

Ключевые слова: скребни, фрагментация ядер, тегумент, акантелла, цистакант, *Acanthocephalus tenuirostris*

DOI: 10.31857/S003118472304004X, **EDN:** KIAQYZ

Многочисленные ядра тегумента взрослых скребней некоторых семейств из класса Palaeacanthocephala, по распространенному мнению, являются ядерными фрагментами, производными предшествующих гигантских ядер (Петроченко, 1956; Хохлова, 1986; Van Cleave, 1928; Miller, Dunagan, 1985; и др.). По данным разных авторов, фрагментация гигантских ядер тегумента происходит на стадиях средней и/или поздней акантеллы. Например, Nicholas (1967) указывает, что на стадии поздней акантеллы (виды не указаны) кортекс трансформируется в тегумент, сходный с тегументом взрослой особи. Van Cleave (1928) отмечает, что у представителей классов Palaeacanthocephala

и Archiacantosephala на этой же стадии кортикальные ядра увеличиваются в размере и числе, а также становятся древовидными или делятся амитозом. Schmidt (1985), суммируя известные к тому времени данные и не уточняя таксономического положения скребней, заключает, что на стадии акантеллы ядра приобретают форму амёбы с длинными отростками, которые распадаются на фрагменты. Эти фрагменты затем перемещаются в свои надлежащие места. У *Echinorhynchus lageniformis* ядра становятся дендритными к 22-му дню развития в промежуточном хозяине, но распадаются к 25-му дню, в то время как полностью сформированный цистакант наблюдается к 30-му дню (Olson, Pratt, 1971). К сходному выводу пришла Butterworth (1969) при изучении *Polymorphus minutus* с более протяженным жизненным циклом: на стадии средней акантеллы (84–100 дней развития) у гигантских кортикальных ядер появляются древовидные отростки, а на стадии поздней акантеллы (100–150 дней развития) ядра фрагментируются и их отростки образуют множество мелких ядер. При этом автор отмечает, что между ядрами сохраняются тонкие связи, т.е. фрагментация не является полной. При изучении *Acantoccephalus parksidei* из изопод, инвазированных естественным образом, Amin (1982) пришел к выводу, что фрагментация ядер может начаться еще до дифференцировки хоботкового аппарата и репродуктивной системы.

Таким образом, сведения об одном из значительных преобразований, маркирующих процесс органогенеза скребней, о фрагментации гигантских ядер тегумента неоднозначны. Неясен и характер тонких связей, сохраняющихся между фрагментами ядер. Для подтверждения имеющихся данных о характере и полноте фрагментации гигантских ядер тегумента мы проследили этот процесс в условиях эксперимента на завершающих этапах развития скребня *Acanthocephalus tenuirostris* в промежуточном хозяине.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований являлись акантеллы и цистаканты *Acanthocephalus tenuirostris*, полученные экспериментальным путем, а также взрослые скребни этого вида. Взрослые скребни для исследования были извлечены из хариусов *Thymallus arcticus pallasii*, пойманных в р. Эльген (правый приток р. Буюнда, бассейн р. Колыма). Для экспериментов использовались водяные ослики *Asellus hilgendorphi*, отловленные в р. Амутты (приток р. Эльген, бассейн р. Буюнда) в качестве промежуточного хозяина, и зрелые яйца самки скребня, извлеченной из ленка *Brachymystax lenok*, пойманного в р. Буюнда.

Эксперимент проводился при температуре 14–15°C. Водяных осликов содержали в контейнерах с водопроводной водой с добавлением мха рода *Calliergon* и кормили сухими листьями листопадных деревьев. Исследуемые акантеллы были получены через 30 дней (средние акантеллы) и 39 дней (поздние акантеллы) со дня начала эксперимента, а цистаканты – через 60 и 65 дней.

Скробней фиксировали в 2% глутаровом альдегиде на фосфатном буфере (pH 7.4). После альдегидной фиксации образцы постфиксировали в 1% тетраоксиде осмия на таком же буфере, обезвоживали и заключали в смесь эпона и аралдита. В процессе обезвоживания образцы проводили через 1% раствор уранилацетата на 70% спирте в течение ночи. Полутонкие срезы окрашивали смесью 1% метиленового синего и 1% кристаллического фиолетового в разных соотношениях и исследовали с помощью светового микроскопа Olympus CX41 с использованием фотокамеры Olympus E-420. Ультратонкие срезы дополнительно контрастировали 1% раствором уранилацетата на 70% спирте в течение двух часов. Исследования проводили с помощью трансмиссионного электронного микроскопа JEM1400PLUS с использованием фотокамеры SIS Veleta. Полученные фотографии обрабатывали с помощью комплекта программ CorelDRAW 20.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основании классификации Butterworth (1969) мы дифференцировали исследуемых акантелл на средних (без дополнительного разделения) и поздних.

На поверхности средних акантелл располагается рыхлый слой мелкогранулярного и аморфного материала, толщиной 0.6 мкм, представляющий собой формирующуюся цисту. Тегумент средних акантелл (или кортекс по терминологии Nicholas, 1967) представляет собой пласт цитоплазмы толщиной от 7 до 30 мкм на разных стадиях развития. Этот пласт не дифференцирован на слои, характерные для взрослых скробней (поперечно-полосатый, войлочно-волоконистый, радиально-волоконистый и трубчатый). Ярко выражен только везикулярный слой, образованный расширенными в форме ампул инвагинатами наружной плазматической мембраны (криптами по терминологии Miller, Dunagan, 1985). В этих расширениях заметны скопления рыхлого материала, впоследствии выделяющегося на поверхность тегумента и входящего в состав цисты. Похожий материал обнаруживается в электронно-светлых включениях, которые в большом количестве находятся в цитоплазме под везикулярным слоем.

Гигантские ядра (по разным терминологиям кортикальные, подкожные, гиподермальные) располагаются в толще тегумента. В тегументе средних акантелл были отмечены преимущественно гигантские ядра вытянутой формы, размерами до 35 мкм по большей оси (рис. 1а). Ядрышек в гигантских ядрах не обнаружено, кариоплазма гомогенная. Помимо этого, были найдены ядра, которые отличались от вышеописанных неправильной формой и имели многочисленные лопастные отростки. Наличие таких ядер, по нашему мнению, свидетельствует о начавшемся процессе фрагментации (рис. 1б, 1в).

В тегументе поздних акантелл угадываются формирующиеся слои тегумента будущего цистаканта, при этом войлочно-волоконистый слой окрашивается интенсивнее радиально-волоконистого. На рис. 1г видны отдельные фрагменты ядер, которые уже отделились от вытянутого «родительского» древовидного ядра и имеют длину до 60 мкм.

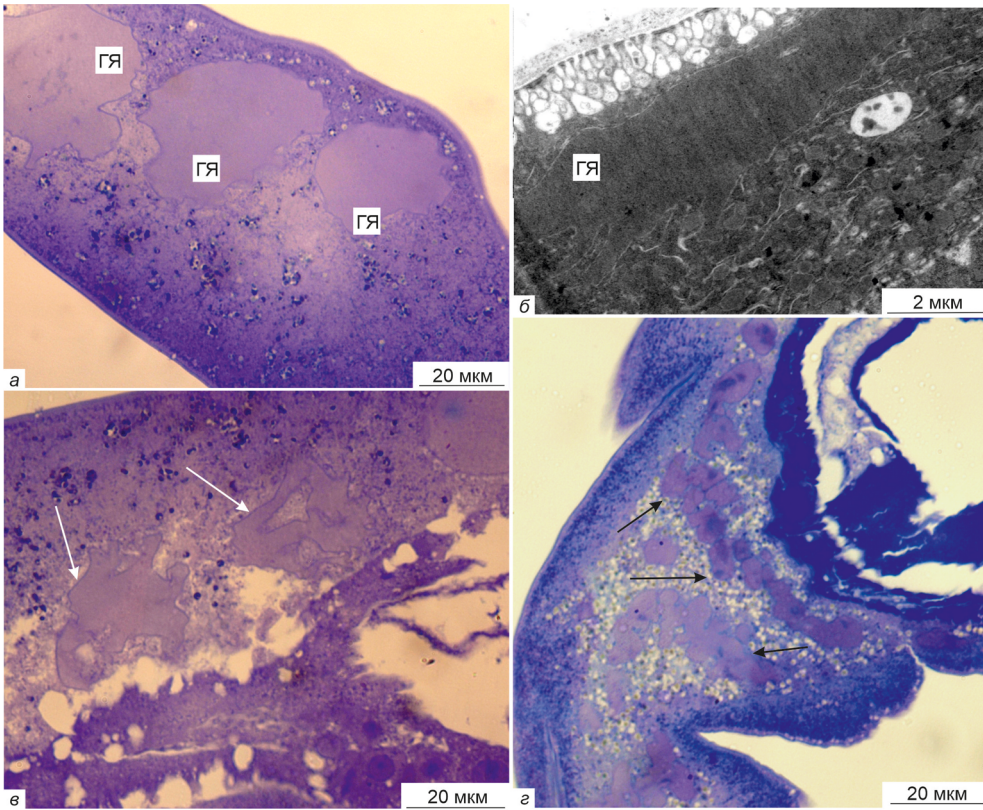


Рисунок 1. Ядра тегумента акантеллы *Acanthocephalus tenuirostris* на разных этапах фрагментации: *а–в* – средняя акантелла, *г* – поздняя акантелла. ГЯ – гигантские ядра тегумента. Белыми стрелками показаны древовидные ядра тегумента, черными – фрагментирующиеся. *а, в, г* – световая микроскопия, *б* – электронная микроскопия.

Figure 1. Nuclei of the tegument of the acanthella *Acanthocephalus tenuirostris* at different stages of fragmentation.

Тегумент цистаканта практически не отличается от такового взрослого скребня за исключением наличия везикулярного слоя (у взрослых скребней образующие его элементы не расширены) и размерных характеристик (Давыденко, Никишин, 2023). Волокна войлочно-волокнутого слоя, а также лакуны и множество липидных капель в радиально-волокнутом слое хорошо просматриваются даже в световой микроскоп. Ядерные фрагменты различной формы обычно находятся друг от друга на некотором расстоянии, но встречаются и близко расположенные. В некоторых из них обнаруживаются от 1 до 4 ядрышек (рис. 2*а, б*). В ряде случаев во фрагментах ядер наблюдаются удлинение ядрышек и образование своеобразной центральной «перетяжки» между двумя их частями (рис. 2*а*), что может свидетельствовать о начинающемся процессе деления или фрагментации ядрышек.

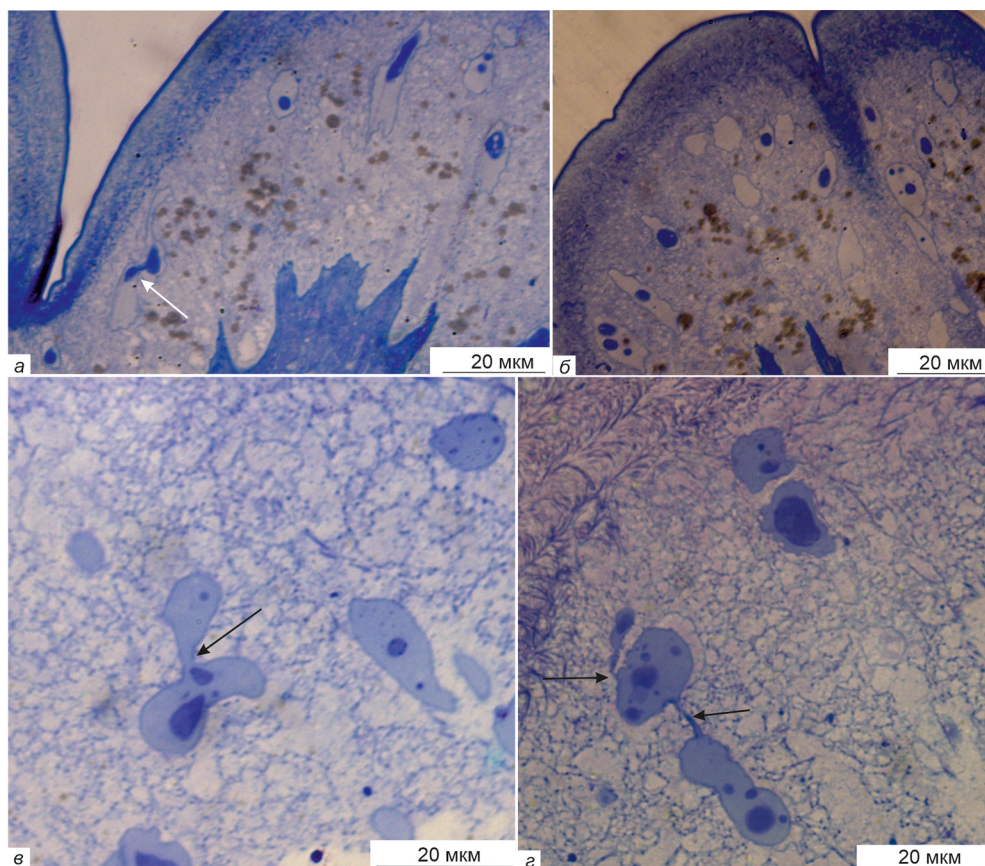


Рисунок 2. Фрагментированные ядра тегумента скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (световая микроскопия): *а, б* – цистакант; *в, г* – взрослый скребець. Белой стрелкой показано ядрышко, располагающееся в двух ядерных фрагментах. Черными стрелками показаны связи между фрагментами ядер тегумента.

Figure 2. Fragmented tegument nuclei of the *Acanthocephalus tenuirostris* (light microscopy).

Тегумент взрослых скребней по сравнению с таковым цистакантов претерпевает некоторые преобразования: увеличивается его толщина, элементы везикулярного слоя сужаются и приобретают вид, обычный для инвагинатов наружной цитоплазматической мембраны тегумента, уменьшается количество липидных капель, волокна и лакуны становятся более выраженными. Фрагменты ядер тегумента по своей морфологии и размерам не отличаются от таковых тегумента цистаканта, и многие из них связаны друг с другом тонкими отростками.

Таким образом, фрагментация ядер у исследованных скребней начинается с процесса приобретения ими формы дерева на стадии средней акантеллы, продолжается в виде собственно фрагментации на стадиях средней и поздней акантеллы и завер-

шается на стадии цистаканта. При этом фрагменты ядер, по крайней мере, некоторые из них, остаются связанными друг с другом тонкими отростками.

Полученные результаты в совокупности с данными литературы ставят под сомнение правомерность использования по отношению к ядрам тегумента скребней термина «фрагментация», поскольку, как минимум, между некоторыми из них сохраняются связи. По этой же причине невозможно рассматривать процесс увеличения количества ядерных элементов как форму амитоза. Тем не менее, учитывая отсутствие данных о точном распределении генетического материала между дочерними фрагментами ядер, а также однозначных доказательств наличия амитоза, и принимая во внимание наличие связей, по крайней мере, между некоторыми ядерными фрагментами, мы полагаем возможным сохранение термина «фрагментация» с дополнением «неполная».

Как уже отмечалось выше, тонкие связи между ядерными фрагментами ранее наблюдались у поздних акантелл *Polymorphus minutus* (Butterworth, 1969). Нашими недавними исследованиями показано, что многие фрагменты ядер у взрослых *Macracanthorhynchus catulinus* (Archiacanthocephala) и ювенильных *Corynosoma strumosum* (Palaeacanthocephala) также остаются связанными между собой тонкими отростками (Никишин, Пономарев, 2023). Было сделано предположение, что посредством этих связей фрагменты ядер объединяются в своеобразные сети, количество которых соответствует количеству изначальных гигантских ядер (Никишин, Пономарев, 2023). Такая организация ядерного аппарата, вероятно, позволяет обеспечивать жизнедеятельность тегумента, объем которого многократно увеличивается в период роста скребня в организме окончательного хозяина. Полученные здесь результаты не противоречат этому предположению. Анализ имеющихся данных позволяет заключить, что сохранение связей между ядерными фрагментами в тегументе скребней не зависит от размера паразитов. Возможно, эта особенность характерна для тегумента многих, если не всех, представителей класса Palaeacanthocephala, а также некоторых Archiacanthocephala.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме: «Гельминты в биоценозах северо-восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика» (№ регистрации: 1021060307693-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Давыденко Т.В., Никишин В.П. 2023. Особенности организации тегумента у цистаканта и взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Биология внутренних вод (2): 164–172. DOI 10.31857/S0320965223020043. [Davydenko T.V., Nikishin V.P. 2023. Features of the organization of the tegument in cystacanth and adult acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja – Achmerova, 1941). Inland Water Biology 16 (2) 185–192. DOI 10.1134/S1005082923020049].

- Никишин В.П., Пономарев Д.В. 2023. Об организации ядер в тегументе некоторых скребней классов Palaeacanthocephala и Archiacanthocephala. *Паразитология* 57 (1): 3–9. [Nikishin V.P., Ponomarev D.V. 2023. Ob organizatsii yader v tegumente nekotoryh skrebney klassov Palaeacanthocephala i Archiacanthocephala. *Parazitologiya* 57 (1): 3–9. (In Russian)].
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. I. М., Изд-во АН СССР, 435 с. [Petrochenko V.I. 1956. V. I. Acanthocephala of Domestic and Wild Animals. Moscow, Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, 435 pp. (In Russian)].
- Хохлова И.Г. 1986. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М., Наука, 278 с. [Khokhlova I.G. 1986. Acanthocephalans of Terrestrial Vertebrates of the USSR Fauna. Moscow, Nauka, 278 pp. (In Russian)].
- Amin O.M. 1982. Description of larval *Acanthocephalus parksidei* Amin, 1975 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from its isopod intermediate host. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 49 (2): 235–245.
- Butterworth P. 1969. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex*. *Parasitology* 59 (2): 373–388.
- Miller D.M., Dunagan T.T. 1985. Functional morphology. In: Crompton D.W.T., Nickol B.B. (eds). *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge, Cambridge University Press, P. 73–124.
- Nicholas W.L. 1967. The biology of the Acanthocephala. *Advances in Parasitology* 5: 205–246.
- Olson R.E., Pratt I. 1971. The life cycle and larval development of *Echinorhynchus lageniformis* Ekbaum, 1938 (Acanthocephala: Echinorhynchidae). *Journal of Parasitology* 57 (1): 143–149.
- Schmidt G.D. 1985. Development and life cycles. In: Crompton D.W.T., Nickol B.B. (eds). *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge, Cambridge University Press, P. 237–286.
- Van Cleave H.J. 1928. Nuclei of the subcuticula in the Acanthocephala. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* 7 (1): 109–113.

INCOMPLETE FRAGMENTATION OF GIANT TEGUMENT NUCLEI IN
ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS (PALAEACANTHOCEPHALA,
ECHINORHYNCHIDA)

T. V. Davydenko, V. P. Nikishin

Keywords: acanthocephalans, tegument, fragmentation of nuclei, acanthella, cystacanth, *Acanthocephalus tenuirostris*

SUMMARY

The giant nuclei of the *Acanthocephalus tenuirostris* tegument at the late acanthella stage show incomplete fragmentation. This process is preceded by the transformation of the nuclei, and their acquisition of a tree-like shape. Thin connections between the nuclear fragments of the tegument is retained both at the stage of cystacanth and in the adult acanthocephalans. It is assumed that such an organization of the nuclear structure ensures the vital activity of the tegument, the volume of which increases repeatedly during the subsequent growth of the acanthocephalan.