

УДК 576.895.121

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

В. А. ТИМОФЕЕВ, Б. И. КУПЕРМАН

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ МИКРОТРИХИЙ У ЦЕСТОД НА ПРИМЕРЕ *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* ПО ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКИМ ДАННЫМ

(Представлено академиком Б. Е. Быховским 22 I 1972)

За последнее десятилетие появилось много работ, посвященных ультра-тонкой организации наружных покровов цестод. Изучение ультраструктуры покровов ленточных червей — наиболее специализированной группы паразитических организмов — представляет особый интерес в связи с тем, что у них полностью редуцирована пищеварительная система и функцию всасывания пищи принимает на себя поверхность тела (кутикула или тегумент).

Большинство исследователей ограничивалось изучением покровов преимущественно на отдельных личиночных фазах или на взрослой фазе развития этих паразитов. Число работ, посвященных изменению ультраструктуры их покровов в онтогенезе, очень невелико. Нами была изучена ультраструктура кутикулы корацидия, процеркоида, плероцеркоида и взрослой особи *Triaenophorus nodulosus* (^{2, 3}). В работах Братена (⁵) рассматриваются покровы *Diphyllbothrium latum* лишь на паразитических фазах развития.

В общих чертах строение кутикулы цестод следующее. На поверхности кутикулы располагаются несократимые длинные выросты — микротрихии. Собственно кутикула заполнена множеством вакуолей. Под вакуолярным слоем лежит базальная пластинка, которую пронизывают цитоплазматические мостики, соединяющие этот слой с клетками субкутикулы.

Структуру поверхности тела цестод чаще всего связывают с функцией всасывания. Главную роль в этом процессе играют микротрихии (^{3, 4}), тонкое строение которых изучено достаточно хорошо (^{3, 4, 6-8}).

Нами было показано, что микротрихии присутствуют только на паразитических фазах развития у процеркоида, плероцеркоида и взрослой особи. На поверхности онкосферы свободноплавающего корацидия они не были обнаружены (^{2, 3}).

Таким образом, очевидно, что эти образования, как и сама кутикула, возникают в процессе превращения онкосферы в процеркоид. Мы попытались проследить процесс возникновения и формирования поверхностного слоя и характерных для него структур в этот период развития у процеркоида *Triaenophorus nodulosus*.

Для получения материала из половозрелых стробил *T. nodulosus* были извлечены яйца и поставлены на развитие. Свободноплавающие корацидии, вылупившиеся из яиц, скормливались циклопам, в полости тела которых развивалась первая паразитическая личинка — процеркоид. Для электронной микроскопии фиксировались лишенные ресничной оболочки онкосферы из кишечника циклопа через 5 мин. после заражения и процеркоиды, развивающиеся из онкосфер в полости циклопа через 20 мин., 1; 2; 3; 4; 5; 6; 7; 7,5 и 8 суток после заражения до их полного формирования.

В качестве фиксатора применялась охлажденная 2% четырехокись осмия по Шестранду или 1% раствор осмия по методу Колфилда. Срезы контрастировались цитратом свинца и уранилацетатом и просматривались и фотографировались в электронном микроскопе УЭМБ-100Б при 75 кв.

Основную роль в абсорбции пищи у цестод играют микротрихии, поэтому в данной статье мы уделяем особое внимание возникновению и формированию этих образований у процеркоида *T. nodulosus*.

В общих чертах генезис структур поверхностного слоя представляется следующим образом.

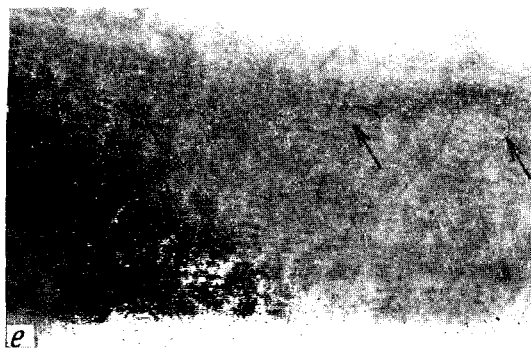
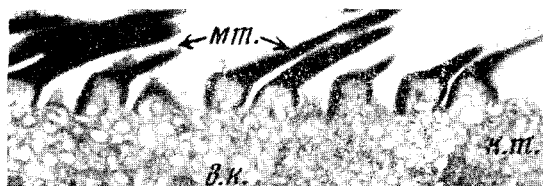
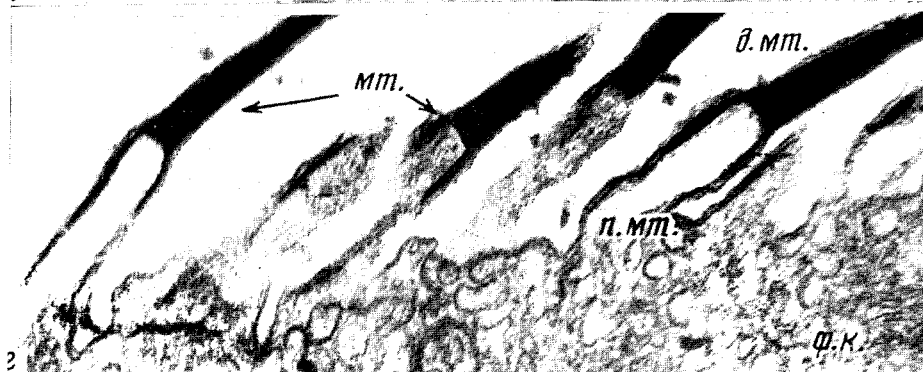
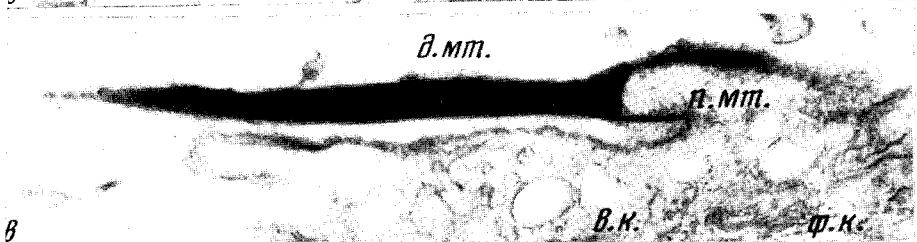
У онкосферы, извлеченной из кишечника циклопа через 5 мин. после заражения, окружающий ее ресничный эпителий полностью исчезает. Первоначальные этапы формирования наружного слоя процеркоида протекают под защитой плотной оболочки, покрывающей онкосферу. На вторые сутки эта оболочка отсутствует и на поверхностном слое начинают формироваться микроворсинки, напоминающие по своей структуре микроворсинки кишечного эпителия различных животных и коренным образом отличающиеся от микротрихий. Эти микроворсинки присутствуют на поверхности процеркоида до 7 суток, после чего исчезают и на их месте формируются другие специализированные органоды абсорбции, характерные только для ленточных червей, — микротрихии.

Наиболее существенная перестройка в структуре поверхностного слоя процеркоида, сопровождающаяся закладкой и формированием микротрихий, наблюдается между 7 и 8 сутками его развития. Микротрихии являются производными наружной мембраны поверхности тела процеркоида и образуются путем отложения электронно-плотного вещества на определенных участках мембраны (рис. 1, а). Далее, параллельно поверхностной мембране и ниже ее возникает двойная мембрана, равная по длине будущей проксимальной части микротрихии. Впоследствии и на нее откладывается электронно-плотное вещество. Так образуется проксимальная часть микротрихии.

Дистальная — бичевидная часть этой структуры возникает за счет отложения электронно-плотного материала на концевом участке проксимального отдела, она как бы растет из него. Одновременно с этим процессом происходит впячивание поверхностной мембраны в сторону неклоточного вещества под нижней стороной проксимального отдела микротрихии (рис. 1, б, в). Микротрихии как бы медленно поднимаются из горизонтального в вертикальное положение. Так возникает и формируется своеобразный органод абсорбции цестод — микротрихия (рис. 1, б, в, г). На восьмые сутки развития процеркоида микротрихии в основном уже сформированы, хотя внутренние процессы формообразования еще не закончены (рис. 1, д). Схематическое изображение формирования микротрихий у процеркоида *T. nodulosus* представлено на рис. 2.

Полностью сформированная микротрихия состоит из мощной прямоугольной, квадратной или округлой базальной части и отходящей от нее вытянутой дистальной. Высота основания микротрихии достигает 0,5—

Рис. 1. Этапы образования микротрихий процеркоида *Tricophorus nodulosus*. а — начальный. Стрелками показаны мембранные элементы, из которых образуется проксимальная часть микротрихий. 60 000 ×; б — первый этап отделения микротрихий от поверхностного слоя процеркоида. 73 000 ×; в — образование впячивания кутикулярной мембраны под микротрихией. 55 000 ×; г — этап выпрямления микротрихий. 55 000 ×; д — сформированные микротрихии, кутикула и субкутикулярный слой процеркоида 6000 ×; е — дистальная (бичевидная) часть микротрихий процеркоида. Стрелками показаны микротрубочки, 120 000 ×. б.м.— базальная мембрана, в.к.— вакуоли кутикулы, д.мт.— дистальная часть микротрихий, кт.— кутикула, мт.— микротрихия, м.— митохондрии, мф.— миофибриллы, п.мт.— проксимальная часть микротрихий, скт.— субкутикула, ф.к.— формирующаяся кутикула, ф.мт.— формирующиеся микротрихии, я.— ядро



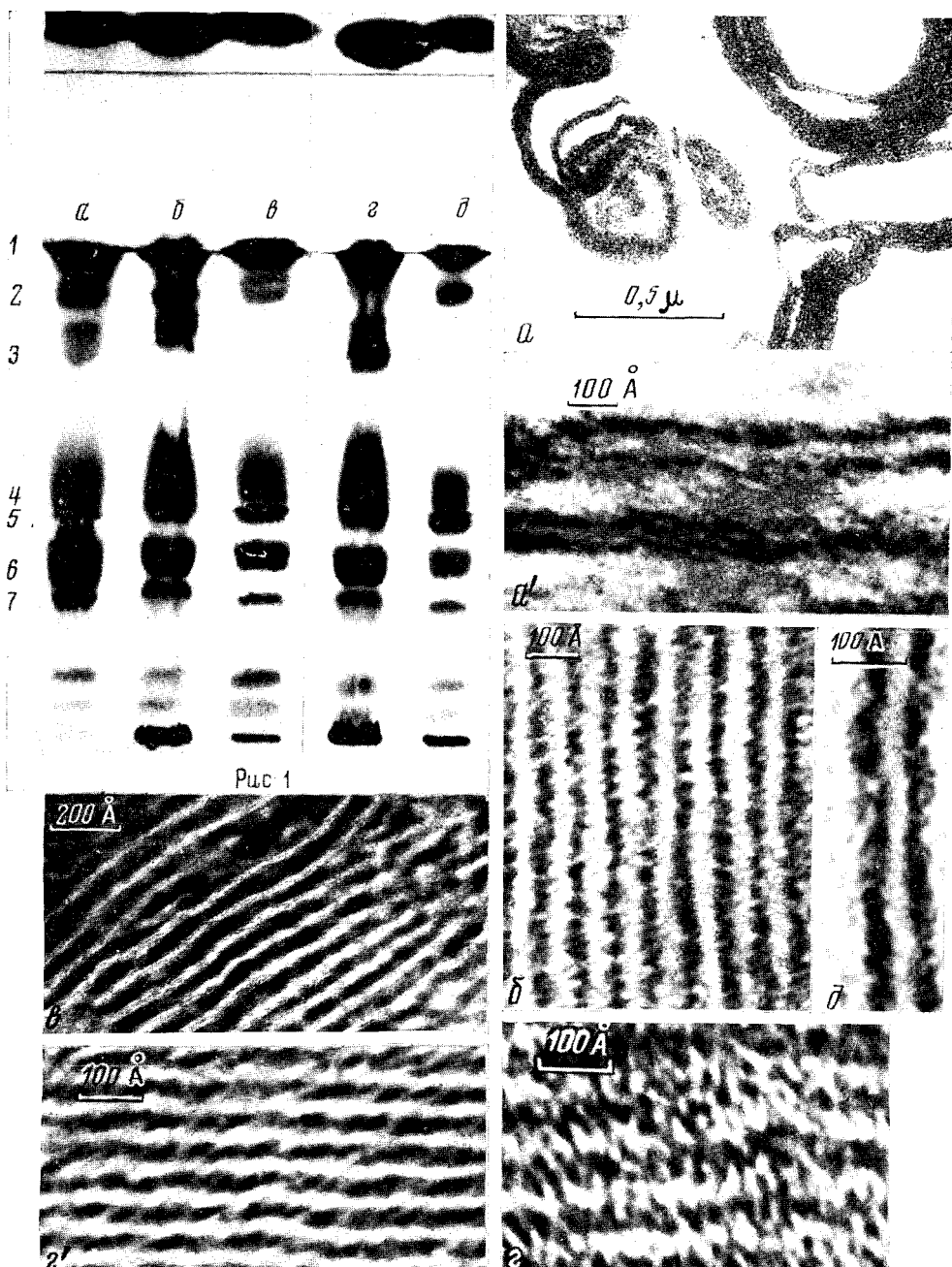


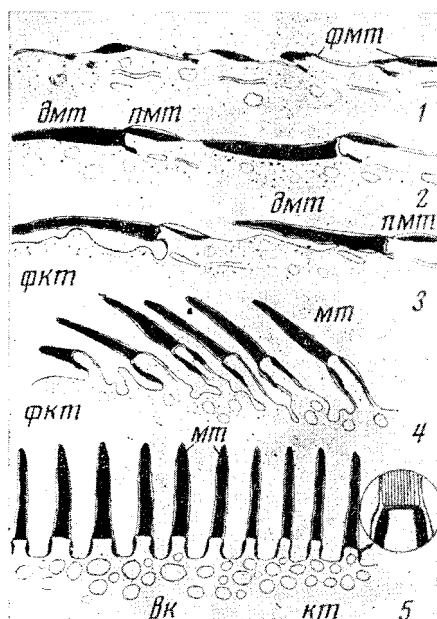
Рис. 1. Хроматограмма ⁽¹⁵⁾ фосфолипидного состава в исходных мицеллах (а), цитохром-С-фосфолипидных мицеллах «водного» (б) и «изооктанового» (в) комплексов, а также предварительно фиксированных глутаральдегидом мицеллы «водного» (г) и «изооктанового» (д) комплексов. 1 — ФЭА + глутар, 2 — цереброзиды, 3 — ФЭА, 4 — сульфатиды, 5 — фосфатидилхолин, 6 — сфингомиелин, 7 — фосфатидилинозитол.

Рис. 2. Поперечное сечение мембран «водного» комплекса, предварительно фиксированного глутаральдегидом и обработанного смесью хлороформ — метанол — HCl (а); видны белковые «скелеты» мембран в мицеллах (а) и в одиночных мембранах (а'). Поперечное сечение предварительно не фиксированных, обработанных ацетонами (б), а затем зафиксированных глутаральдегидом мембран «водного» (б) и зафиксированных осмием мембран «изооктанового» (в) комплексов; поперечное сечение мембран «водного» комплекса, контроль (в') и фиксированного глутаральдегидом при температуре +80° (г): видно увеличение ширины гидрофобной и гидрофильной зон мембран; поперечное сечение мембран «изооктанового» комплекса, обработанного пропанол-2 при концентрации в 250 мкг на 1 мг белка суспензии и зафиксированного глутаральдегидом (д).

0,8 μ , ширина 0,5—0,6 μ . При фиксации глутаральдегидом внутри базальной части просматриваются трубочки, гранулы, одна или несколько вакуолей. Проксимальная часть микротрихии отделена от дистальной плотной пластинкой толщиной около 150 $\text{\AA}$. Длина дистальной части достигает 2—3 μ . Содержимое этой части покрыто мембраной и представлено набором плотно упакованных трубочек диаметром 70—100 $\text{\AA}$ (рис. 1, e) (³).

Таким образом, микротрихии возникают и окончательно формируются между 7 и 8 сутками развития процеркоида, сохраняя принципиально сходное строение на всех последующих фазах развития *T. nodulosus* (у плероцеркоида и взрослой особи).

Рис. 2. Последовательные этапы формирования и обособления микротрихий кутикулы процеркоида *Triaenophorus nodulosus*: 1 — закладка микротрихий под кутикулярной мембраной, 2 — обособление микротрихий от формирующейся кутикулы, 3 — начальный этап выпрямления микротрихий, 5 — микротрихии на поверхности кутикулы сформированного процеркоида. В круге показаны детали микротрихии при большом увеличении — трубчатая дистальная часть и уплотненная — проксимальная. Обозначения те же, что на рис. 1



Возникновение такой структуры служит, по-видимому, для увеличения скорости поступления пищевых веществ в организм цестод, что, возможно, является решающим фактором для обеспечения активного роста паразитов на последующих стадиях их развития.

Важно подчеркнуть, что окончание формирования покровов на 8 сутки совпадает с полным развитием процеркоида в целом и его способностью заражать следующего промежуточного хозяина этого паразита — рыбу.

Биологический институт
Ленинградского государственного университета
им. А. А. Жданова
Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР
п. о. Борок Ярослав. обл.

Поступило
22 XII 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. А. Тимофеев, Цитология, 12, 9 (1970). ² В. А. Тимофеев, Б. И. Куперман, Паразитология, 1, 2 (1967). ³ В. А. Тимофеев, Б. И. Куперман, Паразитология, 2, 1 (1968). ⁴ F. Beguin, Zs. Zellforsch., 72, 1 (1966). ⁵ T. Braten, Zs. Parasitenkunde, 30, 1 (1968). ⁶ R. D. Zumsden, Zs. Parasitenkunde, 27, 4 (1966). ⁷ G. P. Morris, C. V. Finnegan, Canad. J. Zool., 47, 5 (1969). ⁸ J. Raj, J. D. Smith, Exp. Parasitol., 25, 1—3 (1969). ⁹ A. Rothman, J. Parasitol., 54 (1968).