

Железа хоботкового влагалища *Cloacotaenia megalops* (Cestoda: Hymenolepididae)

Н.А. Поспехова

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

e-mail: posna@ibpn.ru

РЕЗЮМЕ: Впервые изучена морфология железы хоботкового влагалища у ювенильных (из тонкого кишечника шилохвосты) и адультивных (прикрепленных к стенке клоаки) цестод *Cloacotaenia megalops* (Nitzsch in Creplin, 1829). Постоянная фиксация половозрелых паразитов к стенке клоаки осуществляется с помощью мощных присосок; на месте редуцированного хоботка располагается апикальное углубление, куда выводится секрет железы хоботкового влагалища. Она представляет собой группу специализированных цитонов тегумента, занимающую большую часть объема хоботкового влагалища и ограниченную его мускульной оболочкой. Наряду с дисковидными тельцами, железистые цитоны ювенильных цестод производят крупные (до 1,2 мкм), округлые, плотные гранулы. В железах адультивных, прикрепленных к стенке клоаки, цестод, вырабатываются эритроидные гранулы диаметром около 350 нм. Характерной особенностью железы на этой стадии является присутствие внутриядерных включений: пучков фибриллярного материала. Секрет железистых цитонов ювенильных и адультивных цестод поступает в дистальную цитоплазму тегумента апикальной ямки, апокриновым способом выделяется в просвет апикальной ямки и выводится наружу через ее устье. Обсуждается возможное функциональное значение внутриядерных включений железистых цитонов, а также секрета железы хоботкового влагалища на разных стадиях жизненного цикла цестоды.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Cestoda, тегумент, хоботковая железа, ультраструктура.

Rostellar sac gland in *Cloacotaenia megalops* (Cestoda: Hymenolepididae)

N.A. Pospekhova

*Institute of the Biological Problems of the North of FEB RAS, Portovaya St., 18, Magadan, 685000,
Russia.*

e-mail: posna@ibpn.ru

ABSTRACT: The morphology of the rostellar sac gland in juvenile (from a thin intestine of pintail) and adult (attached to a cloaca wall) cestodes *Cloacotaenia megalops* (Nitzsch in Creplin, 1829) is studied for the first time. Fixation of the adult parasites to a cloaca wall is carried out by means of powerful suckers; the apical pit, a homologue of rostellum, is a place for secret release from gland. It represents the group of specialized tegumentary

cytons, borrowing most part of rostellar sac's volume and limited by its muscular wall. Alongside with typical discoid bodies, the glandular cytones of juvenile cestodes produce large (up to 1,2 microns), round, dense granules. Glands of adult, attached to a cloaca wall, cestodes, produce erithroid granules with diameter about 350 nm. Prominent feature of rostellar sac gland at this stage is presence of intranuclear inclusions: a stuff with fibrillar material. The glandular secret in juvenile and adult cestodes is released via the distal cytoplasm of apical pit into their lumen by apocrine means. Possible functional significance of intranuclear inclusions and a secret of rostellar sac gland secretion at different stages of cestode life cycle are discussed.

KEY WORDS: Cestoda, tegument, rostellar gland, ultrastructure.

Введение

Покровы органов прикрепления цестод в наибольшей степени подвержены воздействию защитных реакций хозяина, что обуславливает необходимость развития механизмов, обеспечивающих сохранение целостности покровов и всего паразита. Одним из таких защитных механизмов является секреторная активность тегумента — покровного синцития, состоящего из наружного безъядерного слоя (дистальной цитоплазмы), открытого выростами — микротрихиями, и расположенных глубже перикарионов или цитонов. Последние связаны с наружным безъядерным слоем посредством цитоплазматических мостиков, служащих для транспорта синтезируемого цитонами секреторного материала. Судя по некоторым данным (Давыдов, Микряков, 1988), наиболее существенная роль в обеспечении защиты покровов цестод принадлежит специализированным железистым цитонам, которые чаще всего располагаются в переднем конце стробилы. У низших цестод (в частности, у представителей отрядов Pseudophyllidea, Caryophyllidea, Trypanorhyncha) описано два типа фронтальных желез, причем специализированные железистые цитоны относят обычно к первому типу, а железы, не связанные по своему происхождению с покровами и локализованные в медуллярной паренхиме — ко второму типу (Давыдов, Куперман, 1979; Gustafsson, Vaihela, 1981; Давыдов, Поддубная, 1988). Секрет желез первого типа посту-

пает в дистальную цитоплазму по цитоплазматическим мостикам, и выделяется (как правило, апокриновым способом) с поверхности тегумента. Железы второго типа имеют специализированные протоки, которые выходят на поверхность тегумента, минуя дистальную цитоплазму. Предполагается, что секрет желез первого типа (тегументальных) служит для подавления иммунных реакций хозяина (Давыдов, Микряков, 1988), а железы второго типа продуцируют секрет, лизирующий ткани хозяина в процессе внедрения в стенку кишечника, и могут рассматриваться как железы проникновения (Давыдов, Бисерова, 1985).

У представителей отряда Cyclophyllidea известны только покровные железы: железы проникновения у онкосфер (Rybicka, 1966; Lethbridge, 1980), и хоботковые железы ленточных форм (Smyth, 1969; Thompson et al., 1979). Последние не имеют каких-либо специализированных протоков, а их генетическое сходство с цитонами тегумента не вызывает сомнений. Они постоянно или периодически производят типичные для цитонов тегумента секреторные тельца, имеют сходные с обычными цитонами размеры и связаны цитоплазматическими отростками с дистальной цитоплазмой тегумента.

Мышечные стенки хоботка и хоботкового влагалища циклофиллид выделяют специализированные цитоны от прочих цитонов тегумента сколекса, играя, таким образом, роль оболочек желез. В этом качестве, а также в качестве возможного участника про-

цесса выведения секрета желез в зону контакта паразита и хозяина, мускулатура хоботкового аппарата является равноправным объектом исследования при изучении хоботковых желез. Надо сказать, что термин «железа» по отношению к специализированным цитонам тегумента хоботка циклофиллид используется не всеми авторами (Webb, 1984; Kumazawa, Yagi, 1988). Не существует и единого мнения относительно функционального значения секрета таких цитонов: кроме защитной функции (Thompson et al., 1979; Kumazawa, Yagi, 1988; Поспехова и др., 1988) обсуждаются также участие в адгезии паразита (Thompson et al., 1979), лизис тканей хозяина (Slais, 1961; Kumazawa, Yagi, 1988), нейроэндокринные функции (Davey, Breckenridge, 1967). Одной из причин таких расхождений является недостаточная изученность хоботковых желез у циклофиллид с различной экологией и степенью развития прикрепительных органов. Последние, в зависимости от вооружения и характера воздействия на организм хозяина, могут вызывать более или менее выраженную реакцию хозяина, что предполагает необходимость в большей или меньшей защищенности покровов самих органов фиксации паразита.

Немногочисленные исследования морфологии желез у представителей подотряда Hymenolepidata проводились, в основном, на типичных кишечных паразитах с развитыми присосками и вооруженными хоботками (Slais, 1961; Smyth, 1969; Поспехова и др., 1988; Stoitsova et al., 1997; Поспехова, Поспехов, 1998). Лишь в единичных случаях (Specian, Lumsden 1980; Давыдов и др., 1990) получены данные о строении желез у представителей видов с редуцированными (частично или полностью) органами фиксации. Анатомические особенности *C. megalops* (редуцированный хоботок и мощные присоски, обеспечивающие надежную фиксацию паразита к стенке клоаки), а также постоянный характер фиксации червя обуславливают, по-видимому, формирование уникальных для Hymenolepidata взаимо-

отношений с хозяином. Сколекс цестоды после попадания в кишечник окончательного хозяина увеличивается примерно в два раза (Спаская, 1966), причем основное увеличение размера происходит уже в прикрепленном состоянии за счет роста присосок. Фиксация и разрастание присосок ведут к значительной деформации участков слизистой, попавших в полость присосок, что вызывает нарушение нормального кровоснабжения и последующую дегенерацию тканей хозяина. Таким образом, характер взаимоотношений паразита и хозяина с момента попадания в кишечник ювенильных цестод претерпевает ряд изменений. Поэтому изучение морфологии железы *C. megalops* на разных этапах жизненного цикла, учитывая возможное ее участие в реализации паразито-хозяинных отношений, представляет значительный интерес.

Задачей настоящей работы явилось изучение морфологии железы хоботкового влагалища у ювенильных, еще не достигших метастолокации, и половозрелых, прикрепленных к стенке клоаки, цестод *C. megalops*.

Материалы и методы

Ювенильные цестоды *C. megalops* взяты из тонкого кишечника, а половозрелые — из клоаки шилохвосты (*Anas acuta*). Молодые цестоды свободно располагались в просвете кишки, тогда как половозрелые экземпляры можно было извлечь только вместе с участками слизистой клоаки, попавшими в полость присосок. Для фиксации у половозрелых цестод брался сколекс; ювенильные экземпляры фиксировались целиком.

Фиксацию проводили 4%-ным раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 7,2) в течение 2 ч. После фиксации материал отмывали в 0,1 М растворе сахарозы на фосфатном буфере (pH 7,4) 10–12 ч, и дополнительно фиксировали в 2%-ном растворе OsO₄ на ацетат-вероналовом буфере (pH 7,4) с сахарозой в течение 12 ч. Модификация известных методов фиксации (Palade, 1952; Caulfield, 1957; Sabatini et al.,

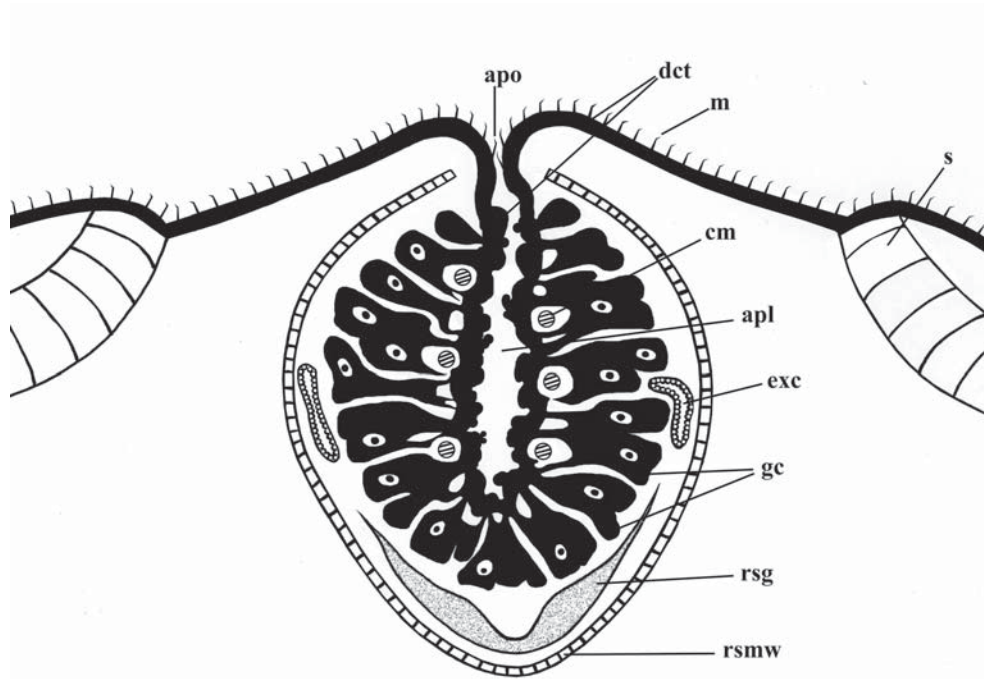


Рис. 1. Схематическое изображение апикальной части сколекса *Cloacotaenia megalops* (Nitzsch in Creplin, 1829).

Обозначения: apl — апикальная ямка; apo — устье апикальной ямки; cm — кольцевая мускулатура; dct — дистальная цитоплазма тегумента; exc — экскреторный канал; gc — железистые цитоны; m — микротрихии; rsg — ганглий хоботкового влагалища; rsmw — мышечная стенка хоботкового влагалища; s — присоска.

Fig. 1. Apical part of the scolex in *Cloacotaenia megalops* (Nitzsch in Creplin, 1829) (scheme).

Abbreviations: apl — apical pit lumen; apo — apical pit orifice; cm — circular muscle; dct — distal tegumentary cytoplasm; exc — excretory canal; gc — glandular cyton; m — microtriches; rsg — rostellar sac ganglion; rsmw — rostellar sac muscular wall; s — sucker.

1963) была предложена Л.Т. Плужниковым, руководителем группы электронной микроскопии лаборатории экологии гельминтов ИБПС, специально для объектов исследования лаборатории — паразитических червей, преимущественно — цестод из отряда Суслоphyllidea, паразитов теплокровных животных. Первоначально (см., например, Краснощеков, Плужников, 1981) для фиксации употреблялась наибольшая из рекомендованных Сабатини с соавторами (Sabatini et al., 1963) концентрация глутаральдегида (6,5%), однако впоследствии (Поспехова и др., 1988) она была снижена до 4% для предотвращения излишнего уплотнения тканей. Постфиксацию тетроксидом осмия проводили по методу Колфилда (Caulfield, 1957),

однако концентрация OsO_4 была увеличена до 2%, а время фиксации — до 10–12 ч, учитывая особенности фиксируемого материала — кишечных паразитов, имеющих высокую плотность покровов, и, как следствие, плохую проницаемость для фиксатора. Для тканей теплокровных животных Palade (1952) применял с равным успехом как 1%, так и 2%-ный OsO_4 , а Сабатини с соавторами (Sabatini et al., 1963) использовал увеличение концентрации тетроксид осмия и сроков обработки для повышения качества фиксации.

Перед заливкой в эпон-аралдит фиксированные кусочки ткани окрашивали в насыщенном растворе уранилацетата и обезвоживали в спиртах нарастающей концент-

рации. Срезы, полученные на ультрамикротоме LKB, докрашивали уранилацетатом, контрастировали свинцом по Рейнольдсу и исследовали в электронных микроскопах “Tesla” BS-500 и JEM-100C.

Полутонкие срезы окрашивали метиленовым синим по Моргенштерну (Morgenstern, 1969).

Результаты

Микроскопическая анатомия

Хоботковое влагалище *C. megalops* представляет собой мешковидное образование в апикальной части сколекса (Рис. 1; 2А,В). У половозрелых цестод размеры хоботкового влагалища составляют от 0,38х0,27 до 0,44х0,31 мм. От паренхимы сколекса хоботковое влагалище отделено тонкой (около 15 мкм) мышечной стенкой (гсмв на Рис. 2В), состоящей из примерно равных по толщине внутреннего циркулярного слоя и внешнего продольного, который прослеживается не постоянно. У некоторых экземпляров с внутренней стороны от слоя кольцевой мускулатуры обнаруживаются отдельные продольные мышцы (Рис. 2В, стрелки).

Апикальная ямка — гомолог редуцированного хоботка (Спасский, Спаская, 1954) — располагается в центре хоботкового влагалища и у разных экземпляров имеет форму либо узкой щели, либо объемистой полости с неровными стенками. Ее мускульная оболочка также состоит из двух слоев. Внутренний кольцевой слой мускулатуры представлен отдельными мышечными волокнами, лежащими в толще базальной пластинки глубже дистальной цитоплазмы тегумента (далее — тегумента) апикальной ямки. Внешний (продольный) слой мускулатуры имеет небольшую толщину (около 1 мкм).

Основной объем хоботкового влагалища занят модифицированными цитонами тегумента, образующими компактный железистый синцитий, который на светооптических препаратах характеризуется более интенсив-

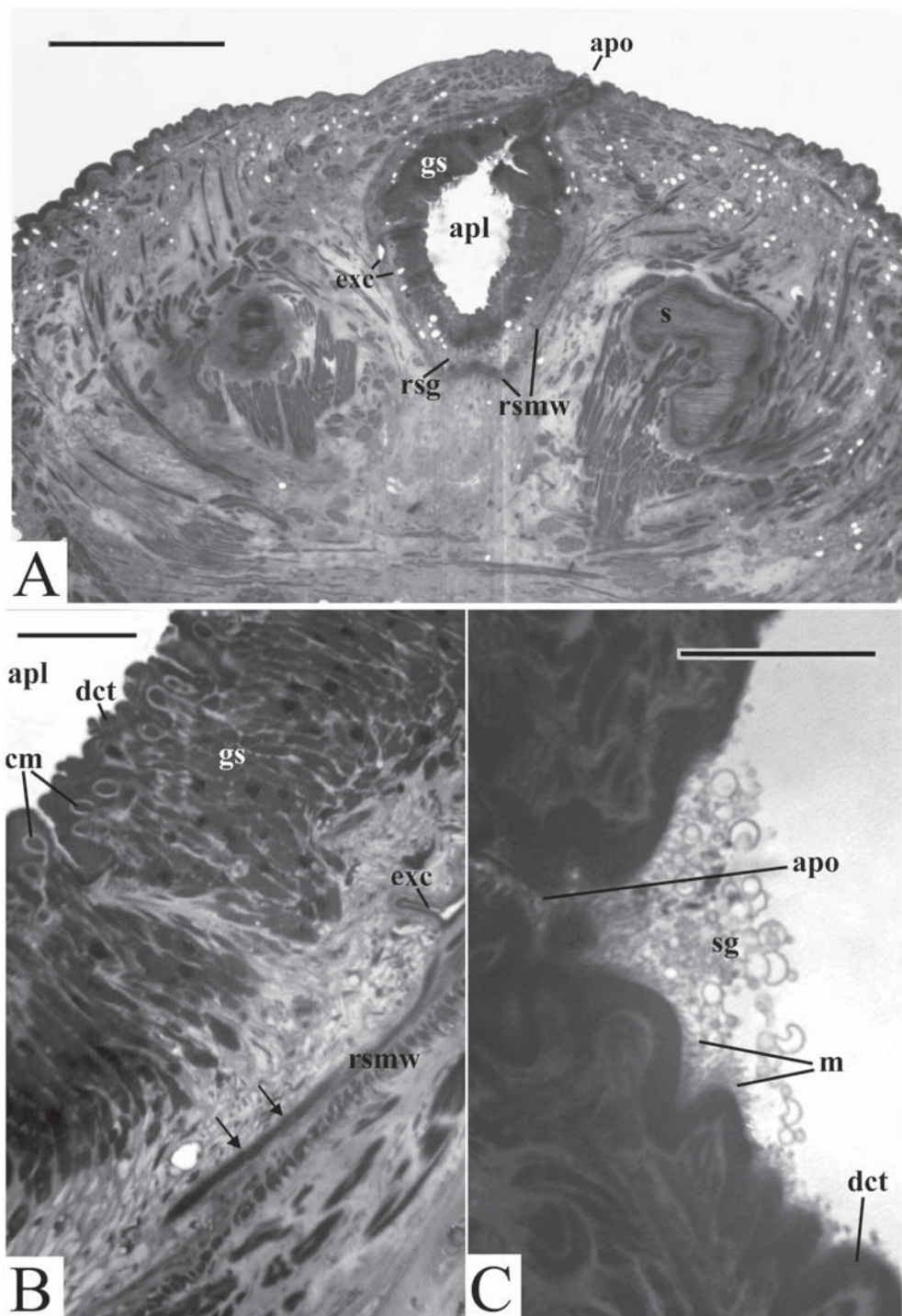
ной окраской, чем прочие ткани сколекса. Железистые цитоны удлиненной формы располагаются по радиусам от стенок хоботкового влагалища к тегументу апикальной ямки, с которым они связаны цитоплазматическими отростками. В полости апикальной ямки можно видеть скопления секреторного материала, который выводится за пределы сколекса через устье апикальной ямки (рис. 2С). Небольшой парный ганглий хоботкового влагалища и крупные экскреторные сосуды располагаются по периферии хоботкового влагалища (Рис. 2А, В).

Ультраструктура

Тонкая морфология железы хоботкового влагалища и ее секрета различаются у ювенильных и адультивных цестод.

У ювенильных цестод синцитий железы образован, в основном, массивными перикарионами (Рис. 3А); отростки, напротив, сравнительно небольшие и немногочисленные. Ядра овальные или полигональные, 3–4 мкм в диаметре, с хорошо выраженным ядрышком. Гетерохроматин располагается вблизи ядерной оболочки. Наружная мембрана ядерной оболочки, как правило, усеяна рибосомами. Гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР) хорошо развит, зоны Гольджи представлены скоплением везикул, самые крупные из которых частично заполнены плотным материалом. Сформированные секреторные гранулы имеют размеры от 150 нм до 1–1,2 мкм (Рис. 3В).

Среди секреторных гранул рассеяны отдельные дисковидные тельца, типичные для цитонов тегумента, а также многочисленные митохондрии. Большинство из них (в особенности, крупные митохондрии) содержат везикулы, либо имеют уменьшенное число и неправильное расположение крист. Регулярно встречаются митохондрии с явными признаками деструкции; они представляют собой ограниченные мембранами полости, содержащие фрагменты крист. Митохондрии, находящиеся в цитонах тегумента



за пределами хоботкового влагалища, как правило, не имеют признаков деструкции.

В передней части железы, вблизи апикальной ямки, встречается больше крупных гранул, чем в базальной части железы. Секрет, поступая в дистальную цитоплазму апикальной ямки, выводится апокриновым способом в ее полость и через устье выделяется за пределы сколекса; выделения секрета с поверхности тегумента передней части сколекса мы не наблюдали. Тегумент апикальной ямки имеет многочисленные инвагинации и на всем протяжении лишен микротрихий; они появляются лишь в устье апикальной ямки (Рис. 1).

У половозрелых цестод ткань железы выглядит более рыхлой из-за большого количества цитоплазматических отростков и значительных промежутков между отдельными участками синцития (Рис. 4А). Ядра мелкие, полигональные (Рис. 4В). Ядрышко круглое, менее плотное, чем глыбки гетерохроматина, с которыми оно иногда непосредственно контактирует. Достаточно часто в карิโอплазме наблюдаются внутриядерные включения, имеющие вид параллельно расположенных фибрилл, собранных в небольшие пучки. Диаметр индивидуальной фибриллы — около 10 нм, длина — до 600 нм, средняя длина 180 нм. В единичных случаях наблюдаются тонкие нитевидные контакты внутриядерных включений с ядрышками.

Форма секреторных гранул отличается значительным разнообразием: в пределах одного цитона можно видеть округлые, овальные, гантелевидные, а также кольцевые структуры (Рис. 4А, В; 5В). Отмеченные

морфологические типы встречаются примерно с одинаковой частотой, имеют близкие линейные размеры — около 350 нм (имеется в виду больший диаметр овальных, или длинна гантелевидных гранул) и сходную электронную плотность заполняющего материала. Часто встречаются переходные формы от одного типа к другому (например, полукольца или бобовидные гранулы). На этом основании можно предположить, что все отмеченные разновидности секреторных включений являются срезами в различных плоскостях одних и тех же эритроидных гранул. Типичные для цитонов тегумента дисковидные тельца в небольшом количестве отмечены в отростках. Они имеют меньшую плотность, чем эритроидные гранулы, а их диаметр составляет 160–180 нм.

Дистальная цитоплазма тегумента, покрывающего апикальную ямку, имеет неравномерную толщину от 1 до 3 мкм за счет многочисленных выростов (Рис. 5А, В) и лишена микротрихий.

Секреторные гранулы попадают в дистальную цитоплазму из железы по цитоплазматическим связям, пронизывающим толстую базальную пластинку между мышечными волокнами. Выросты дистальной цитоплазмы с секреторными гранулами отделяются в просвет апикальной ямки.

Выведение секрета в зону контакта паразита и хозяина происходит через устье апикальной ямки (Рис. 2С). Тегумент апикальной части сколекса вокруг устья апикальной ямки покрыт микротрихиями и не имеет морфологических признаков выведения секреторного материала.

Рис. 2. Полутоноккий продольный срез сколекса адультивной *Cloacotaenia megalops*.

А — общий вид; В — фрагмент хоботкового влагалища с железой; С — выделение секрета железы через устье апикальной ямки. Обозначения: apl — апикальная ямка; apo — устье апикальной ямки; cm — кольцевая мускулатура; dct — дистальная цитоплазма тегумента; exc — экскреторный канал; gs — железистый синцитий; m — микротрихий; rsg — ганглий хоботкового влагалища; rsmw — мышечная стенка хоботкового влагалища; s — присоска; sg — железистый секрет. Масштаб: А — 0, 2 мм; В, С — 0,02 мм.

Fig. 2. Semithin longitudinal section of the scolex in adult *Cloacotaenia megalops*.

A — general view; B — the part of rostellar sac with gland; C — secret releasing through the apical pit orifice. Abbreviations: apl — apical pit lumen; apo — apical pit orifice; cm — circular muscle; dct — distal tegumentary cytoplasm; exc — excretory canal; gs — glandular syncytium; m — microtriches; rsg — rostellar sac ganglion; rsmw — rostellar sac muscular wall; s — sucker; sg — glandular secret. Scale bar: A — 0.2 mm; B, C — 0.02 mm

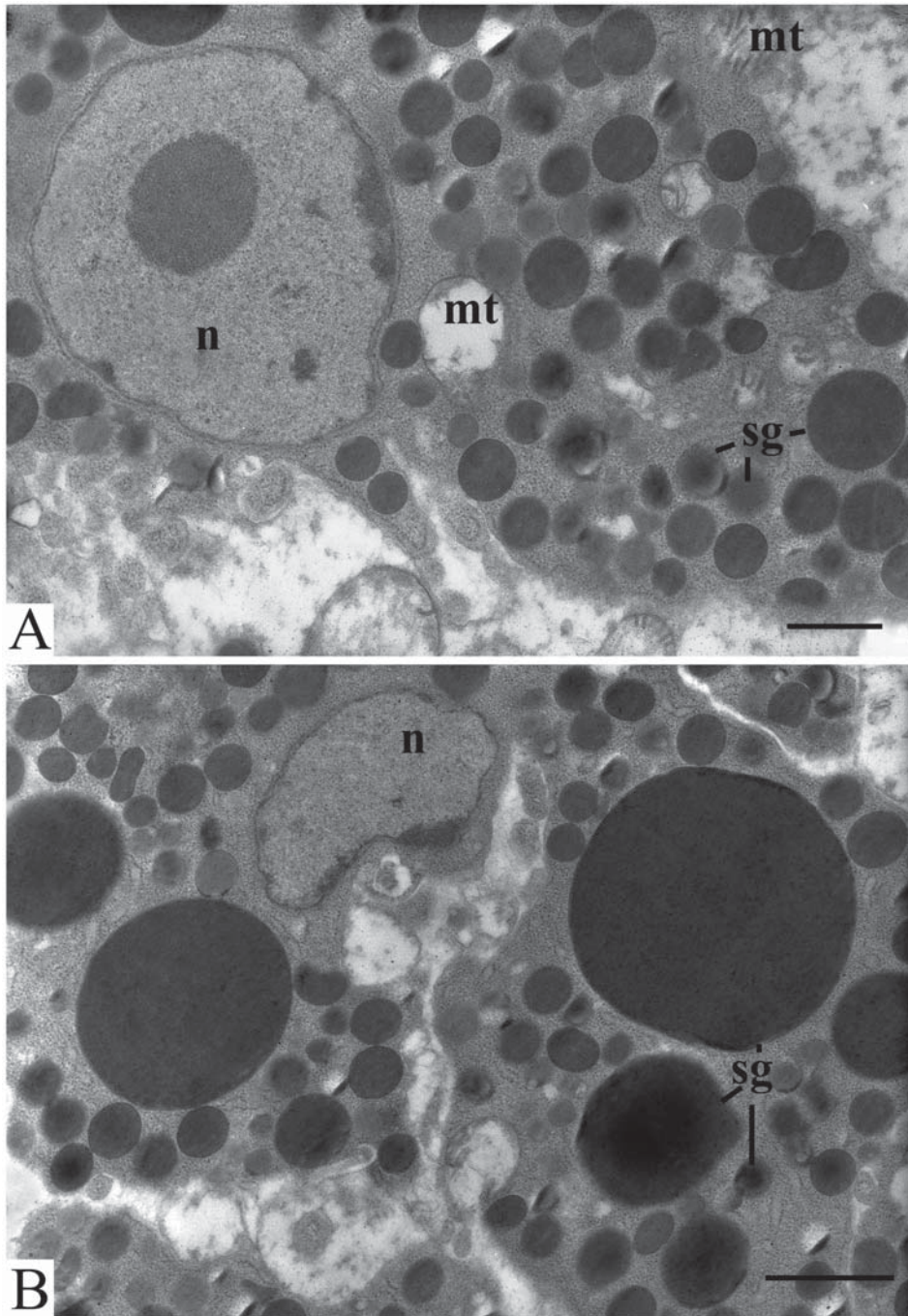


Рис. 3. Железа ювенильной *Cloacotaenia megalops*.

A — железистый цитон (mt — митохондрии, n — ядро, sg — секреторные гранулы); B — фрагмент цитона с секреторными гранулами разного размера. Масштаб — 0,5 мкм.

Fig. 3. Gland in juvenile *Cloacotaenia megalops*.

A — glandular cyton (mt — mitochondrion, n — nucleus, sg — secretory granules); B — Fragment of cyton with different size of secretory granules. Scale bars — 0.5 μ m.

У ювенильных и адультивных *C. megalops*, несмотря на близкое соседство железистого синцития с экскреторными каналами и элементами нервной системы, непосредственных морфологических контактов между ними обнаружено не было.

Обсуждение

Мускулатура хоботкового аппарата высших цестод, помимо своей основной функции — управления движением хоботка и крючьев, выполняет и функцию оболочки хоботковых желез, которая в случае редукции хоботка становится основной. Субтегументальная мускулатура апикальной ямки *C. megalops*, возможно, принимает участие в процессе выделения секрета. Во всяком случае, у живых экземпляров ювенильных *C. megalops* мы отмечали существенную деформацию просвета апикальной ямки и всего хоботкового влагалища.

У цестод с развитым хоботком отростки железистых цитонов хоботкового влагалища направляются в переднюю часть сколекса, следуя вдоль стенок собственно хоботка, а секреторный материал попадает в тегумент хоботка и рострума (Поспехова, 2001). Выведение секрета, как правило, приурочено к хоботку, его апикальной или латеральной (в зависимости от формы хоботка) поверхностям, которые лишены микротрихий (Поспехова и др., 1988; Stoitsova et al., 1997; Поспехова, Поспехов, 1998).

У *C. megalops* редукция хоботка вызвала смещение зоны выведения секрета; она оказалась скрытой в полости апикальной ямки, тогда как у цестод с развитым хоботком выведение секрета осуществляется в наиболее близких к тканям хозяина участках. Подобное смещение зоны выведения секрета описано ранее у цестоды *Hymenolepis diminuta*, также имеющей редуцированный хоботок, хотя авторы (Specian, Lumsden, 1980) специально не останавливаются на этом факте.

Отсутствие микротрихий в зонах выведения секрета хоботковых желез (передняя

поверхность хоботка и складка в передней части хоботкового влагалища), отмечено у двух представителей сем. Dilepididae — *Vitta riparia* и *Angularella beema* (Stoitsova et al., 1997). Отсутствие микротрихий при апокриновом (как у *C. megalops*) способе выведения секрета выглядит объяснимым, поскольку в зоне выведения происходит постоянная отщиповка фрагментов цитоплазмы с секреторными гранулами. Однако для желез *V. riparia* и *A. beema* авторы (Stoitsova et al., 1997) предполагают возможность выведения секрета путем экзоцитоза.

Голокриновый тип секреции характерен для хоботковых желез Taeniidae, у которых отсутствует хоботковое влагалище, а небольшая группа железистых цитонов располагается в апикальной части хоботка (Smyth, 1969; Thompson et al., 1979). Возможно, эти два факта взаимосвязаны, и голокриновый способ выведения материала является своеобразной компенсацией малого объема железы.

Анализируя литературные и наши собственные данные, можно утверждать, что у представителей подотряда Hymenolepidata с развитыми вооруженными хоботками хоботковые железы представляют собой массивные образования с признаками высокой синтетической активности (Поспехова и др., 1988; Давыдов и др., 1990; Stoitsova et al., 1997; Поспехова, Поспехов, 1998). Собственно, степень развития хоботка коррелирует с величиной желез, так как чем больше хоботок и хоботковое влагалище, тем массивнее железы, которые занимают основной объем хоботкового влагалища и хоботка.

Кажущееся отступление от этого правила, которое мы наблюдаем в случае с *C. megalops* (объемное хоботковое влагалище и развитая железа при редуцированном хоботке), объясняется, вероятно, необходимостью защиты от иммунных реакций хозяина, которые провоцируются повреждающим действием мощных присосок.

Морфологические различия желез молодых и половозрелых цестод не исчерпываются лишь структурой секреторных продук-

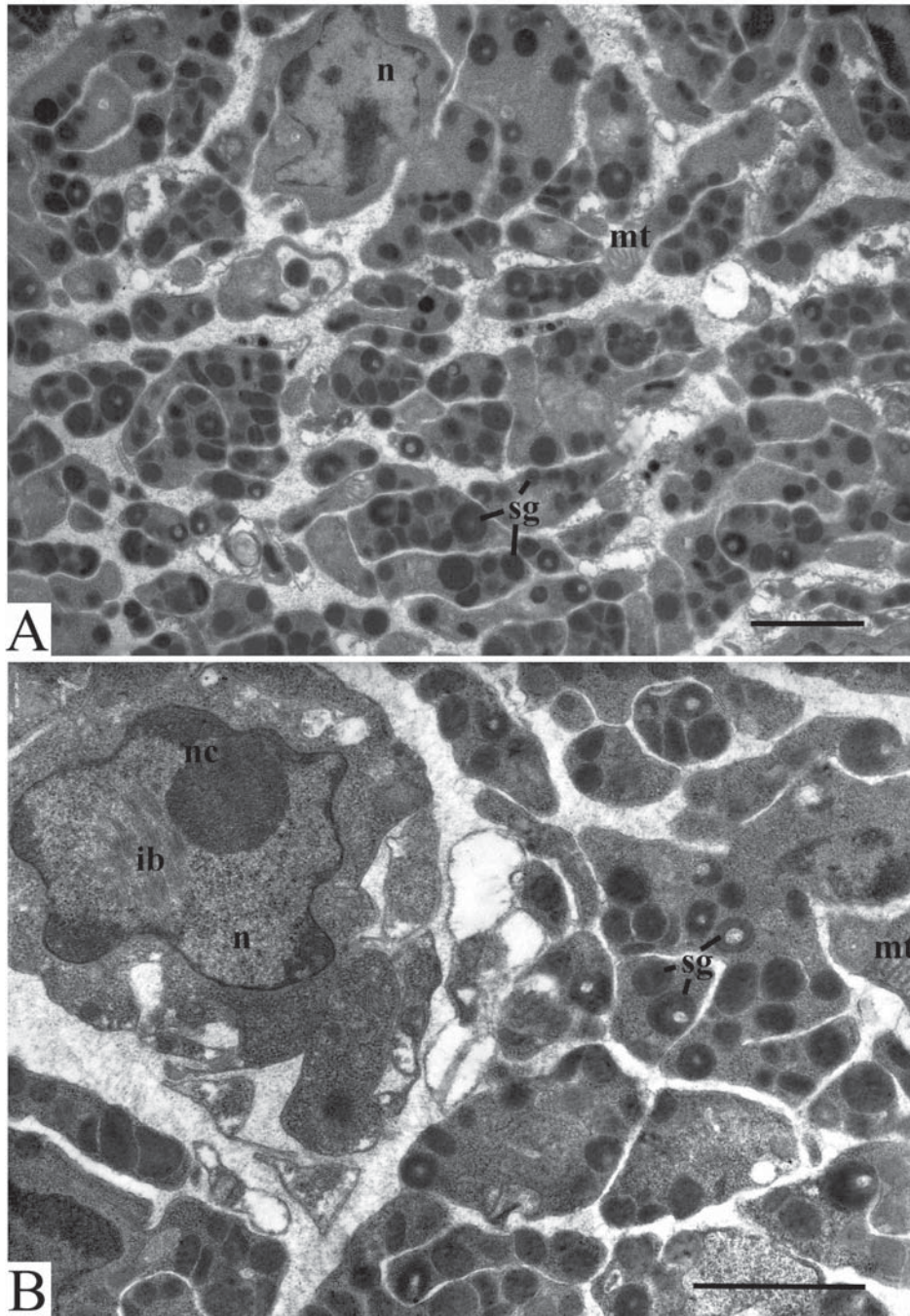


Рис. 4. Железа половозрелой *Cloacotaenia megalops*.

А — перикарион и отростки; В — фрагмент с ядром (n), ядрышком (nc) и внутриядерными включениями (ib). Масштаб — 1 мкм.

Fig. 4. Gland in mature *Cloacotaenia megalops*.

A — pericaryon and processes; B — fragment with nucleus (n), nucleolus (nc) and intranuclear bodies (ib). Scale bars — 1 μ m.

тов. Сюда следует отнести и увеличение количества отростков в синцитии половозрелых цестод, и появление таких специфических образований, как внутриядерные включения.

Ядерные (или внутриядерные) включения были описаны ранее у *Hymenolepis microstoma* в покровных (преимущественно), мышечных и нервных клетках сколекса (Webb, 1984) и у *Echinococcus multilocularis* в хоботковых цитонах (Herbaut et al., 1988). На примере *H. microstoma* удалось установить момент появления внутриядерных включений в хоботковом тегументе (Webb, 1984): он совпадает по времени с достижением цестодой ее постоянного места локализации в желчном протоке. Автор предполагает, что такое совпадение не случайно, и что оно, наряду с другими признаками, свидетельствует о высокой синтетической активности данных участков синцития, которая приурочена к освоению новой экологической ниши. Единственным моментом, который, как ему кажется, ставит под сомнение подобное предположение, является уникальность явления для данного вида цестод и отсутствие подобных включений у других изученных видов. Однако это соображение могло считаться основательным лишь до появления других публикаций с описаниями ядерных включений у цестод. Авторы следующей по времени работы (Herbaut et al., 1988), в которой дано описание внутриядерных включений (причем один из видов включений весьма схож по морфологии с фибриллярными включениями *H. microstoma*) у эхинококка, отмечают, что, по-видимому, хоботковые цитоны, имеющие сходные внутриядерные включения, обладают некоторыми сходными свойствами. Однако по причине отсутствия у *H. microstoma* электронноплотных внутриядерных включений, имеющих у *E. multilocularis*, дальнейших предположений о характере этих свойств не следует. По нашим наблюдениям (Поспехова, 2001), среди гименолепидат наличие внутриядерных включений самого разного типа является чертой достаточно обычной. А по-

скольку такие включения чаще всего обнаруживаются в хоботковых цитонах, которые, кроме выработки железистого секрета, обеспечивают и текущие нужды тегумента (никаких других цитонов, кроме железистых в хоботковом влагалище не имеется), то предположение Вебба (Webb, 1984) о связи внутриядерных включений с повышенной синтетической активностью представляется вполне обоснованным.

Характерной чертой морфологии железистых цитонов является присутствие в них большого количества митохондрий с признаками деструкции, что отмечалось нами и ранее (Поспехова и др., 1988), тогда как цитоны тегумента за пределами хоботкового аппарата таких особенностей не имеют. Вероятно, этот факт можно объяснить более интенсивными процессами обмена, синтеза и выведения веществ в железистых цитонах, которым соответствуют и более выраженные процессы смены популяций митохондрий.

У представителей двух из исследованных видов (*H. diminuta* и *D. undula*) отмечены возрастные изменения морфологии секрета железистых цитонов (Specian, Lumsden, 1980; Поспехова и др., 1988), которое авторы связывают с определенными этапами развития паразито-хозяйинных взаимоотношений. В частности, предполагается, что появление нового типа секрета является ответом на развитие иммунных реакций хозяина.

Что касается возрастных изменений морфологии секрета желез *C. megalops*, то можно предположить, что начальные этапы фиксации червя к стенке клоаки осуществляются при помощи секрета, имеющего адгезивные свойства. В дальнейшем, с усилением повреждающего действия присосок, более актуальной становится защитная функция, и возможно, изменение морфологии секрета означает также приобретение им защитных свойств.

Специфические особенности взаимоотношений с хозяевами у низших цестод обеспечиваются деятельностью фронтальных желез разного происхождения (Давыдов, Куперман, 1979; Давыдов, Бисерова, 1985;

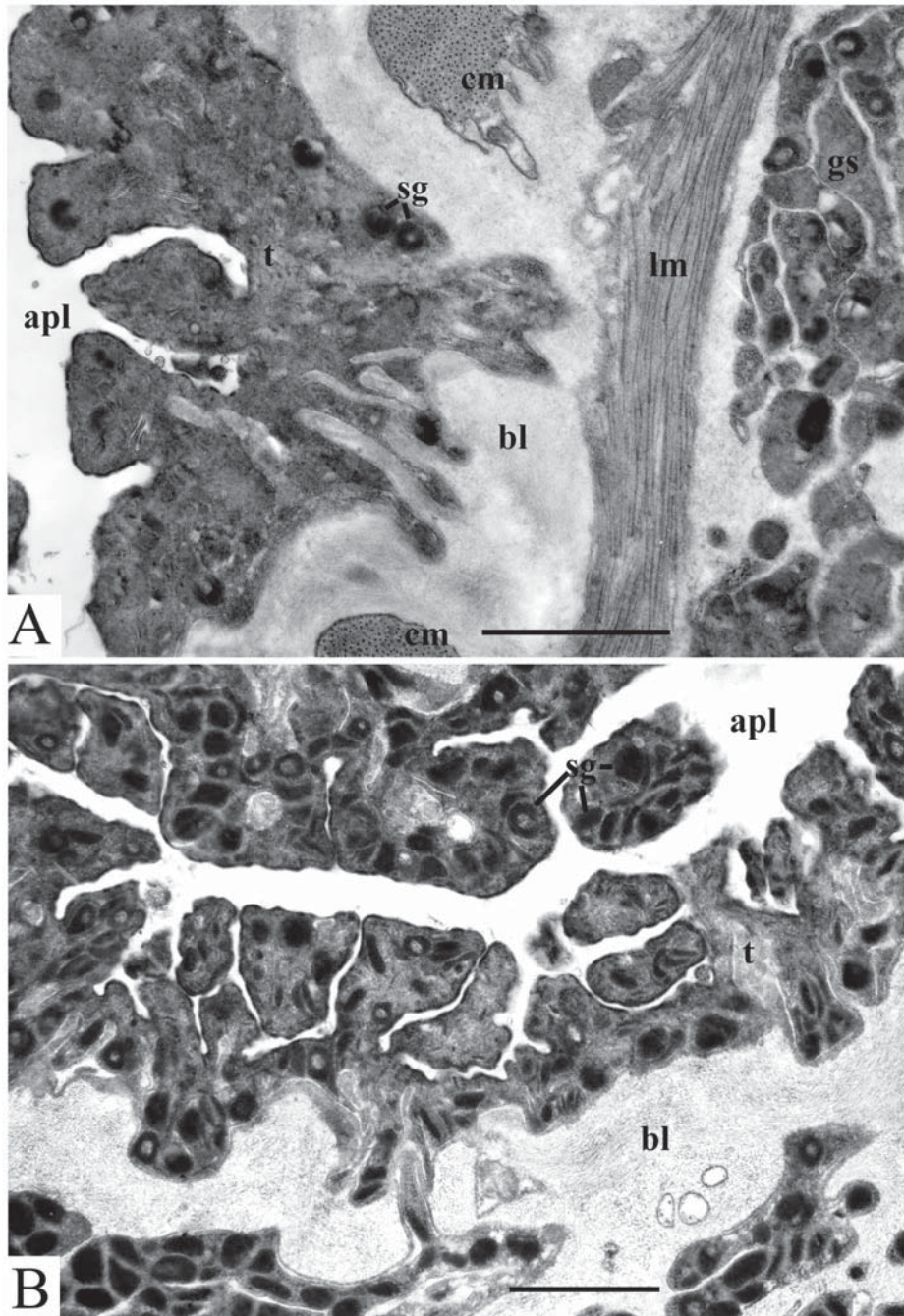


Рис. 5. Апикальная ямка половозрелой *Cloacotaenia megalops*.

A — продольный, B — поперечный срезы. Обозначения: apl — просвет апикальной ямки, bl — базальная пластинка, cm — кольцевая мускулатура, gs — железистый синцитий, lm — продольная мускулатура, t — дистальная цитоплазма тегумента. Масштаб — 1,5 мкм.

Fig. 5. Apical pit in mature *Cloacotaenia megalops*.

A — longitudinal, B — transverse section. Abbreviations: apl — apical pit lumen, bl — basal lamina, cm — circular muscle, gs — glandular syncytium, lm — longitudinal muscle, t — tegumentary cytoplasm. Scale bars — 1.5 μm .

McGulloch, Fairweather, 1989). У циклофиллид известны только покровные железы, локализованные в пределах хоботкового аппарата, которые, вероятно, обеспечивают все разнообразие отношений паразит-хозяин в зоне фиксации.

В заключение можно добавить, что дальнейшее изучение морфологии желез циклофиллид, а также паразито-хозяйинного пространства представляется весьма актуальным для понимания особенностей паразито-хозяйинных отношений.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Президиума ДВО РАН (проект № 06-III-A0-6-178) и РФФИ — ДВО РАН «Дальний Восток» (проект № 06-04-96027)

Литература

- Давыдов В.Г., Бисерова Н.М. 1985. Морфология двух типов фронтальных желез *Grillotia erinaceus* (Cestoda, Труранорхнча) // Паразитология. Т.19. С.32–37.
- Давыдов В.Г., Куперман Б.И. 1979. Структура фронтальных желез у представителей трех отрядов цестод // Труды Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. №38–41. С.177–188.
- Давыдов В.Г., Микряков В.Р. 1988. Адаптивные структуры тела некоторых цестод, связанные с защитой паразитов от влияния организма хозяев // Труды ГЕЛАН. Т.36. С.88–100.
- Давыдов В.Г., Поддубная Л.Г. 1988. Функциональная морфология фронтальных и маточных желез у представителей цестод отряда Caryophyllidea // Паразитология. Т.22. С.449–456.
- Давыдов В.Г., Поспехова Н.А., Юрлова Н.И. 1990. Ультраструктурная организация сколекса и покровов стробилы *Gastrotaenia dogieli* (Cestoda : Hymenolepididae) // Паразитология. Т.24. С.207–215.
- Поспехова Н.А. 2001. Морфо-функциональные особенности сколекса циклофиллид. Автореф. канд. дисс. М. 23 с.
- Поспехова Н.А., Краснощекоев Г.П., Плужников Л.Т. 1988. Железистый аппарат хоботка *Dilepis undula* (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. Т.22. С.14–20.
- Поспехова Н.А., Поспехов В.В. 1998. Ультраструктура сколекса *Diorchis stefanski* (Cestoda : Hymenolepididae). Хоботковая железа // Паразитология. Т.32. С.538–543.
- Спаская Л.П. 1966. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука. 699 с.
- Спаский А.А., Спаская Л.П. 1954. Построение системы гименолепидид, паразитирующих у птиц // Труды ГЕЛАН. Т.7. С.55–119.
- Caulfield J.B. 1957. Effects of varying the vehicle for OsO₄ in tissue fixation // J. Biohys. Biochem. Cyt. Vol.3. P.827–830.
- Gustafsson M.K.S., Vaihela B. 1981. Two types of frontal glands in *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidea) and their fate during the maturation of the worm // Zeitschrift fur Parasitenkunde. Vol.66. P.145–154.
- Davey K.G., Breckenridge W.R. 1967. Neurosecretory cells in a cestode, *Hymenolepis diminuta* // Science. Vol.158. P.931–932.
- Herbaut C., Petavy A.-F., Deblock S., Gabrion C. 1988. Nuclear inclusions in the rostellar cells of *Echinococcus multilocularis* (Cestoda) // Parasitology Research. Vol.74. P.399–402.
- Kumazawa H., Yagi K. 1988. Rostellar gross anatomy and the ultrastructural and histochemical characterization of the rostellar tegument-related structures in *Hymenolepis nana* // International Journal for Parasitology. Vol.18. P.739–746.
- Lethbridge R.C. 1980. The biology of the oncosphere of cyclophyllidean cestodes. Review article // Helminthological Abstracts. Vol.49. P.60–72.
- McGulloch J.S., Fairweather I. 1989. The fine structure and possible function of scolex gland cells in *Trilocularia acanthiaevulgaris* (Cestoda, Tetraphyllidea) // Parasitology Research. Vol.75. P.578–582.
- Morgenstern E. 1969. Vergleichende lichtoptische Untersuchungen in Rahmen elektronenmikroskopischer Arbeiten an ultradunnen Schnitten. II. Farbmethode // Mikroskopie. Bd.25. S.250–260.
- Palade G.E. 1952. A study of fixation for electron microscopy // Journal of Experimental Medicine. Vol.95. P.285–298.
- Rybicka K. 1966. Embryogenesis in Cestodes // Advances in Parasitology. Vol.4. P.107–186.
- Sabatini D.D., Bensch K., Barnett R.J. 1963. Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation // Journal of Cell Biology. Vol.17. P.19–58.
- Slais J. 1961. Lesions of the intestinal mucosa of ducks caused by *Aploparaxis furcigera* (Rudolphi) and *Hymenolepis parvula* (Kowalewski) // Helminthologia. Vol.3. P.316–321.
- Smyth J.D. 1969. The physiology of cestodes. 1st edn. Oliver & Boyd : Edinburgh. 279 p.
- Specian R.D., Lumsden R.D. 1980. The microanatomy and fine structure of the rostellum of *Hymenolepis diminuta* // Zeitschrift fur Parasitenkunde. Bd.63. S.71–88.
- Stoitsova S.R., Georgiev B.B., Dacheva R.B., Vinarova M.I. 1997. Scolex glands associated with the rostellum in three species of the Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidea) // Acta Zoologica (Stockholm). Vol.78. P.187–193.

- Thompson R.C.A., Dunsmore J.D., Hayton A.R. 1979. *Echinococcus granulosus*: secretory activity of the rostellum of the adult cestode in situ in the dog // Experimental Parasitology. Vol.48. P.144–163.
- Webb R.A. 1984. Intranuclear bodies in the tissue of the scolex of the cestode *Hymenolepis microstoma* // Canadian Journal of Zoology. Vol.62. P.107–111.