

**Структура и дифференцировка тканей
цистицеркоидов. 2. Дифференцировка тканей
хвостового придатка у типичной диплоцисты
Aploparaksis bulbocirrus (Cestoda: Hymenolepididae)**

В.П. Никишин

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18, Магадан 685000
Россия, e-mail: nikishin@ibpn.ru*

РЕЗЮМЕ: Изучена тонкая организация экзоцисты у развивающегося и зрелого цистицеркоида *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968. На стадии первой инвагинации в составе экзоцисты выявлены элементы пограничной и мышечной тканей, а также немногочисленные малодифференцированные клетки. В экзоцисте зрелого цистицеркоида помимо тегумента и мышечных элементов выявляются «темные» клетки, предположительно рассматриваемые как модификации малодифференцированных клеток. Клетки соединительных тканей не обнаружены. Для сформированной экзоцисты характерны различия в строении тегумента ее внешней и внутренней поверхностей, деструктивные изменения тегумента после инвагинации сколекса, низкая степень дифференцировки миобластов. Полученные данные свидетельствуют о защитной и трофической функциях экзоцисты у исследованных типичных диплоцист.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: цистицеркоид, типичная диплоциста, ультраструктура, первая инвагинация, сколексогенез, хвостовой придаток, экзоциста.

**Structure and differentiation of tissues of cysticercoids.
2. Differentiation of the exocyst in typical diplocyst of
Aploparaksis bulbocirrus (Cestoda: Hymenolepididae)**

V.P. Nikishin

Institute of the Biological Problems of the North, Portovaya Str. 18, 685000 Magadan, Russia, e-mail: nikishin@ibpn.ru

ABSTRACT: The fine structure of tail appendix of the typical diplocyst *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 since first invagination up to stage of mature cysticercoid has been investigated. In composition of exocyst elements of epithelial and muscle tissues are defined and, besides, few low-differentiated cells of peculiar organization (“dark cells”) are found. Elements of the connective tissue are not revealed. The exocyst histogenesis is characterized by differences in tegument construction of its outer and inner surfaces, destructive changes of tegument after invagination of scolex, low-differential level of myocytes. The obtained data support the idea of protective and trophic functions of exocysts.

KEY WORDS: cysticeroid, diplocyst, ultrastructure, first invagination, scolexogenesis, tail appendix, exocyst.

Введение

В предыдущей публикации (Никишин, 2007) были рассмотрены особенности организации метацестоды *Aploparaksis bulbocirrus* на раннем этапе постэмбриогенеза — стадиях образования первичной полости и удлинения. Было показано, что дифференцировка, наблюдаемая в раннем ларвогенезе аплопараксид (Бондаренко, Контримавичус, 2006), сопровождается смещением основного пула герминативных клеток в переднюю часть (цистосколекс) развивающейся метацестоды, из которой в дальнейшем формируются сколекс, шейка и циста (эндоциста) цистицеркоида. При этом дифференцировка тегумента в заднем отделе тела несколько опережает таковую в переднем. В настоящей статье представлены результаты исследования тканевой организации хвостового придатка у метацестод *Aploparaksis bulbocirrus* на последующих стадиях развития: первой инвагинации, сколексогенеза и сформированного цистицеркоида.

Материал и методы

Материалы и методика приготовления препаратов описаны в нашей предыдущей работе (Никишин, 2007). Изученные метацестоды находились на стадиях первой инвагинации, сколексогенеза и сформированного цистицеркоида (последняя стадия была изучена только на свето-микроскопическом уровне). Названия стадий развития метацестод даны в соответствии с терминологией С.К. Бондаренко и В.Л. Контримавичуса (2006).

Результаты

На рисунке 1 представлены схемы организации типичной диплоцисты и ее хвостового придатка на стадиях развития от образования первичной полости до сколексогенеза.

Стадия первой инвагинации

На стадии первой инвагинации передняя часть метацестоды погружается в заднюю, которая, таким образом, преобразуется в экзоцисту. По окончании первой инвагинации экзоциста представляет собой незамкнутую двустенную оболочку, образованную двумя клеточными пластами со щелевидной первичной лакуной между ними (Рис. 1С, D, E, 2А, С). В заднем отделе экзоцисты, где она связана с зачатком цистосколекса, и в области эмбриональных крючков первичная лакуна не выражена (Рис. 2В). Толщина клеточных пластов неодинакова: пласт, прилежащий к наружной поверхности экзоцисты, состоит обычно из трех-четырех слоев клеток, а на противоположной стороне он образован одним, или реже двумя клеточными слоями (Рис. 3, 4). Состав клеточных пластов экзоцисты на стадии первой инвагинации сходен с описанным в заднем отделе метацестоды на стадии удлинения (Никишин, 2007). В составе клеточных пластов можно выделить цитоны тегумента, мышечные клетки, малодифференцированные клетки и клетки с признаками деструкции, располагающиеся вдоль границы первичной лакуны.

Тегумент экзоцисты покрыт микроворсинками диаметром 0,12–0,15 мкм, визуально более многочисленными и более длинными на внешней поверхности экзоцисты, чем на внутренней (Рис. 3). Микроворсинки имеют цилиндрическую форму с истонченными дистальными участками, которые, однако, не заканчиваются апикальными расширениями подобно тому, как это имеет место на предыдущей стадии развития (Никишин, 2007). Дистальная часть тегумента (эктоцитоплазма) представлена умеренно-плотным цитоплазматическим слоем, толщиной 0,3–0,5 мкм, с обеих сторон ограниченным цитоплазматическими мембранами. Наружная мембрана переходит на микроворсинки, а



Рис. 1. Схемы организации типичной диплоцисты *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на разных стадиях ее развития (относительные размеры не соблюдены).

Стадии: А — первичной лакуны, В — удлинения, С — начала первой инвагинации, D — завершения первой инвагинации и начала сколексогенеза, E — завершения сколексогенеза. Обозначения: eh — эмбриональные крючья, en — эндочиста, ex — экзоциста, ip — выходное отверстие, lp — первичная полость, sc — сколекс.

Fig 1. Schematic representation of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at different stages of development.

A — form of primary body cavity, B — elongation, C — eginning of first invagination, D — completion of first invagination and beginning of scolexogenesis, E — scolexogenesis. Abbreviations: eh — embryonic hooks, en — endocyst, ex — exocyst, ip — invaginated pore, lp — lacuna primitiva, sc — scolex.

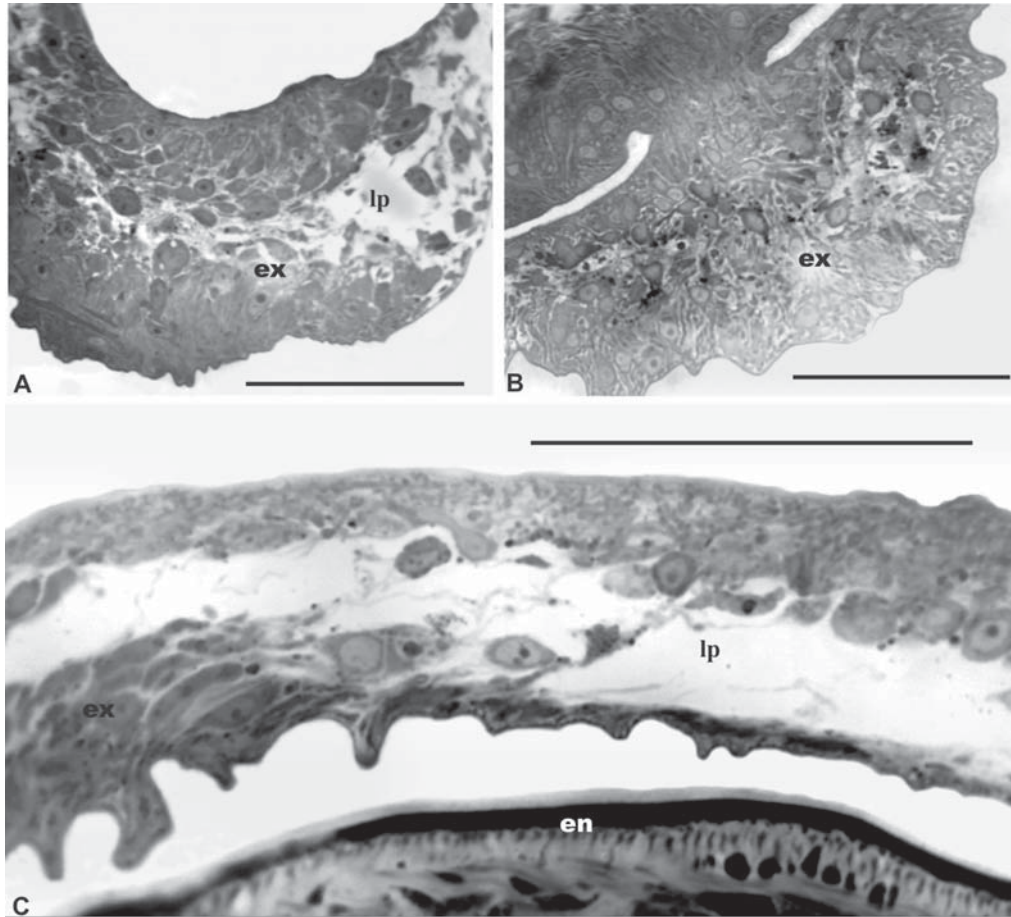


Рис. 2. Полутонкие срезы хвостового придатка, преобразованного в экзоцисту, у метацестоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадиях (А) первой инвагинации (латеральная часть экзоцисты), (В) сколексогенеза (участок соединения экзоцисты с зачатком цистосколекса) и (С) сформированного цистицеркоида (латеральная часть экзоцисты).

Обозначения: en — эндоциста, ex — экзоциста, lp — сохранившиеся участки первичной полости. Масштаб: 50 мкм.

Fig. 2. Semithin sections of tail appendix transformed into exocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stages of (A) first invagination (lateral part), (B) scolexogenesis (junction exocyst and cystoscolex) and (C) mature cysticercoid (lateral part).

Abbreviations: en — endocyst, ex — exocyst, lp — lacuna primitive. Scale bars: 50 μ m.

внутренняя — на цитоплазматические мостики, связывающие дистальную часть тегумента с цитонами (Рис. 4А, В). Эктоцитоплазма содержит немногочисленные мелкие плотные гранулы, редкие светлые везикулы и небольшие скопления рибосом в устьях цитоплазматических мостиков. Для внутренней мембраны эктоцитоплазмы характерны немногочисленные короткие уплот-

нения, напоминающие полудесмосомы; иногда эта мембрана образует короткие инвагинации.

Слабо выраженная базальная пластинка представлена тонким (менее 0,1 мкм) слоем материала низкой электронной плотности. Эктоцитоплазма отделена от клеточного пласта рыхлым слоем цитоплазматических отростков цитонов тегумента и мускульных

клеток, более толстым под наружной поверхностью экзоцисты, чем под внутренней.

Цитоны тегумента наружной и внутренней стенок экзоцисты несколько различаются по своему строению. Первые — более крупные, часто связаны друг с другом цитоплазматическими мостиками, могут содержать два или больше ядер. Их массивные ядра имеют волнистую оболочку, крупное четкое ядрышко и мелкие скопления конденсированного хроматина. Цитоплазма выглядит несколько более плотной, чем кариоплазма, и характеризуется богатым набором органелл (Рис. 4А). Она содержит развитую систему коротких канальцев гранулярной эндоплазматической сети (ГЭС), многочисленные зоны Гольджи, элементы которых большей частью заполнены электронноплотным содержимым, митохондрии с плотным матриксом, микротрубочки, особенно многочисленные в цитоплазматических мостиках. В сравнении с вышеописанными клетками цитоны тегумента внутренней стенки экзоцисты имеют значительно меньшие размеры, более уплощенную форму, небольшое количество коротких цитоплазматических отростков, меньшую общую электронную плотность, всегда одноядерные, а цитоплазматические связи между ними не обнаружены (Рис. 4В). Цитоплазматические мостики, соединяющие цитоны и эктоцитоплазму внутренней стороны экзоцисты, обычно короче и шире, чем аналогичные структуры на ее наружной стороне. Ядра этих цитонов имеют овальную форму и относительно правильные очертания; цитоплазма содержит немногочисленные зоны Гольджи со светлым содержимым элементов, небольшое количество канальцев ГЭС, митохондрии с умеренноплотным матриксом. Микротрубочки в этих клетках отсутствуют.

Мышечные клетки наружной и внутренней стенок экзоцисты обычно располагаются среди цитонов тегумента. Они имеют сходную организацию и по сравнению с аналогичными клетками на предыдущей стадии развития (Никишин, 2007) выглядят несколько более дифференцированными, что проявляется в большем количестве их отростков,

наличие в них системы правильно организованных миофиламентов, заметно лучше развитой ГЭС в виде небольших расширенных цистерн (Рис. 5А, В). Миофиламенты располагаются преимущественно в цитоплазматических отростках (Рис. 5В) или, реже, в дистальных участках тел клеток (Рис. 5А). На цитоплазматической мембране, окружающей отростки с миофиламентами, имеются немногочисленные плотные образования, напоминающие полудесмосомы. В задней части метацестоды, где экзоциста связана с телом формирующегося цистицеркоида, мышечные клетки характеризуются длинными истонченными отростками со значительными скоплениями миофиламентов и еще большим количеством и объемом расширенных цистерн ГЭС (Рис. 5В).

Малодифференцированные клетки располагаются в глубине клеточного пласта, прилежащего к тегументу наружной поверхности экзоцисты (Рис. 4А, 6А, В). По своей морфологии они не отличаются от крупных малодифференцированных клеток, описанных на предыдущей стадии развития (Никишин, 2007). Для этих клеток характерны компактность, высокое ядерно-плазменное отношение, минимальный набор органелл (несколько митохондрий, одна или две зоны Гольджи) с преобладанием свободных рибосом.

Внутреннюю границу клеточного пласта, прилежащего к наружной поверхности экзоцисты, образуют клетки неправильной формы с длинными отростками, обнаруживающие явные признаки деструкции (Рис. 6С, D). Сравнительно крупные ядра этих клеток характеризуются волнистой оболочкой, часто образующей глубокие инвагинации и выросты, небольшим ядрышком, мелкими скоплениями конденсированного хроматина разной величины и гетерогенной кариоплазмой. Цитоплазма клеток включает умеренно развитую ГЭС в виде канальцев, многочисленные митохондрии с плотным матриксом и, нередко, расширенными кристами, слабо развитый комплекс Гольджи, липидные капли и ламеллярные тельца. В периферических участках клеток, в том чис-

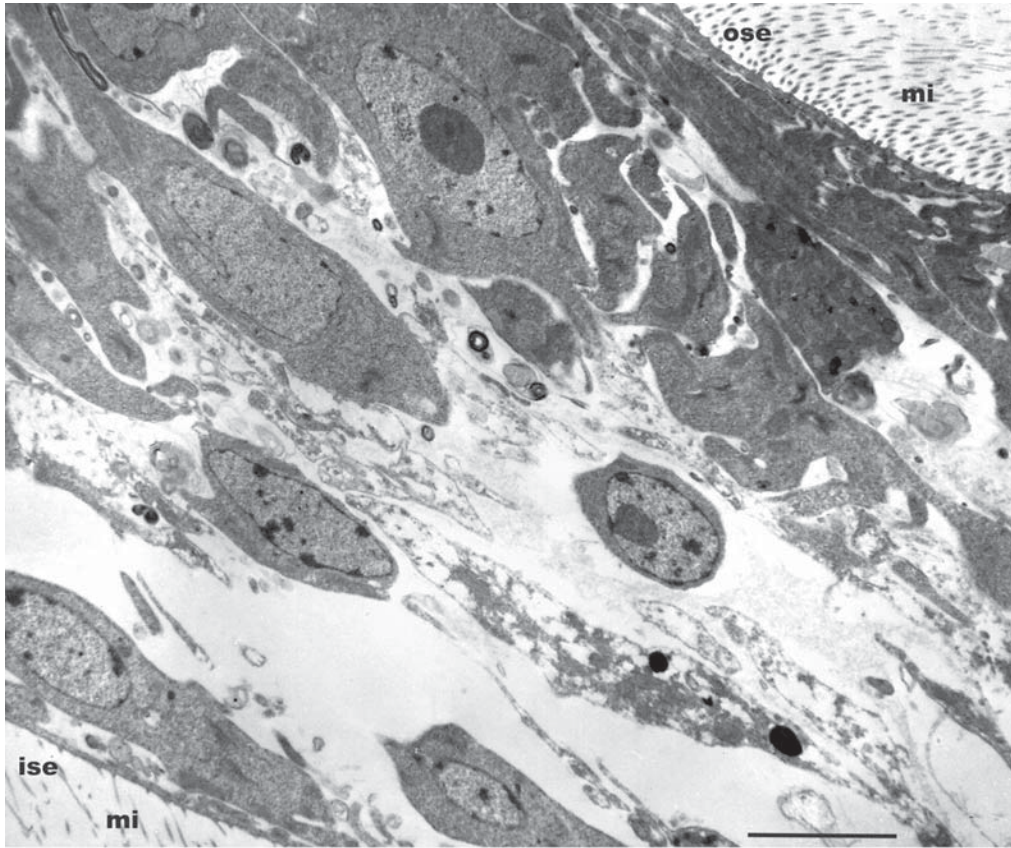


Рис. 3. Общий вид латерального участка хвостового придатка, преобразованного в экзоцисту, у метастоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии первой инвагинации. Обозначения: ise — внутренняя поверхность экзоцисты, mi — микроворсинки, ose — наружная поверхность экзоцисты. Масштаб: 5 мкм.

Fig. 3. General view of lateral part of tail appendix transformed into exocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of first invagination.

Abbreviations: ise — internal side of exocyst, mi — microvillus, ose — external side of exocyst. Scale bar: 5 μ m.

ле и в отростках, цитоплазматический матрикс часто выглядит как рыхлый хлопьевидный материал или может быть электронно-прозрачным.

Стадия сколексогенеза

В ходе стадии первой инвагинации объем первичной лакуны существенно сокращается, однако в течение стадии сколексогенеза она все же прослеживается почти на всем протяжении экзоцисты (Рис. 1Е). Клетки в клеточных пластах на обеих сторонах экзоцисты располагаются более рыхло, чем на предшествующей стадии развития, и обшир-

ные межклеточные пространства соединяются с первичной лакуной (Рис. 7). В этих пространствах обнаруживается значительное количество мембранного материала в виде ламеллярных телец. Вместе с тем, в области эмбриональных крючков расположение клеток остается более плотным, а первичная лакуна и межклеточные пространства выражены слабее.

Строение дистальной цитоплазмы тегумента и микроворсинок на стадии сколексогенеза не изменяется (Рис. 7А, 8А). В области выходного отверстия экзоцисты микроворсинки визуалью располагаются гуще,

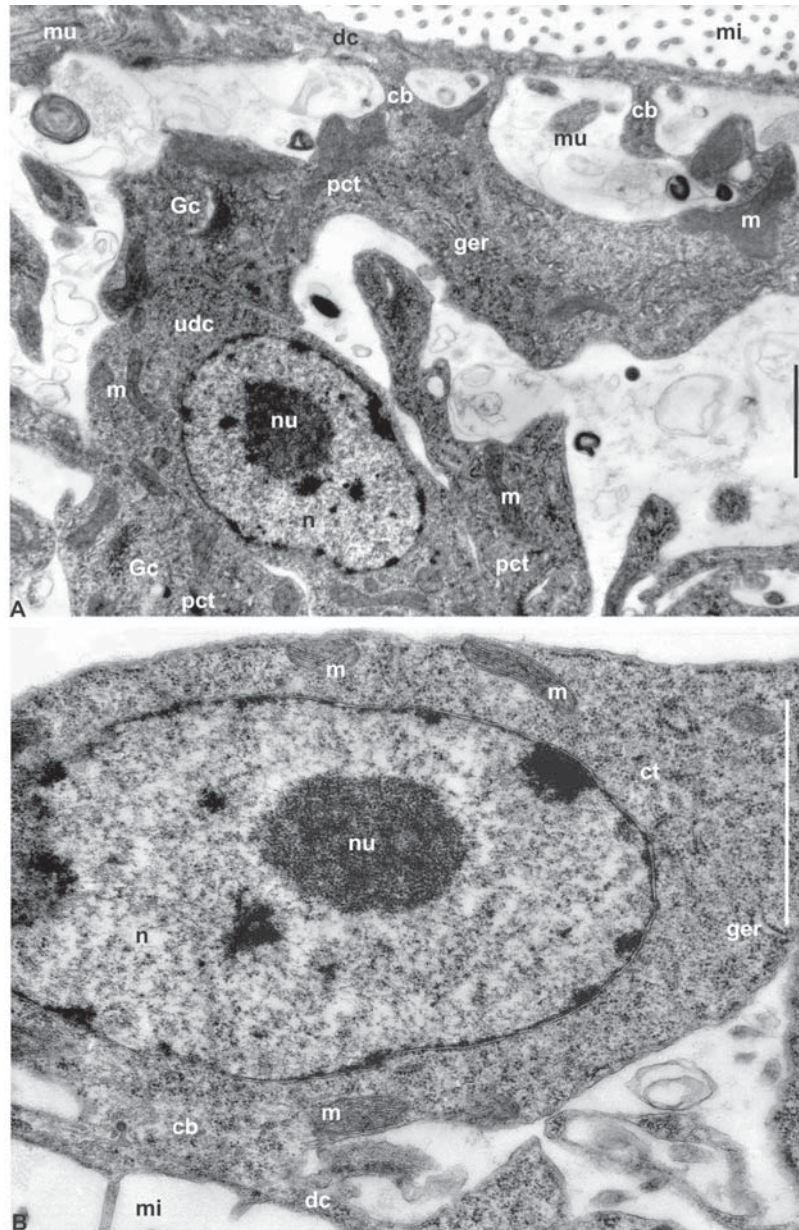


Рис. 4. Тегумент наружной (А) и внутренней (В) поверхностей экзоцисты метацестоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии первой инвагинации.

Обозначения: cb — цитоплазматические мостики, ct — цитон тегумента, dc — дистальный отдел тегумента, Gc — комплекс Гольджи, ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум, m — митохондрии, mi — микроворсинки, mu — отростки мускульных клеток, n — ядра, nu — ядрышки, pct — отростки цитонов тегумента, udc — малодифференцированная клетка. Масштаб: 2 мкм.

Fig. 4. Tegument of external (A) and internal (B) sides of exocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of first invagination.

Abbreviations: cb — cytoplasmic bridges, ct — cyton of tegument, dc — distal part of tegument, Gc — Goldgi complex, ger — granular endoplasmic reticulum, m — mitochondrion, mi — microvillus, mu — branches of muscle cells, n — nucleus, nu — nucleolus, pct — branches of cytons of tegument, udc — undifferentiated cell. Scale bars: 2 μ m.

чем на остальной поверхности экзоцисты, и выглядят более длинными (Рис. 8В). Они наклонены к устью выходного отверстия, где их тонкие концы переплетаются, образуя своеобразную «пробочку».

Наиболее существенные изменения по сравнению с предыдущей стадией развития претерпевает морфология цитонов тегумента. Для цитонов тегумента наружной стороны экзоцисты становятся характерными более низкая общая электронная плотность, менее правильные очертания и большее ядерно-плазменное отношение (Рис. 7А). Их относительно крупные ядра, достигающие в длину 6 и более микрометров, имеют неправильную форму и волнистую оболочку, кариоплазма включает мелкое нечеткое ядрышко и редкие скопления гетерохроматина. В цитоплазме клеток также заметны изменения. Зоны Гольджи становятся единичными, содержимое их элементов имеет среднюю электронную плотность; ГЭС представлена небольшими цистернами и расширенными канальцами; митохондрии имеют умеренно плотный матрикс и расширенные кристы.

Цитоны тегумента внутренней стороны экзоцисты, в отличие от цитонов тегумента противоположной стороны, характеризуются повышенной общей электронной плотностью и неправильной, несколько уплощенной формой с немногими отростками (Рис. 7В). Их ядра, также неправильной формы, по сравнению с ядрами цитонов внешней стороны экзоцисты имеют несколько меньшие размеры (4–6 × 2–4 мкм) и содержат относительно крупное четкое ядрышко и умеренное количество конденсированного хроматина. Перинуклеарное пространство нередко расширено до 0,2 мкм. Цитоплазма характеризуется небольшим количеством органелл и включений; среди них — крупные митохондрии с редкими кристами, элементы Гольджи со светлым содержимым, многочисленные свободные рибосомы и ламеллярные тельца.

Изменения в морфологии мышечных клеток, располагающихся, как и прежде, среди цитонов тегумента, на этой стадии заключа-

ются в некотором увеличении количества и размеров расширенных цистерн ГЭС в цитоплазме (Рис. 9А). Кроме того, отростки этих клеток становятся длиннее и тоньше, содержат заметно большее количество миофиламентов и располагаются в непосредственной близости от дистальной части тегумента. В передней части экзоцисты, в области выходного отверстия, отростки с миофиламентами имеют относительно больший диаметр, чем в ее других ее участках, и располагаются почти сплошным слоем.

На стадии позднего сколексогенеза в толще клеточного пласта с наружной стороны экзоцисты выявляются «темные» клетки, характерным признаком которых является относительно высокая общая электронная плотность, сравнимая с таковой у цитонов тегумента внутренней стороны экзоцисты. Это относительно некрупные клетки с высоким ядерно-плазменным отношением, обычно без отростков (Рис. 9В). Их ядра имеют слабо волнистую оболочку, кариоплазма содержит нечетко оформленное ядрышко и многочисленные мелкие скопления гетерохроматина. Повышенная плотность цитоплазмы обусловлена обилием свободных рибосом. Кроме того, выявляются немногочисленные крупные митохондрии неправильной формы с характерными угловатыми очертаниями и светлым матриксом. Малодифференцированные клетки, описанные на предыдущей стадии развития, не обнаружены. В области эмбриональных крючьев располагаются клетки, организация которых позволяет характеризовать их как промежуточные формы между малодифференцированными и «темными» клетками (Рис. 9В, С). Внутренняя граница наружной стенки экзоцисты образована дегенерирующими клетками, аналогичными описанным на предыдущей стадии развития.

На стадии сформированного цистицеркоида строение экзоцисты в основном сходно с описанным выше с той лишь разницей, что расположение клеточных элементов становится еще более рыхлым, а цитоны тегумента, в особенности ее внутренней сторо-

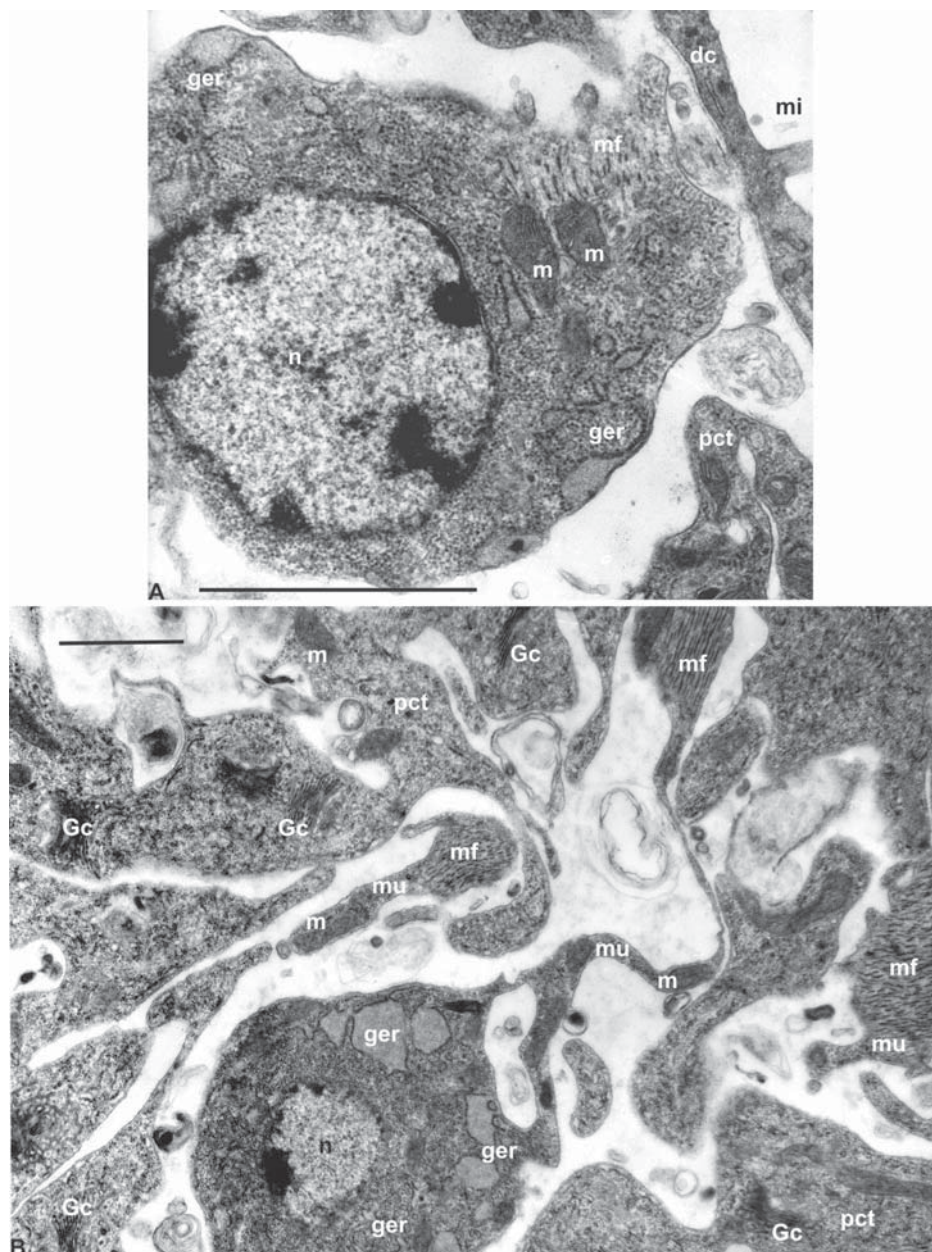


Рис. 5. Мускульные клетки в наружном латеральном участке (А) и в каудальной части (В) экзоцисты метастоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии первой инвагинации.

Обозначения: dc — дистальный отдел тегумента, Gc — комплекс Гольджи, ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум, m — митохондрии, mf — миофиламенты, mi — микроворсинки, mu — отростки мускульных клеток, n — ядра, nu — ядрышки, pct — отростки цитонов тегумента. Масштаб: 2 мкм.

Fig. 5. Muscle cells in external lateral region (A) and in caudal part (B) of exocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of first invagination.

Abbreviations: dc — distal part of tegument, Gc — Goldgi complex, ger — granular endoplasmic reticulum, m — mitochondrion, mf — miofilaments, mi — microvillus, mu — branches of muscle cells, n — nucleus, nu — nucleolus, pct — branches of cytons of tegument. Scale bars: 2 μ m.

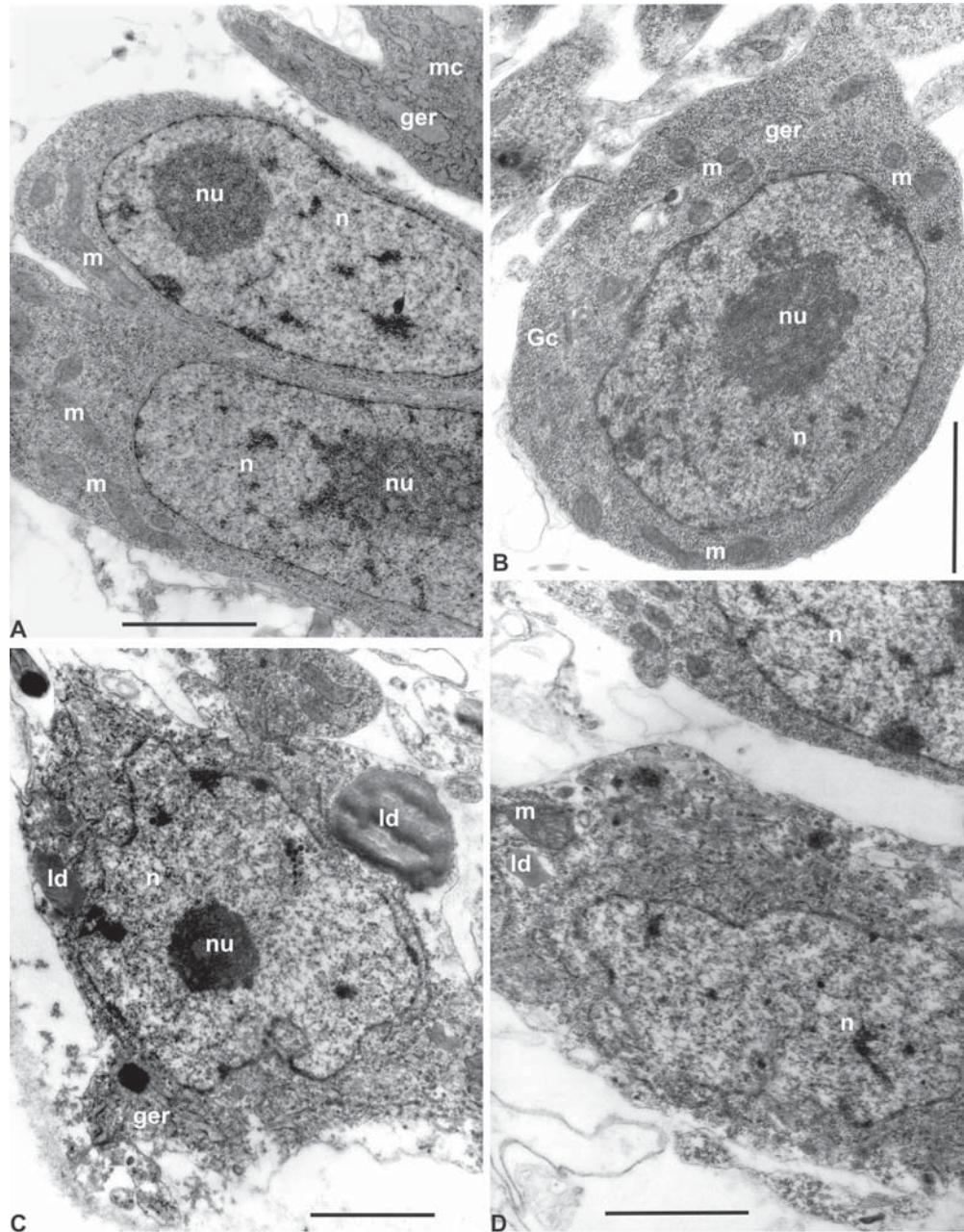


Рис. 6. Малодифференцированные (А, В) и дегенерирующие (С, D) клетки экзоцисты метацестоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии первой инвагинации.

Обозначения: Gc — комплекс Гольджи, ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум, ld — липидные капли, m — митохондрии, mc — мускульная клетка, n — ядра, nu — ядрышки. Масштаб: 2 мкм.

Fig. 6. Undifferentiated (A, B) and degenerated (C, D) cells of exocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of first invagination.

Abbreviations: Gc — Goldgi complex, ger — granular endoplasmic reticulum, ld — lipid drops, m — mitochondrion, mc — muscle cells, n — nucleus, nu — nucleolus. Scale bars: 2 μ m.

ны, демонстрируют признаки прогрессирующей дегенерации (Рис. 2С).

Обсуждение

Развитие типичных диплоцист некоторых представителей сем. *Aploparaksidae* имеет характерную особенность, которая была сформулирована в монографии С.К. Бондаренко и В.Л. Контримавичуса (2006) и заключается в следующем: «...типичные диплоцисты на ранних стадиях развития формируют из хвостового придатка дополнительную оболочку-экзоцисту, в которую за считанные минуты погружается весь еще не дифференцированный передний конец метацестоды». Таким образом, у видоизмененного хвостового придатка типичных диплоцист могут появляться новые функции, например, защита формирующихся сколекса, шейки и эндоцисты и, возможно, обеспечение их ускоренного развития.

Полученные в ходе наших исследований данные свидетельствуют, что в процессе морфогенеза экзоцисты в ее составе дифференцируются ткани двух типов: пограничная (тегумент) и мышечная. В то же время, по сравнению с эндоцистой, шейкой и сколексом зрелых цистицеркоидов, ткани экзоцисты характеризуются существенно меньшей степенью дифференцировки, что проявляется в наличии не модифицированных микроворсинок, отсутствии в тегументе специализированных включений, более простом строении мышечных клеток, слабом развитии межклеточного матрикса и базальной пластинки, малочисленности межклеточных контактов. Перечисленные признаки характерны и для метацестод, находящихся на первых стадиях постэмбриогенеза (Никишин, 2007). По всей видимости, экзоциста исследованных типичных диплоцист по степени дифференцировки тканей занимает промежуточное положение между эндоцистой, шейкой и сколексом с одной стороны и метацестодой, находящейся на стадиях первичной полости и удлинения — с другой.

В связи с трансформацией хвостового придатка в экзоцисту особый интерес вызы-

вает различная дифференцировка тегумента ее внешней и внутренней сторон. Эти различия начинают проявляться еще на стадии первой инвагинации, а уже на стадии сколексогенеза тегумент внешней стороны экзоцисты отличается от тегумента противоположной стороны более частым расположением микроворсинок, их большей длиной, более крупными цитонами тегумента и более богатым набором органелл. Обилие цистерн ГЭС и зон Гольджи в цитоплазме тегумента наружной стороны экзоцисты, вероятно, связано с его высокой синтетической активностью, что, в свою очередь, может служить косвенным доказательством ранее выдвинутого предположения о секреторной функции тегумента хвостового придатка (Ubelaker et al., 1970). Однако, по нашему мнению, единственным проявлением секреторной активности на раннем этапе онтогенеза метацестод (Никишин, 2007) и в экзоцисте зрелых диплоцист (Никишин, Краснощек, 1979) можно считать микроапокриновую секрецию, выражающуюся в расширении апикальных участков микроворсинок с последующей их отшнуровкой. Такой способ секреции хорошо известен у цестод и, по мнению некоторых авторов (например, Rifkin et al., 1970), может рассматриваться как проявление защитной реакции гельминта. В то же время, морфология и многочисленность микроворсинок на наружной поверхности тегумента свидетельствуют об его активном участии в транспорте веществ. Это хорошо согласуется с ранее высказанным предположением (Ubelaker et al., 1970) о трофической функции тегумента хвостового придатка цистицеркоидов.

Тегумент внутренней стороны экзоцисты, в сравнении с тегументом ее противоположной стороны, представляется менее развитым; к тому же, после стадии первой инвагинации, по мере созревания цистицеркоида объем его цитонов, особенно в латеральных участках экзоцисты, заметно сокращается. В то же время, результаты исследований явно «старых» типичных диплоцист из естественных инвазий (Никишин, Краснощек, 1979)

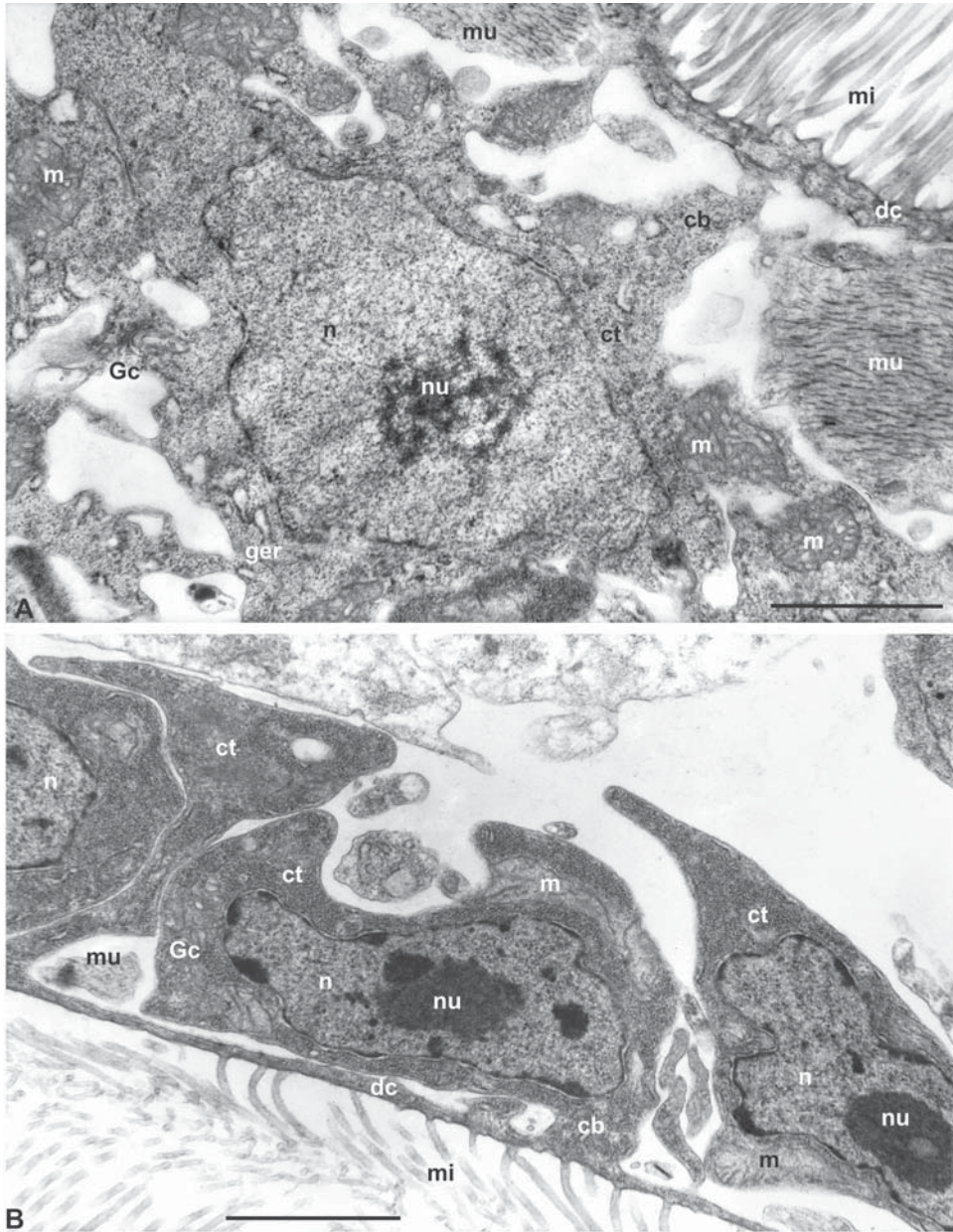


Рис. 7. Тегумент наружной (А) и внутренней (В) поверхностей экзоцисты метацестоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии позднего сколексогенеза.

Обозначения: cb — цитоплазматические мостики, ct — цитоны тегумента, dc — дистальный отдел тегумента, Gc — комплекс Гольджи, ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум, m — митохондрии, mi — микроворсинки, mu — отростки мускульных клеток, n — ядра, nu — ядрышки. Масштаб: 2 мкм.

Fig. 7. Tegument of the external (A) and internal (B) sides of exocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of late scolexogenesis.

Abbreviations: cb — cytoplasmic bridges, ct — cytons of tegument, dc — distal part of tegument, Gc — Goldgi complex, ger — granular endoplasmic reticulum, m — mitochondrion, mi — microvillus, mu — branches of muscle cells, n — nucleus, nu — nucleolus. Scale bars: 2 μ m.

1979) свидетельствуют о том, что тегумент внутренней стороны экзоцисты никогда не дегенерирует полностью и сохраняет свою целостность на протяжении всего онтогенеза цистицеркоидов. Вероятно, единственной функцией этого тегумента у исследованных метацестод остается поддержание целостности экзоцисты.

Мышечная система экзоцисты большей частью представлена слабо специализированными клетками, по своей структуре мало отличающимися от мышечных клеток метацестод на ранних стадиях развития. Миоциты, располагающиеся в заднем отделе метацестоды, представляются более дифференцированными, так как в их цитоплазме в значительном количестве выявляются расширенные цистерны ГЭС, а отростки содержат довольно мощные скопления миофиламентов. По всей видимости, именно эти клетки обеспечивают процесс первой инвагинации. Пополнение популяции мышечных клеток, осуществляемое за счет дифференцировки недифференцированных элементов (Никишин, 2007), по-видимому, имеет место только на раннем этапе развития до стадии первой инвагинации включительно. На стадии сколекогенеза недифференцированные клетки, аналогичные имеющимся на ранних стадиях постэмбриогенеза, равно как и дифференцирующиеся мышечные, не определяются.

Наиболее загадочными из выявленных типов клеток представляются «темные» клетки, впервые появляющиеся на стадии позднего сколекогенеза. Аналогичные элементы были ранее обнаружены нами у зрелой типичной диплоцисты *A. furcigera* (Rudolphi, 1819) Clerc, 1903 из естественной инвазии (Никишин, Краснощеков, 1979), а также у цистицеркоидов некоторых других модификаций родов *Aploparaksis* и *Wardium* (наши неопубликованные данные). По некоторым признакам (компактность, повышенная по сравнению с другими клетками общая электронная плотность, скудный набор органелл, характерная угловатая форма митохондрий) «темные» клетки сходны с цитонами тегу-

мента внутренней стороны экзоцисты. Однако различная локализация этих клеточных элементов (они расположены в разных участках стенки экзоцисты) не позволяет рассматривать их как однотипные. Учитывая то, что «темные» клетки появляются в тот период, когда «типичные» недифференцированные элементы уже не обнаруживаются, мы рассматриваем их как своеобразную модификацию недифференцированных или малодифференцированных клеток.

Таким образом, в составе экзоцисты выявлены элементы пограничной (тегумент) и мышечной (субповерхностная мускулатура) тканей. Ни на одной из стадий развития метацестоды не выявлено клеток соединительной ткани. Остается открытым вопрос об источнике формирования межклеточного материала, который, хотя и слабо, но все-таки представлен в экзоцисте. Ранее, используя собственные и литературные данные, мы уже обсуждали этот вопрос (см. Никишин, 2004), и полученные здесь результаты не противоречат высказанному мнению о том, что функцию образования межклеточного материала, равно как и базальной пластинки, по крайней мере, большей ее части, принимают на себя клетки субповерхностной мускулатуры. Аналогичный вывод относительно межклеточного материала на примере ленточных форм цестод и некоторых модификаций метацестод ранее уже высказывался некоторыми авторами (например, Conn, Rocco, 1989; и другие). Наиболее весомым аргументом в пользу этого мнения является обязательное наличие в цитоплазме мышечных клеток цистерн ГЭС, характерно расширенных в виде небольших замкнутых полостей, — факт, отмечаемый многими авторами (например, Краснощеков, Никишин, 1979; Webb, 2005; и другие) и свидетельствующий о синтетической активности, продукты которой используются вне пределов этих клеток. У изученных нами метацестод такая организация ГЭС была характерна только для мышечных клеток и служила наиболее надежным признаком для их интерпретации.

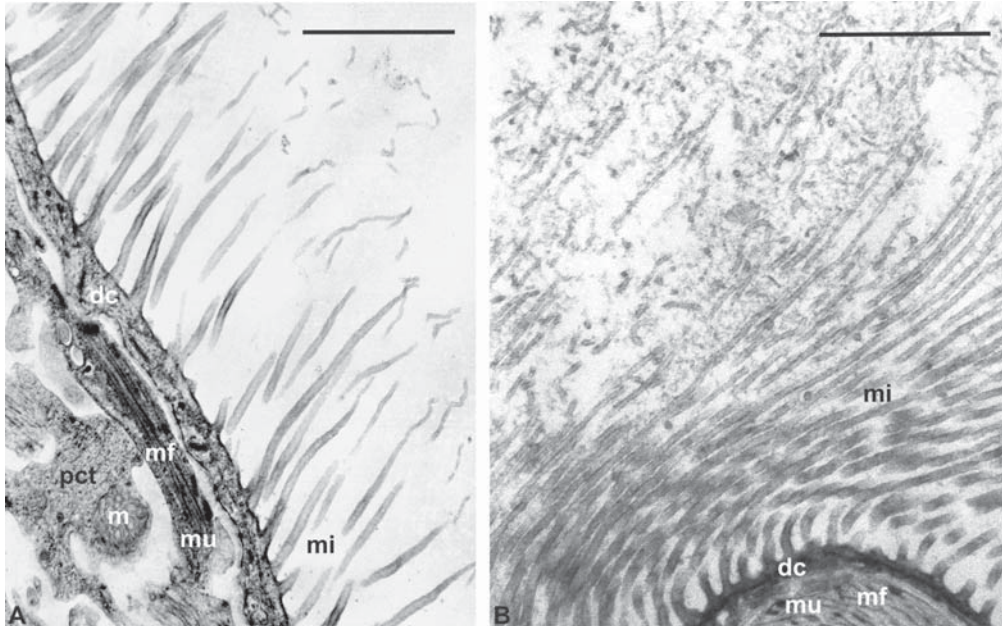


Рис. 8. Наружный отдел латерального участка (А) и области выходного отверстия (В) экзоцисты метастоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии позднего сколекогенеза. Обозначения: dc — дистальный отдел тегумента, m — митохондрия, mf — миофиламенты, mi — микроворсинки, mu — отростки мускульных клеток, pct — отросток цитона тегумента. Масштаб: 2 мкм.

Fig. 8. External part of lateral region (A) and invaginated pore (B) of exocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of late scolexogenesis.

Abbreviations: dc — distal part of tegument, m — mitochondrion, mf — miofilaments, mi — microvilli, mu — branches of muscle cells, pct — branch of cyton of tegument. Scale bars: 2 μ m.

В литературе отсутствуют сведения об изменениях ультраструктуры хвостового придатка у цистицеркоидов в процессе их развития. Среди типичных диплоцист ультраструктура экзоцисты ранее была изучена у сформированных цистицеркоидов *Aploparaksis polystictae* Schiller, 1955 и *A. furcigera* (Никишин, Краснощеков, 1979). Хотя в этой работе и были отмечены некоторые электронно-микроскопические различия в морфологии апикальных участков микроворсинок, комплекса Гольджи, митохондрий и цитоплазматических включений тегумента, рассматривать их в качестве видовых особенностей, по нашему мнению, преждевременно. Основанием для такого вывода служат результаты настоящего исследования, свидетельствующие о том, что в процессе формирования цистицеркоида ультраструктура тканей его экзоцисты, в особенно-

сти тегумента (сравн. Рис. 4 и 7), может существенно изменяться. Таким образом, имеющихся данных недостаточно для того, чтобы делать какие-либо заключения о видовых особенностях в организации экзоцисты. Однако сравнительный анализ ее ультраструктуры у типичных диплоцист позволяет выделить определенные особенности, характерные для экзоцисты всех трех видов. К таковым следует отнести:

1) Наличие в экзоцисте двух хорошо определяемых типов тканей — пограничной и мышечной. Остальные клеточные элементы, вероятно, являются трансформированными недифференцированными или малодифференцированными клетками.

2) Различия в тонкой организации тегумента наружной и внутренней сторон экзоцисты. Тегумент наружной стороны характеризуется более многочисленными и длин-

ными микроворсинками, более толстым слоем дистальной цитоплазмы, более многочисленными цитонами, которые нередко связаны друг с другом цитоплазматическими тростками и/или могут включать несколько ядер, большими разнообразием и количеством цитоплазматических органелл.

3) Дегенерация клеточного содержимого, наиболее выраженная на завершающих стадиях развития цистицеркоида; при этом, однако, экзоциста никогда не дегенерирует полностью и сохраняет свою целостность на протяжении всей жизни метацестоды.

Принципиальное сходство с исследованными метацестодами имеет аскоцерк *Tatria octacantha* Rees, 1973, хвостовой придаток которого, как и у типичных диплоцист, на ранних стадиях развития трансформируется в экзоцисту (Rees, 1973a). В составе последней также определяются тегумент, строение которого имеет сходные локальные особенности, и мышечные элементы, причем миофиламенты внешней стороны экзоцисты ориентированы в кольцевом направлении, а внутренней — в продольном. Центральная часть стенки экзоцисты заполнена межклеточным материалом, в котором располагаются изолированные клетки с многочисленными отростками и отложениями ?-частиц гликогена (Rees, 1973b). По мнению автора, такая морфология экзоцисты соответствует ее трофической и защитной функциям.

Помимо типичных диплоцист и аскоцерка тонкая организация хвостового придатка изучена у нескольких других модификаций цистицеркоидов. У криптоцерков *Anomotaenia constricta* (Molin, 1858) Cohn, 1900, *Trichocephaloides megaloccephala* (Krabbe, 1869) и *Paricterotaenia porosa* (Rudolphi, 1810) хвостовой придаток в процессе развития теряет связь с телом метацестоды и распадается на отдельные фолликулы; его клеточный состав представлен только цитонами тегумента и малодифференцированными элементами (соответственно Gabrion, Gabrion, 1976; Краснощекоев, 1978; Краснощекоев и др., 1977; Krasnoshchekov, Pluzhnikov, 1980). Во всех случаях описыва-

ются процессы выделения различных материалов из тегумента на поверхность хвостового придатка или в межклеточное пространство. Более сложное строение имеет хвостовой придаток церкоцисты *Hymenolepis diminuta* и циклоцерка *Fimbriaria fasciolaris*, у которых, как и у типичных диплоцист, помимо цитонов тегумента определены мышечные и малодифференцированные клетки (соответственно Krasnoshchekov et al., 1979; Краснощекоев, Плужников, 1984). Наиболее сложно устроен хвостовой придаток стробилоцисты *Lateriporus geographicus* Cooreg, 1921, отличающийся от двух предыдущих модификаций наличием протонефридиев и одноклеточных, связанных с тегументом, желез, секрет которых предположительно выделяется на поверхность тегумента (Krasnoshchekov et al., 1985). Во всех без исключения случаях отмечаются признаки дегенерации тканей хвостового придатка или его гомолога.

Анализ вышеприведенных сведений позволяет заключить, что в составе хвостового придатка у большинства исследованных модификаций цистицеркоидов имеются два типа тканей: пограничная (тегумент) и мышечная. Остальные клеточные элементы представляют собой либо малодифференцированные клетки, либо их производные. У криптоцерков, у которых хвостовой придаток теряет связь с метацестодой задолго до завершения ее формирования, мышечные элементы отсутствуют. Другое исключение составляет хвостовой придаток стробилоцисты, отличающийся более сложной структурой. Отмеченное разнообразие, по нашему мнению, связано с экологией метацестод и их промежуточных хозяев и, несомненно, требует дальнейшего изучения.

Полученные результаты подтверждают существующее мнение об экзоцисте типичных диплоцист Aploparaksidae как защитном образовании, вероятно, способствующем ускоренному развитию цистосколекса метацестоды (Краснощекоев, 1980). Отсутствие выраженной секреции каких-либо материалов свидетельствует о том, что защит-

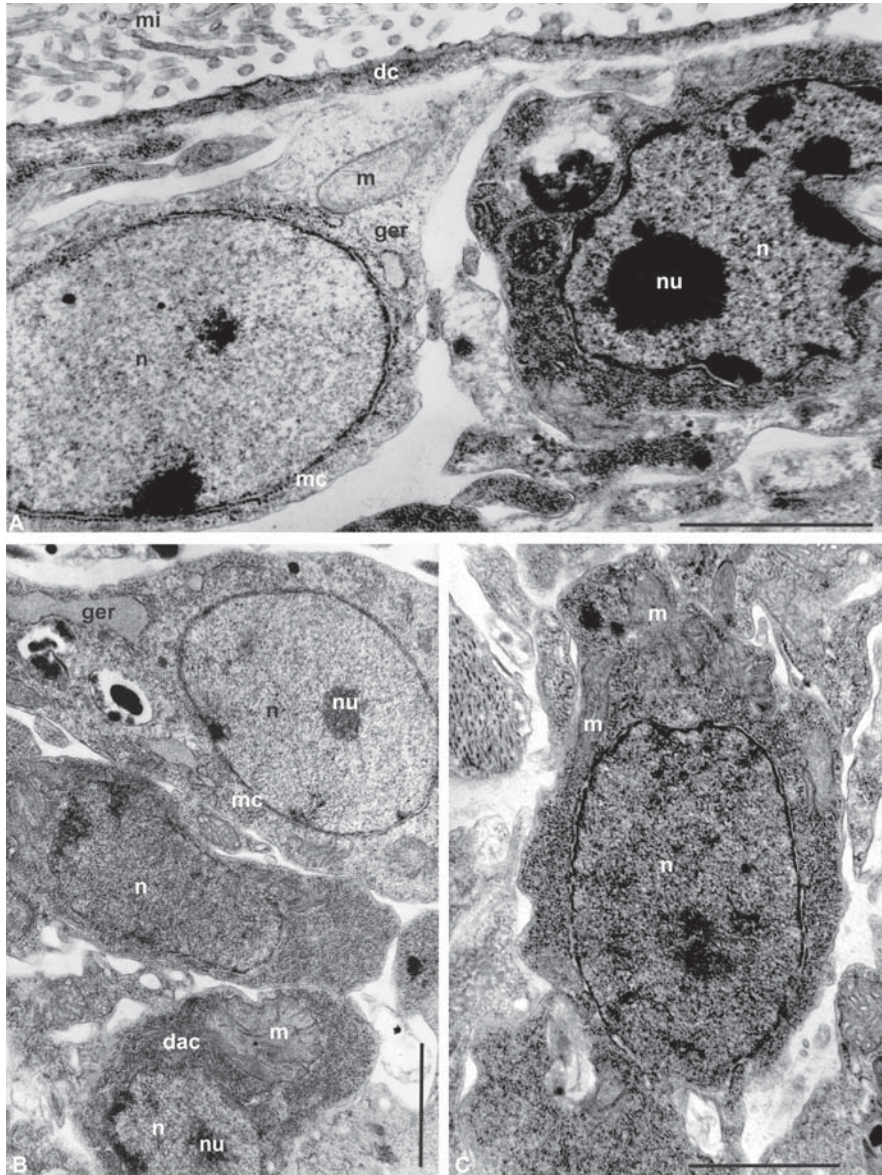


Рис. 9. Клетки экзоцисты метастелоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии позднего сколексогенеза.

A — мышечная клетка и цитон тегумента внутренней стороны экзоцисты, B — скопление клеток в каудальной части экзоцисты, C — клетка с признаками малодифференцированной и “темной” в каудальной части экзоцисты. Обозначения: dac — “темная клетка”, dc — дистальный отдел тегумента, ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум, m — митохондрии, mc — мышечные клетки, mi — микроворсинки, n — ядра, nu — ядрышки. Масштаб: 2 мкм.

Fig. 9. Cells of exocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of late scleroxogenesis.

A — muscle cells and tegument's cyton of internal side of exocyst, B — cells in caudal part of exocyst, C — cell with signs of undifferentiated and “dark” cells in caudal part of exocyst. Abbreviations: dac — “dark cell”, dc — distal part of tegument, ger — granular endoplasmic reticulum, m — mitochondrion, mc — muscle cells, mi — microvilli, n — nucleus, nu — nucleolus. Scale bars: 2 μm.

ная функция, скорее всего, реализуется не как активная реакция на ответ хозяина, вызванный инвазией, а как механическая защита. В пользу этого предположения свидетельствуют дегенеративные изменения тканей экзоцисты, наблюдаемые у «зрелых» цистицеркоидов. Вероятно, после завершения сколекогенеза и инвагинации сколекса в эндоцисту, защитная функция переходит к последней, в первую очередь, к гликокаликсу на ее поверхности. В то же время, на ранних и средних стадиях развития диплоцисты тегумент хвостового придатка (экзоцисты) может одновременно с защитной выполнять и трофическую функцию, обеспечивая потребности формирующейся метацисты (см. Краснощек, 1980).

Благодарности

Автор приносит искреннюю благодарность д.б.н. С.К. Бондаренко за помощь при экспериментальном моделировании жизненных циклов исследованных цестод и при определении стадий развития. Работа поддержана Президиумом ДВО РАН (проекты № 06-III-A-06-178 и № 09-III-A-06-218) и программой РФФИ — ДВО РАН «Дальний Восток» (проекты № 06-04-96027, № 08-04-99504 и 09-04-98523).

Литература

- Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л. 2006. Аплопаракиды диких и домашних птиц // Основы цестодологии. Т.14. М.: Наука. 443 с.
- Краснощек Г.П. 1978. Ультраструктура церкомера цистицеркоиды *Trichocephaloides megaloccephala* // Паразитология. Т.12. С.206–209.
- Краснощек Г.П. 1980. Церкомер — личиночный орган цестод // Журнал общей биологии. Т.41. С.615–627.
- Краснощек Г.П., Никишин В.П. 1979. Ультраструктура защитных оболочек цестод // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука. С.116–132.
- Краснощек Г.П., Плужников Л.Т. 1984. Ультраструктура цистицеркоидов *Fimbriaria fasciolaris* (Hymenolepididae) // Паразитология. Т.18. С.47–52.
- Краснощек Г.П., Плужников Л.Т., Контримавичус В.Л. 1977. Ультраструктура церкомера цестоды *Paricterotaenia porosa* (Dilepididae) на ранних стадиях развития // Доклады Академии Наук СССР. Т.237. С.1241–1243.
- Никишин В.П., Краснощек Г.П. 1979. Ультраструктурная организация церкомера диплоцисты *Aploparaksis polystictae* Schiller, 1955 и *Aploparaksis furcigera* (Rudolphi, 1819) // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука. С.133–138.
- Никишин В.П. 2004. Цитоморфология скребней: покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки. М.: ГЕОС. 233 с.
- Никишин В.П. 2007. Ультраструктура и дифференцировка тканей цистицеркоидов. 1. Тонкая морфология диплоцисты *Aploparaksis bulbocirrus* (Cestoda, Hymenolepididae) на ранних стадиях постэмбриогенеза // Зоология беспозвоночных. Т.4. Вып.2. С.129–138.
- Conn D.B., Rocco L.J. 1989. Fine structure of the cellular parenchyma and extracellular matrix of *Ophiotaenia loennbergii* (Cestoda: Proteocephalidae) // Acta Zoologica (Stockholm). Vol.70. P.105–110.
- Gabrieon C., Gabrieon J. 1976. Etude ultrastructurale de la larvae de *Anomotaenia constricta* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Zeitschrift fur Parasitenkunde. Vol.49. P.161–177.
- Krasnoshchekov G.P., Moczon T., Pluzhnikov L.T. 1979. Ultrastructure of the cyst of *Hymenolepis diminuta* larvae // Folia parasitologica. Vol. 6. P.245–251.
- Krasnoshchekov G.P., Pluzhnikov L.T. 1980. Differentiation and autophagy of tegument of exocyst *Paricterotaenia porosa* (Cestoda, Dilepididae) // Helminthologia. Vol.17. P. 91–300.
- Krasnoshchekov G.P., Pluzhnikov L.T., Gulyaev V.D. 1985. Ultrastructure of the larval organ of metacestode *Lateiriporus geographicus* Cooper, 1921 (Cestoda: Dilepididae) // Folia parasitologica. Vol.32. P.51–59.
- Rees G. 1973a. Cysticercoids of three species of *Tatria* (Cyclophyllidae: Amabiliidae) including *T. octacantha* sp. nov. from the haemocoel of the damselfly nymphs *Pyrrhosoma nymphula*, Sulz and *Enallagma cyathigerum*, Charp. // Parasitology. Vol.66. P.423–446.
- Rees G. 1973b. The ultrastructure of the cysticercoid of *Tatria octacantha* Rees, 1973 (Cyclophyllidae: Amabiliidae) from the haemocoel of the damselfly nymphs *Pyrrhosomanymphula*, Sulz and *Enallagma cyathigerum*, Charp. // Parasitology. Vol.67. P.85–103.
- Rifkin E., Cheng T.C., Hohl H.R. 1970. The fine structure of the tegument of Tylocephalum metacestodes with emphasis on the new type of microvilli // J. Morph. Vol.130. P.11–24.
- Ubelaker J.E., Cooper N.B., Allison V.E. 1970. The fine structure of the cysticercoid of *Hymenolepis diminuta*. I. The outer wall of the capsule // Zeitschrift fur Parasitenkunde. Vol.34. P.258–270.
- Webb R.A. 2005. The organization and fine structure of the muscles of the scolex of the cysticercoid of *Hymenolepis microstoma* // Journal of Morphology. Vol.154. P.339–356.