

**Структура и дифференцировка тканей
цистицеркоидов. 3. Дифференцировка тканей
эндоцисты у типичной диплоцисты *Aploparaksis
bulbocirrus* (Cestoda: Aploparaksidae)**

В.П. Никишин

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

e-mail: nikishin@ibpn.ru

РЕЗЮМЕ: Изучена тонкая организация эндоцисты у развивающегося и молодого цистицеркоида *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968, относящегося к модификации «типичная диплоциста». Показано, что полость, в которую инвагинируют сколекс и шейка, формируется de novo. В течение процесса формирования цисты, в ее стенке дифференцируются тегумент, субповерхностная мускулатура, «секреторные» клетки, элементы экскреторной системы (на заднем полюсе цисты) и внутренняя граница эндоцисты. Мышечные клетки, помимо сократительных элементов, формируют фиброзные слои, располагающиеся между дистальной цитоплазмой тегумента и клеточным слоем. Фибробласты и нервные элементы не идентифицированы. Окончательное формирование стенки эндоцисты (образование на поверхности толстого слоя гликокаликса, редукция микроворсинок, заполнение дистального отдела тегумента плотным материалом), вероятно, происходит уже после инвагинации сколекса и шейки в ее полость. Результаты подтверждают мнение об эндоцисте, как защитной структуре цистицеркоида, адаптированной к механическим и химическим воздействиям в начальных отделах пищеварительного тракта окончательного хозяина.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: цистицеркоид, типичная диплоциста, ультраструктура, развитие, первая инвагинация, сколексогенез, эндоциста.

**Structure and differentiation of the tissues
of cysticercoids. 3. Differentiation of the endocyst
of typical diplocyst of *Aploparaksis bulbocirrus*
(Cestoda: Aploparaksidae)**

V.P. Nikishin

Institute of the Biological Problems of the North, Portovaya Str. 18, 685000 Magadan, Russia.

e-mail: nikishin@ibpn.ru

ABSTRACT: Fine structure of endocyst of the developing and young cysticercoid *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968, referring as “typical diplocyst” has been studied. It was shown that a cavity for invaginated scolex and neck, was formed de novo.

During cystogenesis tegument, muscle elements, excretory system, inner boundary of endocyst and secretory cells, were differentiated. Muscular cells form both muscles and fibrous layers located between distal cytoplasm of tegument and cellular layer. Fibroblasts and nervous elements were not identified. Full formation of endocyst's wall including formation of glycocalyx layer, modification of microvilli and distal cytoplasm of tegument took place after invagination of scolex and neck into its cavity. The results confirm our consideration about endocyst as a defensive structure adapted to mechanical and chemical actions in the initial part of digestive tract of their definitive host.

KEY WORDS: cisticercoid, typical diplocyst, ultrastructure, development, first invagination, scolexogenesis, endocyst.

Введение

Циста, стенка цисты или эндоциста цистицеркоидов модификации «типичная диплоциста» вместе с экзоцистой относится к «личиночным» элементам, сбрасываемым при переходе метацестоды к окончательному хозяину (см. Краснощеков, 1980). Ее строение варьирует в весьма широких пределах в зависимости от таксономической принадлежности цестоды, экологии промежуточного хозяина и модификации цистицеркоида (Краснощеков, Никишин, 1979а). В то же время, в сравнении с хвостовым придатком циста цистицеркоидов любых модификаций характеризуется существенно более высоким уровнем дифференцировки и специализации тканей (Ubelaker et al., 1970; Allison et al., 1972; Rees, 1973; Краснощеков, Никишин, 1979а, б; Краснощеков, Плужников, 1984 и др.), соответствующим комплексу ее наиболее вероятных защитных функций. Формирование цисты у цистицеркоидов детально изучено в лабораторных условиях на примере модельного вида *Hymenolepis diminuta* (Richards, Arme, 1984). По мнению авторов, в процессе развития метацестоды в цисте дифференцируются четыре, отчетливо различимые ткани: «...тегументальная и мышечная системы, располагающиеся в наружном участке, а также система, продуцирующая фибриллы, и ткань внутренней границы цисты, составляющие внутренний уча-

сток». Кроме того, определена последовательность и отмечена асинхронность в дифференцировке тех или иных тканей. Процесс дифференцировки цисты у цистицеркоидов других модификаций и других таксономических групп не изучен. В случаях с типичными диплоцистами можно предполагать наличие в этом процессе определенных особенностей, обусловленных ранним преобразованием хвостового придатка в дополнительную оболочку – экзоцисту, под защитой которой и происходит дифференцировка тканей эндоцисты, шейки и сколекса (Бондаренко, Контримавичус, 2006).

С целью изучению структуры и гистогенеза цистицеркоидов, относящихся к модификации «типичная диплоциста», нами проведено электронно-микроскопическое исследование метацестоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на разных стадиях ее развития в экспериментально инвазированных промежуточных хозяевах. В предыдущих публикациях рассмотрена организация метацестоды этого вида на ранних стадиях постэмбриогенеза (Никишин, 2008) и дифференцировка тканей хвостового придатка, преобразуемого в экзоцисту (Никишин, 2010). В настоящей статье представлены результаты изучения структуры и дифференцировки тканей эндоцисты в период от стадии первой инвагинации до стадии молодого цистицеркоида. Материалы и методы исследования изложены ранее (Никишин, 2008).

Результаты

Схемы организации типичной диплоцисты на стадиях развития от первой инвагинации до цистицеркоида представлены на рисунке 1.

Стадия первой инвагинации

На стадии первой инвагинации происходит втягивание переднего отдела (цистосколекса) развивающейся метацестоды в первичную полость, располагающуюся в заднем отделе (хвостовом придатке), который впоследствии трансформируется в наружную цисту или экзоцисту (рис. 1А, 2). На этой стадии развития цистицеркоида цистосколекс разделен небольшой перетяжкой на будущие сколексы с шейкой и эндоцисту.

Клеточные элементы будущей эндоцисты располагаются рыхло и отделены друг от друга более или менее широкими межклеточными пространствами (рис. 3). Щелевые контакты (gap junction) между клетками выявляются редко. Дистальная цитоплазма (эктоцитоплазма) тегумента и микроворсинки на его поверхности по своему строению не отличаются от описанных на ранних стадиях развития (Никишин, 2008). Однако в организации субтегументной области и в структуре клеток происходят существенные изменения в сравнении с предшествующей стадией удлинения. Непосредственно под эктоцитоплазмой тегумента наблюдается тонкая (менее 0,1 мкм) базальная пластинка в виде рыхлого слоя переплетающихся филаментов. Глубже располагается слой отростков мышечных клеток, включающих кольцевые миофиламенты; продольная мускулатура еще не развита, и лишь изредка под слоем кольцевых мышц выявляются единичные отростки миобластов, содержащие продольные миофиламенты (рис. 4). Выделяются четыре основные разновидности клеток. Наиболее крупными, как и на предыдущих стадиях развития, являются цитоны тегумента — массивные, обычно многоядерные клетки с многочисленными отростками,

располагающиеся под слоем формирующейся продольной мускулатуры (рис. 4). Ядра цитонов отличаются небольшим нечетко очерченным ядрышком и значительным количеством гетерохроматина, распределенного по всей кариоплазме. Цитоплазма характеризуется богатым набором органелл: хорошо развитым комплексом Гольджи, диктиосомы которого заполнены электронно-плотным содержимым, умеренно развитой в виде коротких разветвленных канальцев гранулярной эндоплазматической сетью (ГЭС), многочисленными свободными рибосомами, многочисленными, иногда образующими скопления, мелкими митохондриями с плотным матриксом. Цитоплазматическими мостиками цитоны связаны с эктоцитоплазмой тегумента; в отличие от ранних стадий развития, связующие отростки выглядят более протяженными, имеют меньший диаметр и содержат микротрубочки.

Многочисленные дифференцированные мышечные клетки располагаются как в поверхностном участке клеточного пула среди цитонов тегумента, так и несколько глубже, и характеризуются относительно небольшим ядром и цитоплазматическим телом с отростками, ориентированными в дистальном направлении (рис. 5А). Менее дифференцированные мышечные клетки располагаются в более глубоких слоях эндоцисты и имеют заметно меньшие размеры и меньшее количество отростков. Характерным признаком этих клеток, отличающим их от других малодифференцированных элементов, является наличие в их цитоплазме многочисленных канальцев и, в особенности, расширенных цистерн ГЭС, заполненных относительно светлой аморфной субстанцией (рис. 5С). По мере дифференцировки мышечных клеток количество цистерн ГЭС в их цитоплазме возрастает, становясь у наиболее дифференцированных форм преобладающим по сравнению с другими органеллами. Строение органоидов также весьма характерно для этих клеток: митохондрии мелкие, округлые или овальные, с плотным матриксом, комплекс Гольджи представлен одной-

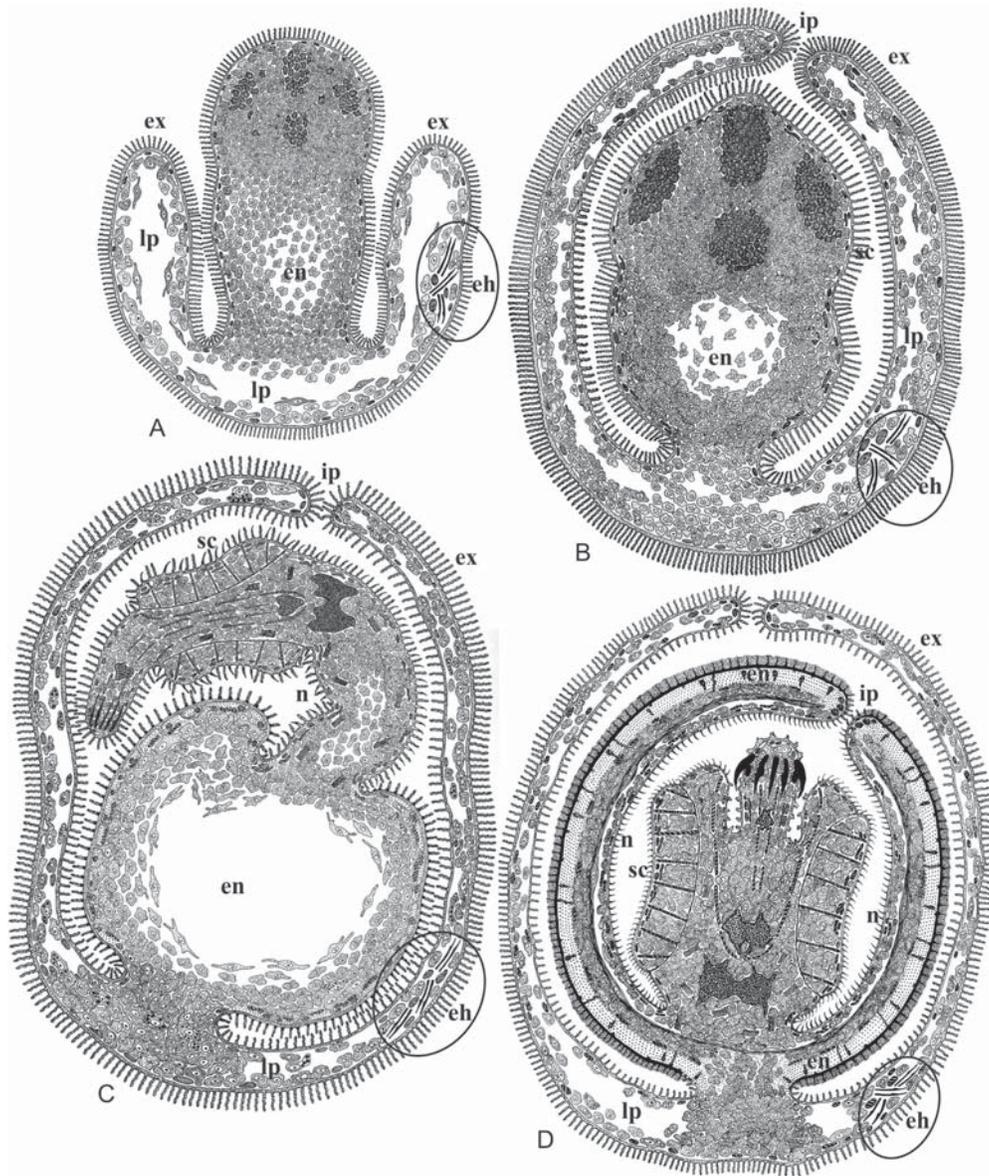


Рис. 1. Схемы организации типичной диплоцисты *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на разных стадиях ее развития.

Стадии развития: А — начала первой инвагинации; В — завершения первой инвагинации и раннего сколексогенеза; С — позднего сколексогенеза; D — цистицеркоида.

Обозначения: eh — эмбриональные крючья; en — эндочиста; ex — экзочиста; ip — выходное отверстие; lp — первичная полость; n — шейка; sc — сколекс.

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

A — beginning of first invagination; B — completion of first invagination and beginning of scolexogenesis; C — completion of first invagination and beginning of scolexogenesis; D — scolexogenesis.

Abbreviations: eh — embryonic hooks; en — endocyst; ex — exocyst; ip — invaginated pore; lp — lacuna primitiva; n — neck; sc — scolex.

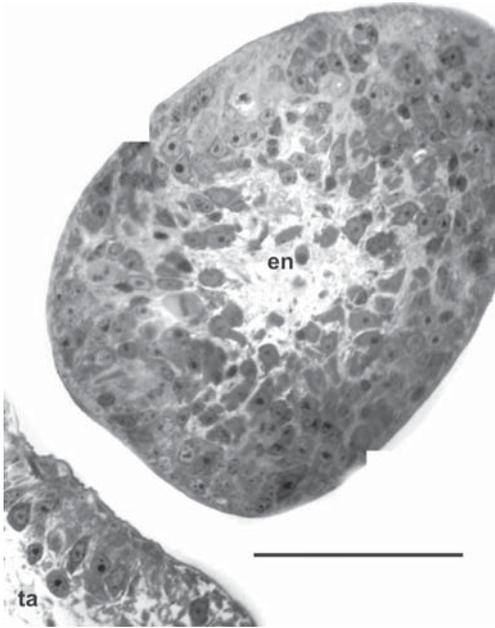


Рис. 2. Полутонкий косой срез метацисты *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии первой инвагинации.

Обозначения: ta — хвостовой придаток (экзоциста); en — эндоциста. Масштаб: 50 мкм.

Fig. 2. Semithin oblique section of metacystode of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of first invagination.

Abbreviations: ta — tail appendix (exocyst); en — formation of cavity of endocyst. Scale bar: 50 μ m.

двумя диктиосомами в виде скоплений мелких светлых пузырьков.

В толще стенки эндоцисты преобладают малодифференцированные и дифференцирующиеся клетки (рис. 3). Первые имеют типичную организацию и характеризуются визуально меньшими размерами по сравнению с другими разновидностями клеток и наибольшим ядерно-плазменным отношением (рис. 5С). Их цитоплазма отличается многочисленными свободными рибосомами и минимальным набором других органелл: на срезе обычно видны несколько митохондрий, редкие каналы ГЭС и слабо развитая зона Гольджи. Среди дифференцирующихся клеток можно определить мышечные (рис. 5С) и элементы осморегуляторной системы;

последние обнаруживаются только на заднем полюсе будущей эндоцисты (рис. 5В).

В центральной части будущей эндоцисты клеточные элементы располагаются рыхло, а иногда в центре наблюдается небольшая полость (рис. 2), ограниченная отдельными крупными клетками (рис. 5D), сходными по строению с клетками, ограничивающими первичную лауну и описанными в нашей предыдущей работе (см. Никишин, 2007). Некоторые из этих клеток имеют признаки деструкции.

Стадия сколексогенеза

На стадии сколексогенеза происходит формирование сколекса (рис. 1С). На этой стадии отчетливо определяется слой кольцевой мускулатуры, отделяющий тела клеток от дистальной цитоплазмы тегумента. По сравнению с предыдущей стадией развития клетки будущей стенки цисты на стадии сколексогенеза располагаются более плотно, однако полость в центре цисты сохраняется (рис. 6). В строении тегумента существенных изменений не наблюдается, лишь в цитоплазматических мостиках, связывающих наружный и внутренний его отделы, отмечаются более многочисленные микротрубочки (рис. 7А, В). Однако значительно увеличиваются количество и размеры мышечных клеток, в цитоплазме которых преобладают расширенные цистерны ГЭС, заполненные светлым аморфным материалом (рис. 7С). Отростки мышечных клеток, содержащие миофиламенты, образуют два упорядоченных слоя мускулатуры: наружный кольцевой и внутренний продольный, пока еще менее развитый. В межклеточных пространствах среди отростков и тел мышечных клеток выявляются единичные филаменты — элементы будущих фиброзных слоев эндоцисты. Филаменты, окружающие волокна кольцевой мускулатуры, визуально более многочисленны и имеют кольцевое направление, в отличие от филаментов, располагающихся вокруг продольных мышечных волокон и среди мышечных клеток (то

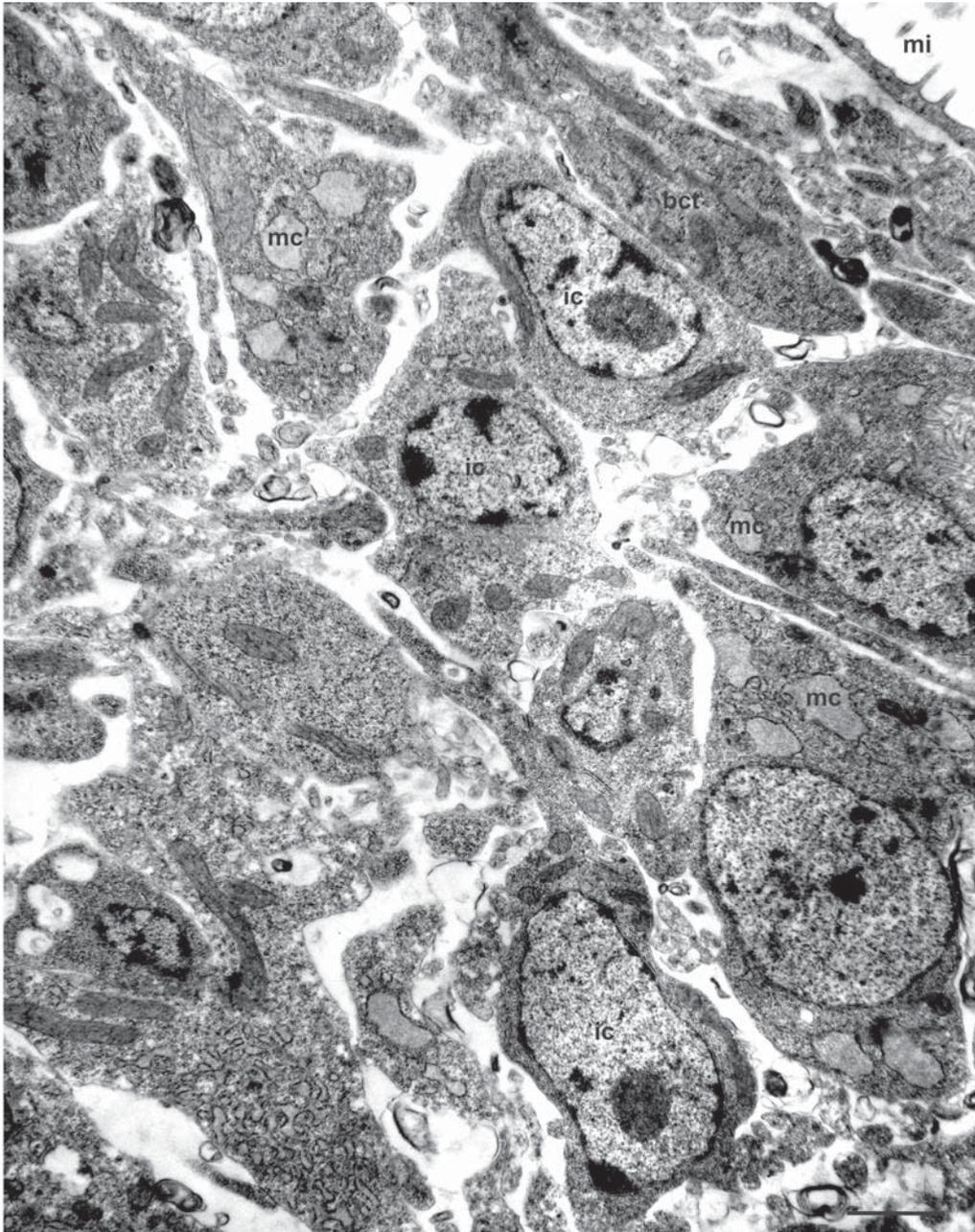


Рис. 3. Общий вид формирующейся эндочисты метацисты *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии первой инвагинации.

Обозначения: bct — отросток цитона тегумента; ic — малодифференцированные клетки; mc — мышечные клетки; mi — микроворсинки. Масштаб: 5 мкм.

Fig. 3. General view of forming metacystode's endocyst of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of first invagination.

Abbreviations: bct — branch of cyton tegument; ic — undifferentiated cell; mc — muscle cell; mi — microvillus. Scale bar: 5 μ m.

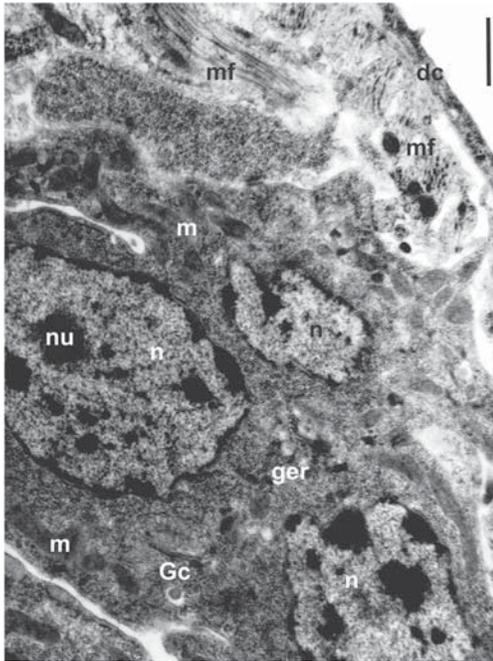


Рис. 4. Поверхностный участок эндоцисты и многоядерный цитон тегумента метацисты *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии первой инвагинации.

Обозначения: dc — дистальная цитоплазма тегумента; Gc — комплекс Гольджи; m — митохондрии; mf — миофиламенты; n — ядра; nu — ядрышко. Масштаб: 1 мкм.

Fig. 4. Superficial region of endocyst of metacystode of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of first invagination.

Abbreviations: dc — distal cytoplasm of tegument; Gc — Goldgi complex; m — mitochondrion; mf — myofilaments; n — nucleus; nu — nucleolus. Scale bar: 1 μ m.

есть, глубже кольцевой мускулатуры), которые имеют продольное направление.

В глубине клеточного пласта дифференцируются небольшие компактные клетки с относительно крупным ядром, характеризующимся достаточной светлой кариоплазмой, крупным четким ядрышком и минимальным количеством гетерохроматина (рис. 7D). Цитоплазма отличается повышенной электронной плотностью вследствие наличия многочисленных свободных рибосом и полисом и, помимо них, включает короткие канальцы и мелкие цистерны ГЭС, редкие митохонд-

рии, светлые везикулы и округлые гранулы с электронно-плотным содержимым, концентрирующиеся вблизи комплекса Гольджи. Диаметр гранул не превышает 270 нм.

Среди прочих клеточных элементов по-прежнему выявляются клетки, ограничивающие центральную полость, и дифференцирующиеся элементы осморегуляторной системы (цирциты и клетки, образующие стенки каналов), располагающиеся в месте соединения эндоцисты и экзоцисты, а также немногочисленные малодифференцированные клетки (рис. 7E).

Стадия второй инвагинации и молодого цистицеркоида

Эндоциста претерпевает существенные изменения в период от стадии позднего сколексогенеза и до завершения инвагинации сколекса в ее полость. У молодого цистицеркоида в базальной части микроворсинок и в дистальной цитоплазме тегумента вблизи наружной мембраны наблюдается отложение электронно-плотного материала в виде скоплений мелких зерен (рис. 8, вставка). При этом основания микроворсинок расширяются до 0,2 мкм. Толщина наружного (кольцевого) фиброзного слоя увеличивается до 2,5 мкм; в нем выявляются отростки мышечных клеток с кольцевыми миофиламентами, а также тонкие цитоплазматические мостики, связывающие цитоны тегумента с дистальной цитоплазмой (рис. 8). Отростки, помимо микротрубочек, содержат скопления электронно-плотных зерен, аналогичные таковым в эктоцитоплазме. Тела цитонов тегумента, мышечных и «секреторных» клеток располагаются во внутреннем (продольном) фиброзном слое, который поэтому часто называется клеточным. В наружной части этого слоя выявляются также отростки мышечных клеток, включающие продольные миофиламенты (рис. 8). Отростки «секреторных» клеток, располагающиеся в этом же слое, содержат скопления электронно-плотных гранул. Клетки, ограничивающие полость эндоцисты, в результате инвагина-

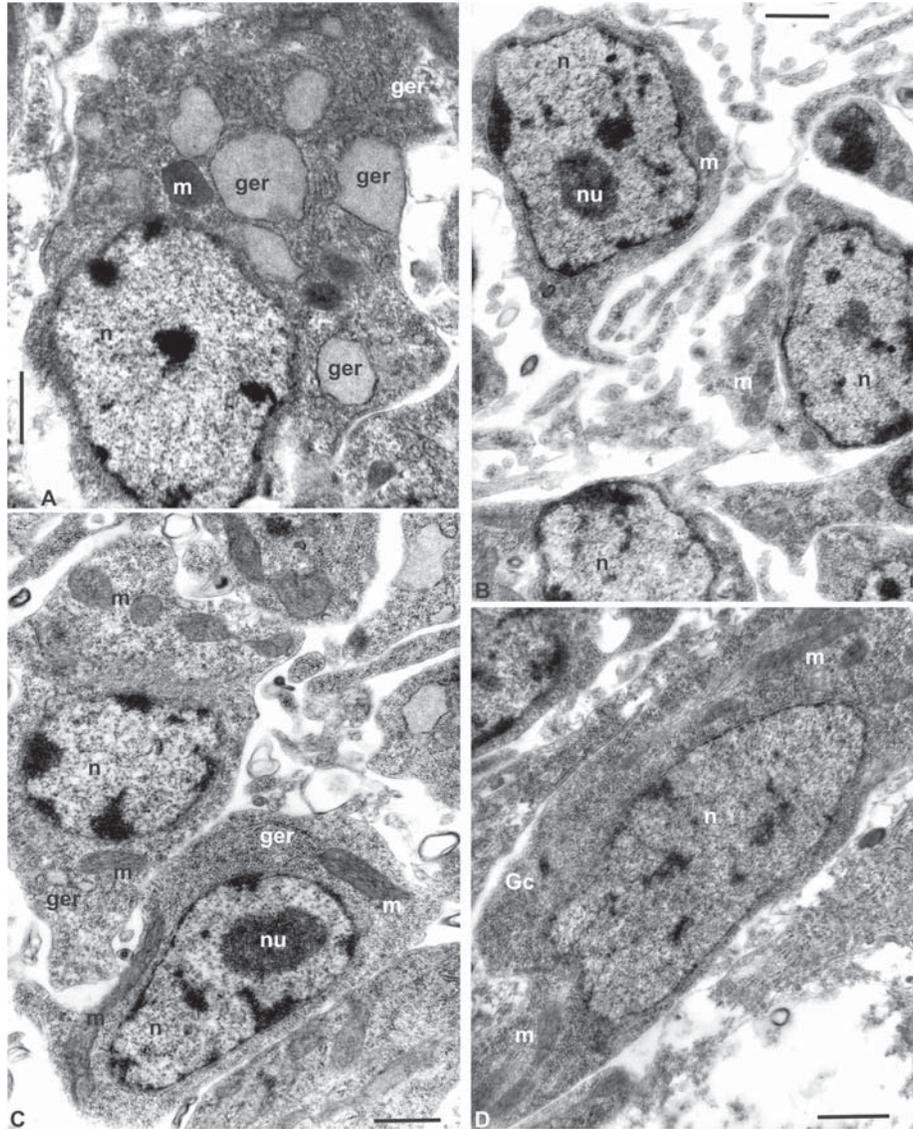


Рис. 5. Клетки формирующей эндоцисты метацисты *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии первой инвагинации.

А — мышечная клетка; В — дифференцирующиеся клетки осморегуляторной системы; С — дифференцирующаяся мышечная (вверху) и малодифференцированная (внизу) клетки; D — клетка, ограничивающая “полость” формирующей эндоцисты.

Обозначения: ct — цитон тегумента; Gc — комплекс Гольджи; ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум; ic — малодифференцированные клетки; m — митохондрии; mc — мышечные клетки; n — ядра; nu — ядрышки. Масштаб: 1 мкм.

Fig. 5. Cells of forming endocyst of metacystode of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of first invagination.

A — muscle cell; B — differentiating cells of osmoregulatory system; C — differentiating muscle (above) and undifferentiated (below) cells; D — cell limiting cavity of forming endocyst.

Abbreviations: ct — cyton of tegument; Gc — Goldgi complex; ger — granular endoplasmic reticulum; ic — undifferentiated cells; m — mitochondrion; mc — muscle cells; n — nucleus; nu — nucleolus. Scale bars: 1 μ m.

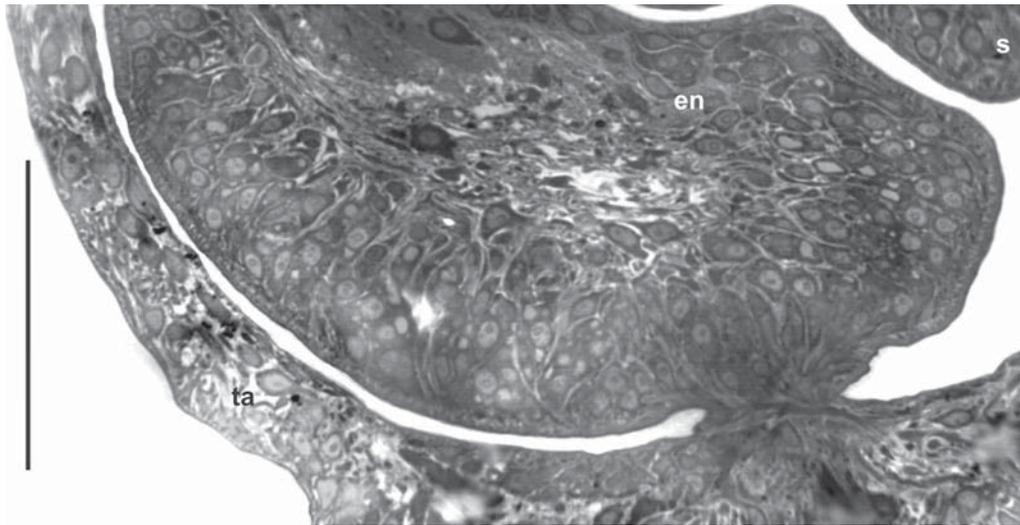


Рис. 6. Полутонкий срез метацестоды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии сколексогенеза.

Обозначения: en — формирующаяся эндоциста; s — фрагмент сколекса; ta — хвостовой придаток (экзоциста). Масштаб: 50 мкм.

Fig. 6. Semithin section of metacystode of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of scolexogenesis.

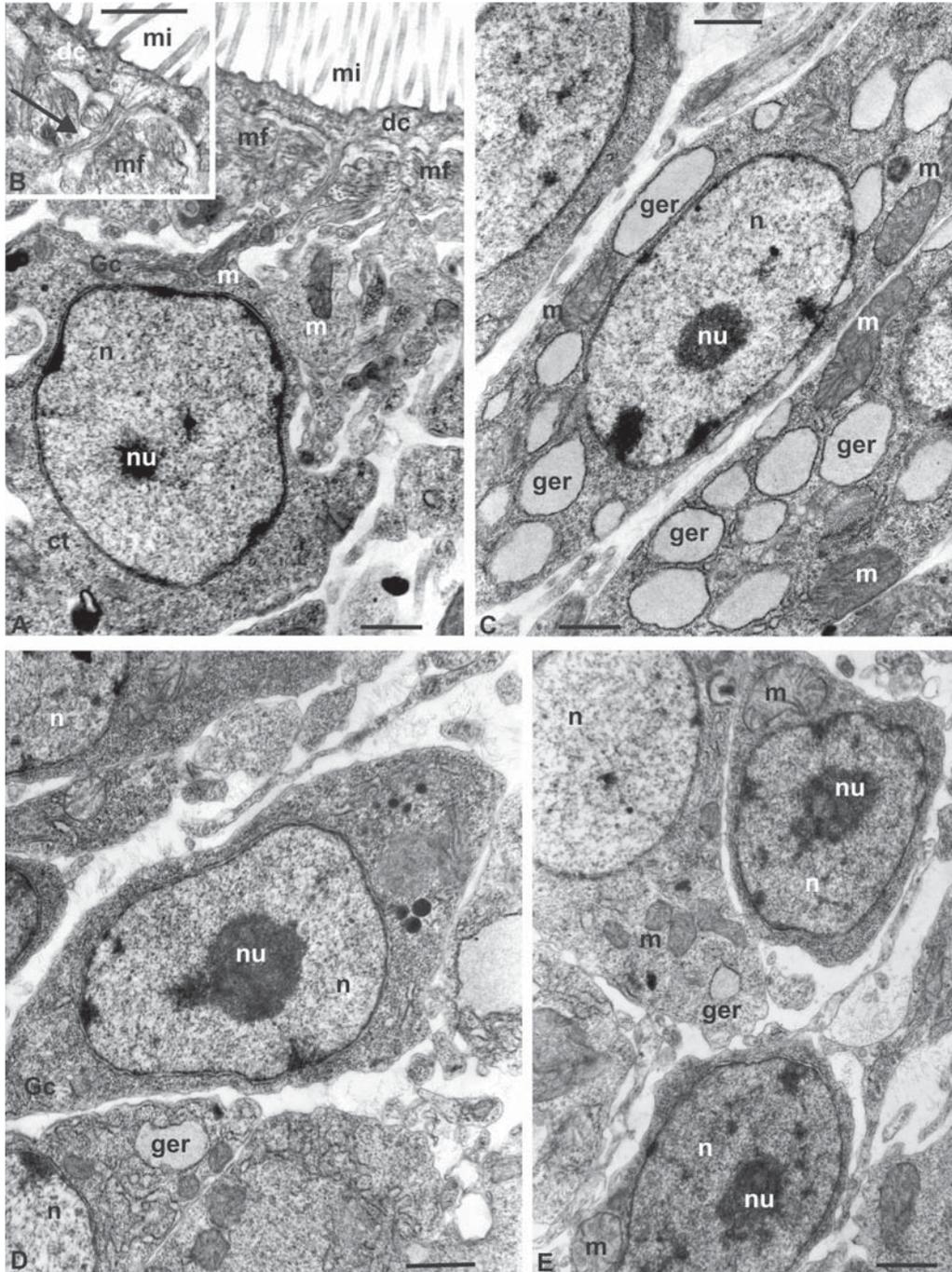
Abbreviations: en — forming endocyst; s — part of scolex; ta — tail appendix (exocyst). Scale bar: 50 μ m.

ции в нее сколекса принимают уплощенную форму, напоминающую веретено; их отростки плотно прилегают друг к другу и на срезе каждый из них имеет вид двух параллельных мембран с небольшим количеством цитоплазмы между ними (рис. 9А, В). Со стороны шейки также имеется морфологически оформленная граница, образованная слоем уплощенных цитоплазматических отростков, связанных друг с другом плотными контактами. Они заполнены умеренно плотной цитоплазмой с включением скоплений рибосом (рис. 9В).

Обсуждение

Полученные результаты подтверждают мнение С.К. Бондаренко и В.Л. Контримавичуса (2006) о том, что полость эндоцисты, в которую на завершающем этапе развития метацестоды погружаются сколекс и шейка, образуется *de novo*. Строго говоря, правомерность использования термина «полость»

в данном случае, как и в случае с первичной полостью (*lacuna primitiva*), может вызвать сомнения, поскольку оба образования не имеют собственной эпителиальной выстилки. Показано, что в отличие от первичной лакуны, у сформированных цистицеркоидов полость эндоцисты со стороны стенки цисты ограничена специализированными веретеновидными клетками и их длинными, упорядоченно расположенными отростками. К тому же, эти ограничивающие элементы связаны друг с другом плотными контактами, как показано в настоящем исследовании, или же сложными соединительными комплексами, как это было показано на представителях семейства *Hymenolepididae* (Richards, Arme, 1983). Со стороны пристеночной части шейки эта полость также ограничена слоем уплощенных цитоплазматических отростков неясного происхождения. Эти факты, на наш взгляд, вполне оправдывают использование термина «полость» по отношению к эндоцисте. Образование поло-



сти эндоцисты начинается на стадии первой инвагинации, в период, когда первичная лагуна уже смещена в формирующуюся экзоцисту. Таким образом, первичная полость и полость эндоцисты генетически и морфологически являются совершенно разными структурами.

Процесс формирования цисты (эндоцисты) цистицеркоидов гименолепидат исследован весьма скудно. Имеется единственное детальное исследование развития стенки цисты, выполненное на примере цистицеркоидов *Hymenolepis diminuta* в экспериментах с жуками *Tenebrio molitor* (Richards, Arme, 1984). Однако распространять результаты этой превосходной работы на других гименолепидат следует с осторожностью, поскольку структура стенки цисты у представителей рода *Hymenolepis* в значительной степени уникальна и существенно отличается от таковой у цистицеркоидов других таксономических групп (Ubelaker et al., 1970; Krasnoshchekov et al., 1979). В то же время, эти различия, в большинстве своем, носят частный характер, и наши результаты в общих чертах соответствуют принципиальной схеме цистогенеза, описанной этими авторами.

Полученные результаты свидетельствуют, что в эндоцисте исследованных цистицеркоидов дифференцируются пограничные и мышечная ткани. К пограничным тканям, помимо тегумента, вероятно, с некоторой

оговоркой, можно отнести выстилку внутренней границы цисты, а также эпителий каналов осморегуляторной системы, располагающихся в заднем полюсе эндоцисты.

Тегумент на всех стадиях развития имеет типичную для плоских паразитических червей организацию и состоит из дистальной цитоплазмы и цитонов тегумента, связанных с ней цитоплазматическими мостиками. Примечательной особенностью цитонов тегумента является их мультиядерный (симпластический) характер. У сформированных диплоцист *Aploparaksis polystictae* и *A. furcigera* ранее было отмечено либо наличие цитоплазматических связей между цитонами (Краснощечков, Никишин, 1979б), либо многоядерность отдельных цитонов, которые, таким образом, представляют собой симпласты. У *H. diminuta* в стенке цисты также подчеркивался синцитиальный характер «перинуклеарной цитоплазмы» тегумента (Ubelaker et al., 1970), либо цитоны тегумента описывались как двуядерные (Краснощечков et al., 1979), однако другие авторы не отметили наличие многоядерных цитонов на какой-либо стадии развития стенки цисты (Richards, Arme, 1984). Уместно отметить, что у взрослых ленточных форм этого вида митозы наблюдали в течение первых дней развития цестод в окончательном хозяине (Bolla, Roberts, 1971). Наличие многоядерных цитонов позволяет предполагать увеличение их популяции в результате деле-

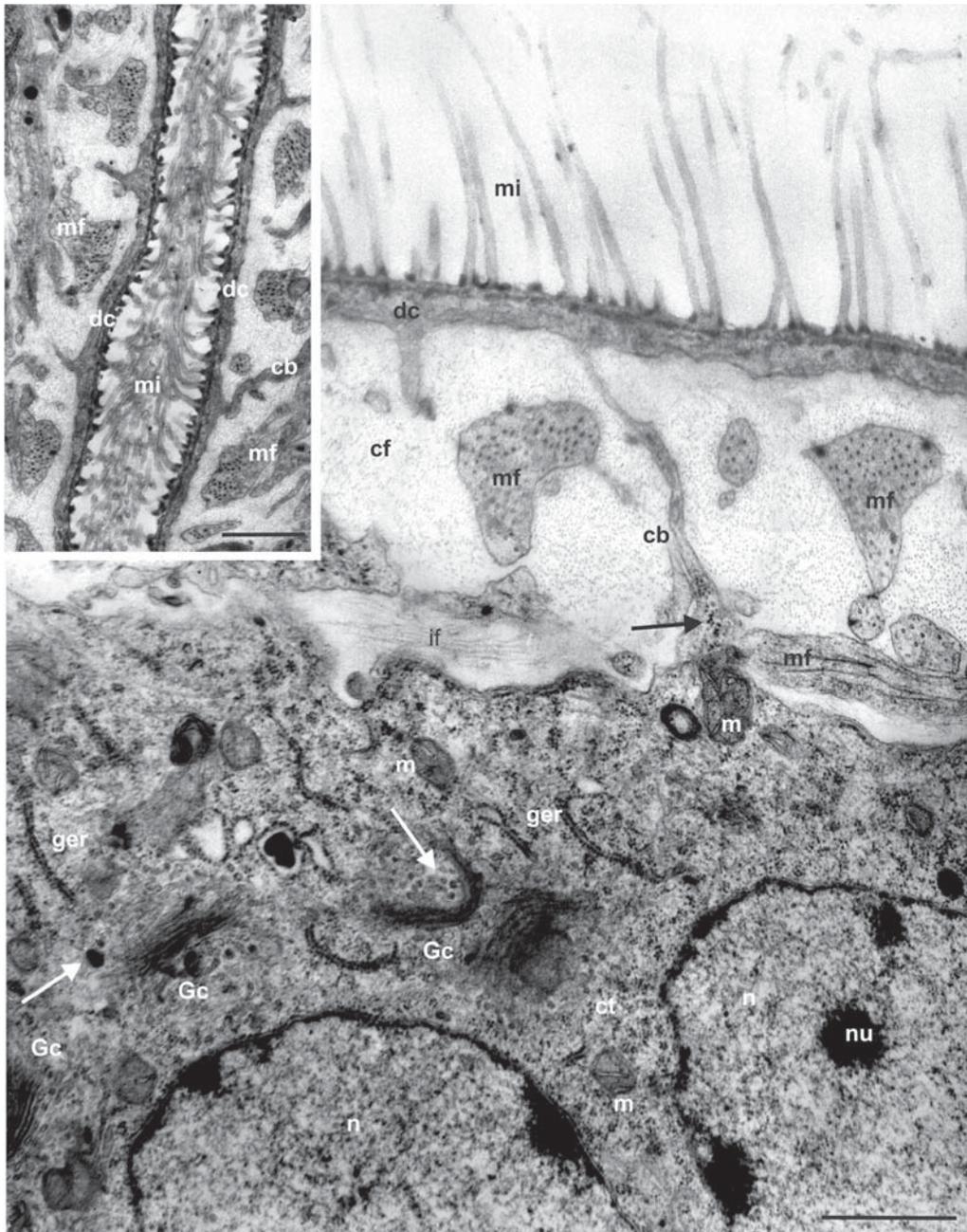
Рис. 7. Клетки эндоцисты метацистоиды *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 на стадии сколексогенеза.

А — цитон тегумента, цитоплазматическим мостиком связанный с дистальной цитоплазмой; В — микротрубочки (стрелка) в цитоплазматическом мостике тегумента; С — две мышечные клетки; D — «секреторная» клетка; E — две малодифференцированные клетки (справа) и дифференцирующаяся мышечная клетка (слева сверху). Обозначения: ct — цитон тегумента; dc — дистальная цитоплазма тегумента; Gc — комплекс Гольджи; ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум; m — митохондрии; mf — миофиламенты; mi — микроворсинки; n — ядра; nu — ядрышки. Масштаб: 1 мкм.

Fig. 7. Cells of endocyst of metacestode of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968 at the stage of scolexogenesis.

A — cyton of tegument, distal cytoplasm of tegument, and cytoplasmic bridge; B — microtubules (arrow) in cytoplasmic bridge of tegument; C — two muscle cells; D — “secretory” cell; E — two undifferentiated cells (from the right) and differentiating muscle cell (from the left and above).

Abbreviations: cb — cytoplasmic bridge of tegument; dc — distal cytoplasm of tegument; ct — cyton of tegument; Gc — Goldgi complex; ger — granular endoplasmic reticulum; m — mitochondrion; mf — miofilaments; mi — microvillus; n — nucleus; nu — nucleolus. Scale bars: 1 μ m.



ния исходных клеток (Краснощеков, 1979). Мы полагаем, что увеличение количества цитонов тегумента у исследованных метацестод происходит именно путем митозов, а возникновение симпластов объясняется либо запаздыванием цитокинеза по сравнению с кариокинезом (Morseth, 1967), либо невозможностью осуществления цитокинеза, например, вследствие развития фиброзных слоев в стенке цисты. Предположению об умножении цитонов тегумента посредством деления исходной клетки противоречат сведения об их дифференцировке из недифференцированных элементов, не подтвержденные убедительными электроннограммами (Richards, Arme, 1984). Однако для других цестод, например представителей *Pseudophyllidea*, показано, что пополнение популяции цитонов тегумента на стадии формирования процеркоида происходит в результате слияния с цитонами тегумента малодифференцированных клеток (Корнева, 2007).

Поверхностный участок тегумента цисты у зрелых цистицеркоидов всех изученных модификаций, в том числе и диплоцист аплопараксов, характеризуется, во-первых, наличием толстого слоя гликокаликса, многократно превышающего по толщине таковой в других участках тела цестод на всех стадиях их жизненного цикла, во-вторых, редукцией микроворсинок и, в-третьих, заполнением дистального отдела тегумента плотной субстанцией в виде либо сплошного пласта, либо отдельных телец (Краснощеков, Никишин, 1979а).

У исследованных нами метацестод все эти особенности оказались невыраженными. Это свидетельствует о том, что интенсивный транспорт плотной субстанции из цитонов в дистальную часть тегумента, формирование толстого слоя гликокаликса и редукция микроворсинок осуществляются уже по истечении некоторого времени после инвагинации сколекса. К сожалению, в нашем эксперименте не удалось получить качественных электроннограмм полностью зрелых цистицеркоидов *Aploparaksis bulbocirrus*, однако исследование этих метацестод из естественных инвазий показало, что тегумент их эндоцисты по своей морфологии существенно не отличается от такового у типичных диплоцист *Aploparaksis polystictae* и *A. furcigera* (Краснощеков, Никишин, 1979б), и обладает толстым слоем гликокаликса, редуцированными микроворсинками и дистальной цитоплазмой, заполненной электронно-плотным материалом.

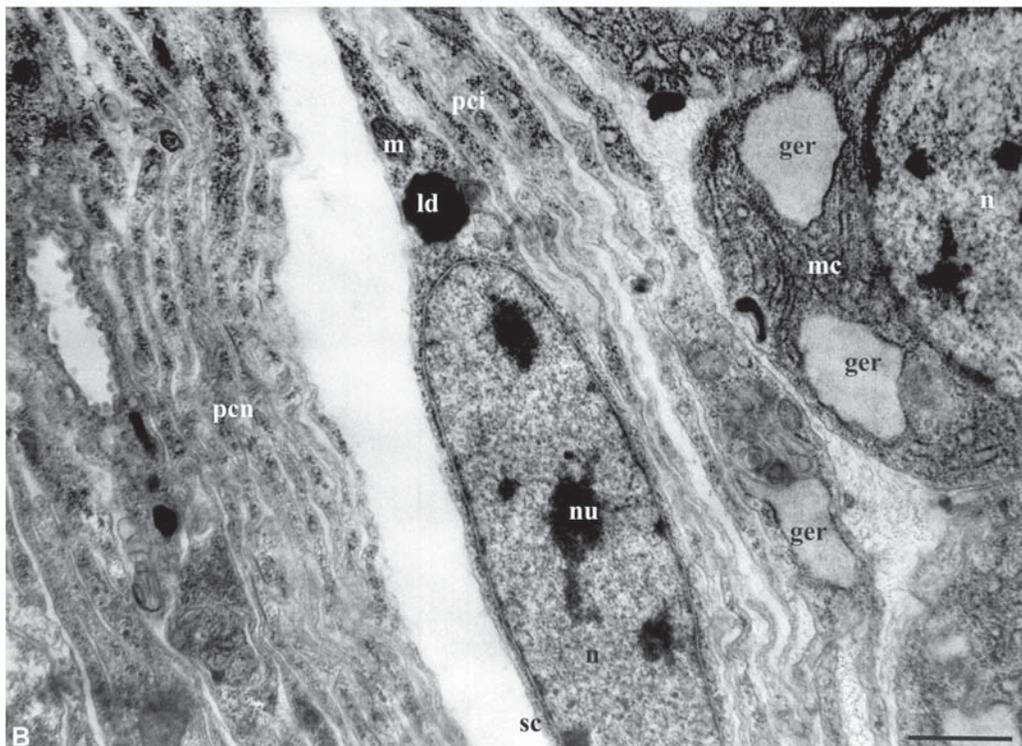
Характерной особенностью стенки цисты цистицеркоидов являются фиброзные слои, расположенные между базальной пластинкой, подстилающей дистальный отдел тегумента, и внутренней границей стенки цисты. У исследованных нами цистицеркоидов таких слоев два: наружный, с кольцевым расположением образующих его филаментов, и внутренний, продольный. Оба слоя включают в себя отростки миоцитов с миофиламентами, ориентация которых соответствует ориентации окружающих фиброзных

Рис. 8. Эндоциста молодого цистицеркоида *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968. На вставке: дистальная часть тегумента выходного отверстия.

Обозначения: cb — цитоплазматические мостики; cf — кольцевой фиброзный слой; ct — цитон тегумента; dc — дистальная цитоплазма тегумента; Gc — комплекс Гольджи; ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум; lf — продольный фиброзный слой; m — митохондрии; mf — миофиламенты; mi — микроворсинки; n — ядра; nu — ядрышко; стрелками указан электронно-плотный материал, формируемый в комплексе Гольджи и транспортируемый в дистальный отдел тегумента. Масштаб: 1 мкм.

Fig. 8. Endocyst of young cysticercoid of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968. Insert: distal part of tegument of invaginated pore.

Abbreviations: cb — cytoplasmic bridges of tegument; cf — circular fibrous layer; ct — cyton of tegument; dc — distal cytoplasm of tegument; Gc — Goldgi complex; ger — granular endoplasmic reticulum; lf — longitudinal fibrous layer; m — mitochondrion; mf — miofilaments; mi — microvillus; n — nucleus; nu — nucleolus; arrows indicate electron-dense material forming in Goldgi complex and displaced to distal part of tegument. Scale bar: 1 μ m.



элементов; кроме того, в толще внутреннего слоя располагается большая часть клеточных элементов стенки цисты. Сходное строение имеют фиброзные слои у ряда исследованных цистицеркоидов других видов и модификаций (Bagon, 1971; Rees, 1973; Краснощекоев, Никишин, 1979б; Краснощекоев, Плужников, 1984). Принципиальные отличия, однако, обнаружены в организации фиброзных слоев и мускулатуры у криптоцерков семейства *Dilepididae*, у которых последовательно располагаются сначала кольцевой и продольный фиброзные слои, затем слои кольцевой и продольной мускулатуры, а глубже — слой клеток (Gabrion, Gabrion, 1976; Краснощекоев и др., 1983). Вследствие малого количества исследованных видов и модификаций цистицеркоидов, интерпретация этих различий представляется преждевременной; необходимо лишь еще раз подчеркнуть их предполагаемую связь с таксономической принадлежностью тех или иных цестод.

Образование фиброзных слоев, согласно полученным результатам, связано с мышечными клетками. На это указывает как непосредственная связь фиброзных элементов с миоцитами, так и строгое соответствие ориентации филаментов фиброзных слоев и миофиламентов в располагающихся в этих слоях отростках мышечных клеток. Приведенные здесь данные свидетельствуют, что фиброзные слои начинают формироваться на стадии сколекогенеза, причем первым формируется наружный (кольцевой) слой.

По мере его формирования клеточные элементы, за исключением отростков миоцитов, содержащих кольцевые миофиламенты, сдвигаются вглубь стенки цисты. Отдельные филаменты продольного фиброзного слоя появляются на стадии второй инвагинации, но полностью этот слой формируется уже после инвагинации сколекса. В итоге, в продольном фиброзном слое располагаются клеточные тела и отростки мышечных клеток, включающие продольные миофиламенты.

Пополнение популяции миоцитов осуществляется исключительно в результате дифференцировки малодифференцированных клеток, мигрирующих из глубины клеточного пласта будущей эндоцисты к дистальной цитоплазме тегумента. На стадии первой инвагинации вполне сформированной представляется только кольцевая мускулатура; продольная же формируется в период сколекогенеза, то есть, одновременно с образованием кольцевого фиброзного слоя. Эта схема полностью соответствует данным о цистогенезе *H. diminuta* (Richards, Arme, 1984). Возможно, что на протяжении развития метастоды у миоцитов происходит «переключение» функциональной направленности, наподобие эффекта, описанного у миоцитов скребней (Никишин, 2004). На ранних стадиях постэмбриогенеза мышечные клетки формируют кольцевую мускулатуру и обеспечивают ее функционирование. На стадии первой инвагинации и раннего сколекогенеза начинается образование фи-

Рис. 9. Внутренние участки стенки эндоцисты цистицеркоида *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968.

А — фрагмент клеточного слоя, прилежащего к внутренней границе стенки эндоцисты; В — элементы, ограничивающие полость эндоцисты.

Обозначения: ci — клетки внутренней границы эндоцисты; ger — гранулярный эндоплазматический ретикулум; ld — липидные капли; m — митохондрии; mc — мышечные клетки; n — ядра; nu — ядрышки; pci — отростки клеток внутренней границы эндоцисты; pcn — отростки клеток, ограничивающие полость эндоцисты со стороны шейки; sc — веретеновидная клетка; стрелками показаны плотные контакты. Масштаб: 1 мкм.

Fig. 9. Inner parts of endocyst of cysticercoid of *Aploparaksis bulbocirrus* Deblock et Rausch, 1968.

A — cellular layer near inner border of endocyst; B — border between endocyst and neck.

Abbreviations: ci — cell of inner border of endocyst; ger — granular endoplasmic reticulum; ld — lipid droplets; m — mitochondrion; mc — muscle cells; n — nucleus; nu — nucleolus; pci — branches of cells of inner border of endocyst; pcn — branches of cell limiting cavity of endocyst from neck side; arrows indicate tight junctions. Scale bars: 1 μ m.

ламентов кольцевого фиброзного слоя. На стадиях среднего и позднего сколексогенеза наблюдается образование продольной мускулатуры и продолжается синтез филаментов кольцевого фиброзного слоя. На стадии молодого цистицеркоида синтетическая активность миоцитов направлена на образование продольного фиброзного слоя, в то время, как сократительные элементы вполне сформированы. В дальнейшем у цистицеркоидов, клеточное содержимое стенки цисты которых подвергается значительной редукции, миоциты оказывались редуцированными в меньшей степени, по сравнению с другими клетками, и сохраняли в своей цитоплазме развитый синтетический аппарат в виде множества расширенных цистерн ГЭС.

У исследованных диплоцист нам не удалось обнаружить фибробласты. Не были обнаружены они и у других типичных диплоцист (Краснощеков, Никишин, 1979б), а также у криптоцерков пяти видов, относящихся к разным родам (Краснощеков и др., 1983). В то же время, у целого ряда цистицеркоидов разных модификаций, относящихся к разным таксономическим группам, эти клетки были отмечены. Так, в стенке цисты у *H. diminuta* Аллисон с соавторами (Allison et al., 1970) описали фибробласты, но не отметили мышечных клеток. Позднее, у этого же вида были описаны как фибробласты, так и мышечные клетки, причем, по мнению авторов, и те и другие принимали участие в синтезе фиброзных элементов (Krasnoshchekov et al., 1979; Richards, Arme, 1984). Сходная картина отмечена у *H. microstoma* и *H. stylosa* (соответственно Caley, 1974; Gabrion, Verdier, 1978), а также у *Moniezia expansa* (Caley, 1976) и *Fimbriaria fasciolaris* (Краснощеков, Плужников, 1984). Детальный сравнительный анализ морфологии и генеза фиброзных компонентов стенки цисты у цистицеркоидов других модификаций выходит за рамки настоящей статьи. Можно предполагать, однако, что отмеченное разнообразие, возможно, связано с особенностями физиологии окончательных хозяев, поскольку стенка цисты (эндоцисты), по

общему мнению, является адаптацией паразита к механическим и химическим условиям начальных участков пищеварительных трактов хозяев.

«Секреторные» клетки представляются наиболее загадочными из всех клеточных элементов эндоцисты. Они обнаружены у всех исследованных типичных диплоцист и криптоцерков (Краснощеков, Никишин, 1979б; Краснощеков и др., 1983), причем у зрелых цистицеркоидов вырабатываемые ими гранулы накапливаются в отростках, по своему объему иногда сравнимых с телом самой клетки (Краснощеков, Никишин, 1979б). У цистицеркоидов других модификаций сведения об этих клетках отсутствуют. Функция «секреторных» клеток остается неясной. Они дифференцируются на стадии сколексогенеза, то есть, незадолго до завершения формирования цистицеркоида, сопровождаемого заполнением дистальной цитоплазмы тегумента плотным материалом, и поэтому могли бы рассматриваться как цитоны тегумента. Однако морфологически секреторные и тегументальные клетки, как и вырабатываемые ими субстанции, существенно различаются. Можно предположить, что очевидная специализация секреторных клеток к формированию и депонированию электронно-плотных гранул может каким-то образом способствовать обеспечению защитной функции эндоцисты в процессе инвазии окончательного хозяина.

Слой, ограничивающий стенку эндоцисты изнутри, характерен для цистицеркоидов многих исследованных модификаций, представляющих разные семейства циклофиллидей, и не отмечен только у криптоцерков (Краснощеков и др., 1983) и циклоцерка (Краснощеков, Плужников, 1984). Этот слой образован мелкими веретеновидными клетками и их длинными отростками и внешне напоминает миелин (отсюда название «псевдомиелиновый слой»). В ряде случаев, например у *H. diminuta*, отростки настолько плотно прилегают друг к другу, что мембраны, окружающие соседние отростки, сливаются друг с другом и трансформируются в

упоминавшийся выше особый соединительный комплекс (Richards, Arme, 1983). Однако у типичных диплоцист аплопараксов организация этого слоя не настолько плотная, особенно в заднем полюсе эндоцисты, и между его элементами могут наблюдаться каналы и клетки осморегуляторной системы (Краснощеков, Никишин, 1979б).

Таким образом, полученные результаты позволяют определить следующие особенности морфогенеза стенки цисты типичных диплоцист.

1. В стенке цисты дифференцируются цитоны тегумента, мышечные, «секреторные» и «пограничные» (ограничивающие полость эндоцисты) клетки, а так же элементы осморегуляторной системы, расположенные в участке соединения стенки цисты и шейки.

2. В стенке цисты изученных метацестод не идентифицированы клетки нервной и соединительной тканей; опорную функцию выполняют мышечные клетки.

3. Кроме базальной пластинки, подстилающей дистальный отдел тегумента, формируются два фиброзных слоя, ориентация составляющих элементов которых соответствует ориентации миофиламентов в мышечных отростках этих слоёв.

4. Окончательное формирование поверхностного отдела тегумента (отложение в дистальной цитоплазме плотного материала, формирование слоя гликокаликса, редукция микроворсинок) происходит после стадии второй инвагинации.

5. В процессе второй инвагинации завершается формирование внутренней границы стенки эндоцисты.

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 (проект № 09-III-A-06-218) и РФФИ – ДВО РАН (проект № 09-04-98523).

Литература

- Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л. 2006. Аплопараксиды диких и домашних птиц. М.: Наука. 443с. [Основы цестодологии. Т.14].
- Корнева Ж.В. 2007. Тканевая пластичность и морфогенезы у цестод. М.: Наука. 187 с.
- Краснощеков Г.П. 1980. Церкомер — личиночный орган цестод // Журнал общей биологии. Т.41. С.615–627.
- Краснощеков Г. П., Никишин В.П. 1979а. Ультраструктура защитных оболочек цестод // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука. С.116–132.
- Краснощеков Г.П., Никишин В.П. 1979б. Ультраструктура стенки цисты метацестод *Aploparaksis polystictae* и *A. furcigera* (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология. Т.13. С.250–256.
- Краснощеков Г.П., Никишин В.П., Плужников Л. Т. 1983. Ультраструктура стенки цисты личинок цестод типа моноцерка // Паразитология. Т.17. С.391–396.
- Краснощеков Г.П., Плужников Л.Т. 1984. Ультраструктура цистицеркоидов *Fimbriaria fasciolaris* (Hymenolepididae) // Паразитология. 1984. Т.18. С.47–51.
- Никишин В.П. 2004. Цитоморфология скребней: покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки. М.: ГЕОС. 233 с.
- Никишин В.П. 2008. Структура и дифференцировка тканей цистицеркоидов. 1. Тонкая морфология диплоцисты *Aploparaksis bulbocirrus* (Cestoda, Hymenolepididae) на ранних стадиях постэмбриогенеза // Зоология беспозвоночных. Т.4 (2007). Вып.2. С.129–138.
- Никишин В.П. 2010. Структура и дифференцировка тканей цистицеркоидов. III. Дифференцировка тканей хвостового придатка у типичной диплоцисты *Aploparaksis bulbocirrus* (Cestoda, Hymenolepididae) // Зоология беспозвоночных. Т.6 (2009). Вып.2. С.129–145.
- Allison V.F., Uebelaker J.E., Cooper N.B. 1972. The fine structure of the cysticercoid of *Hymenolepis diminuta*. 2. The inner wall of the capsule // Z. Parasitenk. Vol.39. P.137–147.
- Baron P.J. 1971. On the histology, histochemistry and ultrastructure of the cysticercoid of *Raillietina cestillus* (Molin, 1858) Fuhrmann, 1920 (Cestoda, Cyclophyllidea) // Parasitology. Vol.62. P.233–245.
- Bolla R.I., Roberts L.S. 1971. Developmental physiology of cestodes. IX. Cytological characteristics of the germinative region of *Hymenolepis diminuta* // Journal of Parasitology. Vol.57. P.267–277.
- Caley J. 1974. The functional significance of scolex retraction and subsequent cyst formation in the cysticercoid larva of *Hymenolepis microstoma* // Parasitology. Vol.68. P.207–227.
- Caley J. 1976. Ultrastructural studies of the cysticercoid of *Moniezia expansa* (Anoplocephalidae) with special

- reference to the development of the cyst // *Z. Parasitenk.* Vol.48. P.251–262.
- Gabriel C., Gabriel J. 1976. Etude ultrastructurale de la larve de *Anomotaenia constricta* (Cestoda, Cyclophyllidae) // *Z. Parasitenk.* Vol.49. P.161–177.
- Gabriel C., Verdier J.-M. 1978. Etude ultrastructurale du cysticercoïde de *Hymenolepis stylosa* (Cestoda, Cyclophyllidae) // *Annales de Parasitologie.* Vol.53. P.131–146.
- Krasnoshchekov G.P., Moczon T., Pluzhnikov L.T. 1979. Ultrastructure of the cyst of *Hymenolepis diminuta* larvae // *Folia parasitologica.* Vol.26. P.245–251.
- Morseth D.J. 1967. Fine structure of the hydatid cyst and protoscolex of *Echinococcus granulosus* // *J. Parasitol.* Vol.53. P.312–325.
- Rees G. 1973. The ultrastructure of the cysticercoïd of *Tatria octacantha* Rees, 1973 (Cyclophyllidae, Amaxillidae) from the damselfly nymphs *Pyrrosoma nymphula*, Sulz and *Enallagma cyathigerum*, Charp // *Parasitology.* Vol. 67. P. 85–103.
- Richards K.S., Arme C. 1983. Junctional complexes in the inner cyst tissue of the cysticercoïd of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) // *Parasitology.* Vol.87. P.295–306.
- Richards K.S., Arme C. 1984. An ultrastructural analysis of cyst wall development in the metacestode of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) // *Parasitology.* Vol.89. P.537–566.
- Ubelaker J. E., Cooper N.B., Allison V.E. 1970. The fine structure of the cysticercoïd of *Hymenolepis diminuta*. I. The outer wall of the capsule // *Zeitschrift für Parasitenkunde.* Vol.34. P.258–270.

Ответственные редакторы:
 Н.М. Бисерова, Е.Н. Темерева