

# ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ТЕГУМЕНТА РАЗЛИЧНЫХ ЗОН ТРЕМАТОДЫ *COTYLURUS CORNUTUS*.

Ахметов К.К., Сарбасов Н.С., Бергенева Н.С.

В настоящей работе представлены результаты исследования ультраструктурных особенностей тегумента различных зон тела маритной стадии трематоды *Cotylurus cornutus*.

Большинство известных на сегодняшний день исследований покровной ткани плоских червей, в том числе и представителей класса трематод, сделано по данным гистологических и гистохимических методов. Эти способы предполагают использование для наблюдения светооптических микроскопов. Разрешающая способность светового микроскопа не достаточно для обсуждения морфологической организации и выяснения функционального назначения структур и их роли в обеспечении отдельных физиологических функций.

С шестидесятых годов прошлого столетия, с началом использования электронно-микроскопического метода в биологии стало известно, что покровная ткань плоских червей, в частности трематод, является не совокупностью клеток эпителия, а представлена непрерывным синцитиальным слоем. По данным Threadgold [1] верхний слой покровов трематод синцитий соединяется посредством цитоплазматических тяжей с погруженными в нижележащую паренхиму частями, которые ранее в литературе носили название «субтегументальные клетки», сегодняшний общепринятый термин для их обозначения «цитон». Вообще, верхняя часть покровов паразитических плоских червей обозначается как тегумент, поскольку, он выполняет несколько взаимосвязанных функции: покровную, барьерно-защитную и секреторную. Понимание функциональной морфологии тегументов трематод возможно лишь при исследовании их субклеточной организации. Накопление фактических материалов по электронной микроскопии как можно большего числа видов трематод, охватывающих различные таксономические группы, послужит основанием для сколько-нибудь уместных обобщающих умозаключений.

Ранее представители различных семейств трематод были исследованы посредством трансмиссионной электронной микроскопии сем. *Gorgoderidae* [2], сем. *Schistosomatidae* [3], сем. *Dicrocoelidae* [4], *Fasciolidae* [5].

В настоящей работе представлены результаты исследования ультраструктурных особенностей тегумента различных зон тела маритной стадии трематоды *Cotylurus cornutus*.

Гельминтологический материал был собран из кишечника утки широконоски (*Anas platyrhynchos*). Трематод фиксировали в 3% глутаровом альдегиде на какодилатном буфере в течение 6-ти часов при 4 градусах по Цельсию. Отмывали в буфере при той же температуре, а затем дофиксировали в 2% растворе четырехоксида осмия. Контрастировали уранилацетатом свинца (на срезах). Полученный материал заключали в смолы аралдит и эпон. Срезы были подготовлены на ультрамикротоме «Ultratom III» фирмы «LKB» (Швеция). Полученные препараты просматривали на трансмиссионном электронном микроскопе «JEM -100 CXII» фирмы («JOEL», Япония).

**Результаты и их обсуждение.** Трематода *Cotylurus cornutus* относится к семейству *Strigeidae* (Raillietti, 1919), подотряда *Strigeata* (La Rue, 1926). Трематоды этой таксономической группы характеризуются присутствием органа Брандеса, который участвует не только в специфической фиксации на поверхности кишечника хозяина, но и участвует в так называемом внеполостном, внекишечном пищеварении. В связи с вышесказанным интересны наблюдения по особенностям покровной ткани этого гельминта в различных районах тела.

**Ультраструктура тегумента задней части тела.** Первая особенность обнаруживаемая при изучении электронограмм тегумента в зоне задней части тела, за органом Брандеса состоит в том, что подстилающий наружный слой подтегументальная пластинка очень развитая (Рис. 1). Мощность этого слоя намного больше в морфологическом плане, чем у изученных Нестеренко, Ждярска, Панин [4] *Gorgodera orientalis* семейство *Gorgoderidae*, *Euritrema pancreaticum* семейство *Dicrocoelidae*, Ахметовым [6] *Azygia lucii* семейство *Azygiida*.

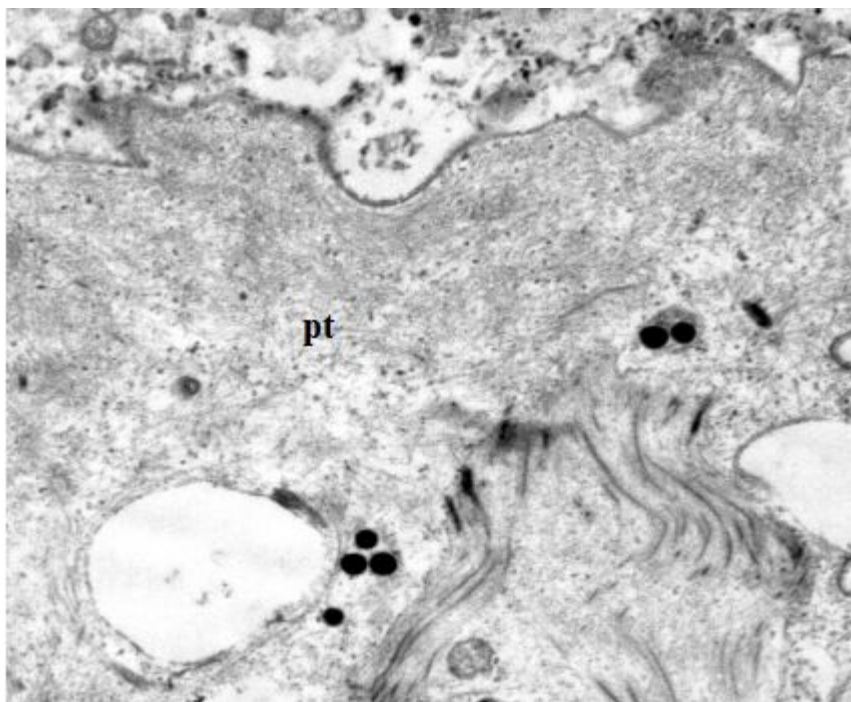


Рисунок 1. Подтегументальная пластинка трематоды *Cotylurus cornutus*. Pt - подтегументальная пластинка

Если учесть, что функция подтегументальной пластинки связана с обеспечением опоры для мышечных элементов, то можно говорить об осуществлении сильных сократительных функций задней половиной тела. В составе подтегументальной пластинки можно выделить верхнюю часть слоя, коллагеновых волокон в ней больше, располагаются они в разных направлениях. Нижняя половина подтегументальной пластинки характеризуется тем, волокон коллагена в ней меньше, соответственно и эта часть пластинки выглядит более электронносветлой (Рис. 2). Каких либо других субклеточных включений в составе обсуждаемой пластинки не установлено.

Подтегументальная пластинка сверху ограничена базальной мембраной тегумента. Мембрана на электроннограммах структурируется как тонкая структура, находящаяся на границе подтегументальной пластинки и верхнего синцитиального слоя. Базальная мембрана имеет электронноумеренную структуру, при этом её электронная плотность выше плотности базальных слоев синцития тегумента и апикальных слоев подтегументальной пластинки (Рис. 3). Базальная мембрана относительно выровненная, лишь изредка образует п-образные инвагинации. Относительная выравненность базальной мембраны тегумента в описываемой части тела трематоды, по нашему мнению, есть свидетельство пассивности, то есть слабом участии в проведении веществ из смежных слоев покровной ткани. Об этом можно судить, ссылаясь на исследования Ахметова К.К [6]. По данным некоторых авторов мембраны активно участвующие в проведении веществ и являющиеся пограничными выглядят на ультратонких снимках структурами не выравненными (Лифарева и др.). Эту ситуацию можно объяснить тем, что при активном проведении веществ мембраны будут не выравненными, а значит, будет увеличена площадь, через которую осуществляется транспортная функция.

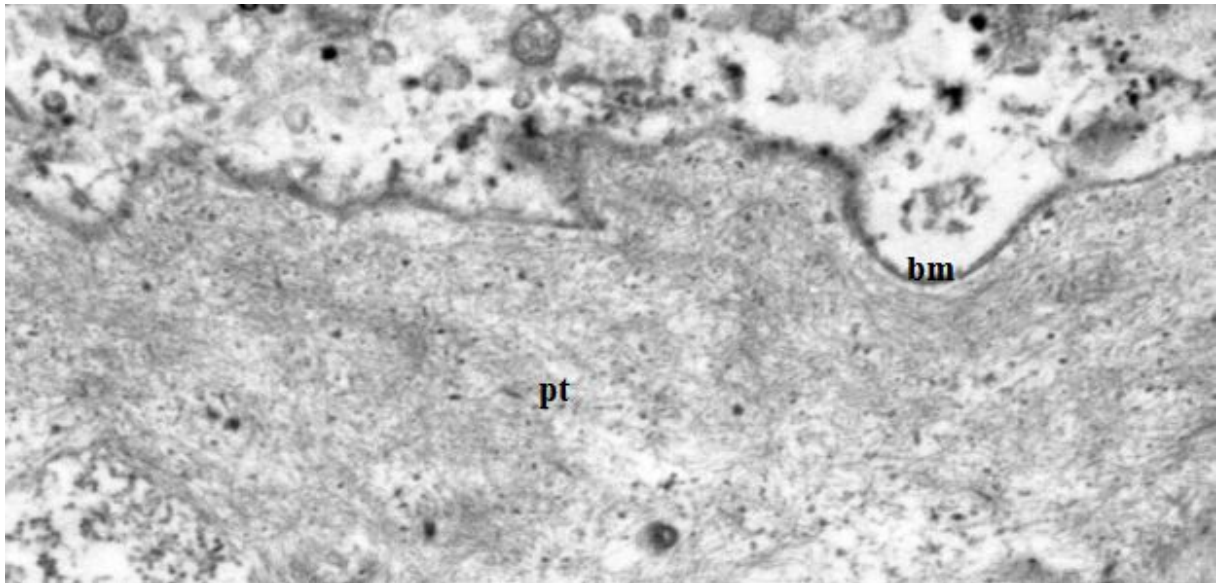


Рисунок 2. Базальная мембрана тегумента *Cotylurus cornutus*.  
bm - базальная мембрана, pt - подтегументальная пластинка

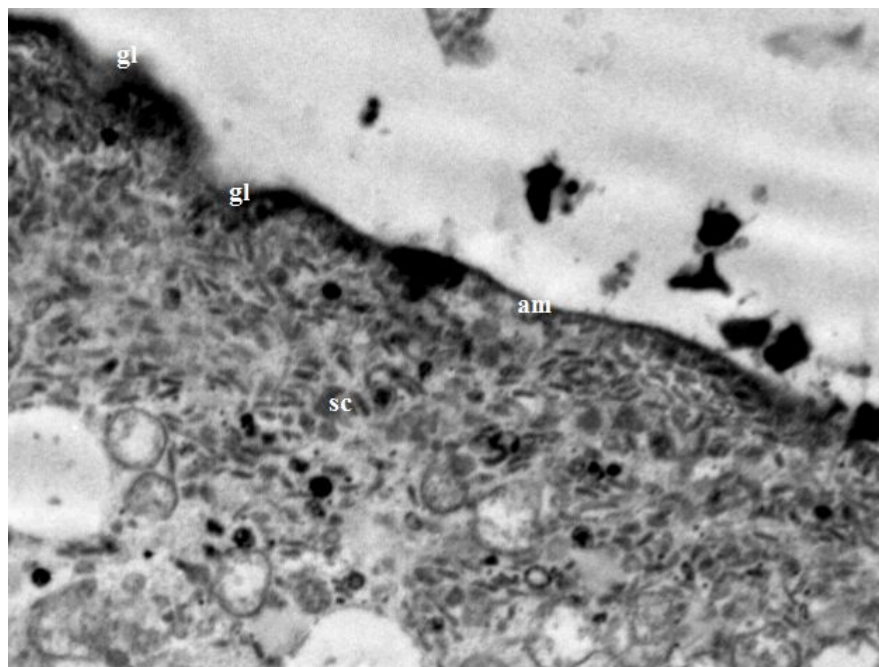


Рисунок 3. Апикальные слои тегумента трематоды *Cotylurus cornutus*.  
am - апикальная мембрана тегумента, gl- гликокаликс, sc- синцитиальный слой тегумента

Таким образом, общая структура базальной мембраны тегумента задней половины тела трематоды *C. cognatus* показывает относительную транспортную пассивность.

Наружный слой тегумента исследуемой трематоды представлен, как и у других видов сосальщиков, непрерывным цитоплазматическим слоем. Непрерывный цитоплазматический слой в некоторых литературных источниках называют синцитиальным слоем.

Синцитиальный слой тегумента соединен посредством цитоплазматических тяжей с погруженной ядерной частью – цитонами. В работах прошлого столетия, которые в основном проводились с использованием методов световой микроскопии эта часть тегумента носила название «субтегументальные клетки» [7]. На самом деле они не являются обособленными клетками, а лишь представляют ядерную часть общего цитоплазматического синцития.

Поверхность синцитиального слоя закрыта апикальной тегументальной мембраной. Она образует складчатость, которая имеет вид полукруглых не резких выступов. Внешняя поверхность апикальной мембраны тегумента несет слой рыхлого гликокаликса. На электроннограммах гликокаликс имеет слабо умеренную электронную плотность. При этом обнаруживается, что электронная плотность гликокаликса на различных участках разная, есть участки, где электронная

плотность описываемого слоя не велика, тогда высота гликокаликса нивелируется до минимальных величин, и она принимает вид небольшой «бахромчатой» структуры. На других участках гликокаликс более электронноплотный, такие участки занимают большую площадь поверхности тегумента задней части тела.

Известно, что гликокаликс входит в состав гликопротеиновых комплексов мембранных структур и образует так называемые углеводные «антенны» на поверхности комплексов. По данным Хьюз Р. [8] углеводные компоненты в составе гликокаликса участвуют в процессе «узнавания» веществ, которые, в конечном счете, будут проведены через мембрану. Функция гликокаликса связана с биофизическими и биохимическими процессами, происходящими на молекулярном уровне, механизм работы до настоящего времени не до конца выяснен.

С внутренней стороны апикальную мембрану тегумента подстилает уплотненный слой матрикса синцития, средний и нижние слои синцития имеют электронноумеренную плотность. Общая структура синцития мелкозернистая. В этом же слое находятся секреторные тела и митохондрии. Секреторные тела можно разделить на два типа. Первый тип секреторных тел палочковидный и имеет электронную плотность, которой выше плотности основного вещества синцития. Второй тип секреторных тел имеет округлую форму и электронная плотность их выше электронной плотности палочковидных секреторных тел, а иногда они не проницаемы для электронов. Секреторные тела первого типа в основной массе сосредоточены под апикальной мембраной тегумента. Причем большая часть секреторных тел ориентирована перпендикулярно апикальной мембране. Митохондрии локализуются в центральных и базальных слоях синцития. Обилие митохондрий именно в этих слоях свидетельствует о том, что макроэнергетические процессы в синцитии связаны именно с этим районом. Верхние слои синцития, где сосредоточены палочковидные секреторные тела, вероятно, функционально связаны с выделением веществ из состава секреторных тел.

Анализируя морфологическую приуроченность секреторных тел в синцитиальном слое тегумента заднего отдела тела, изучаемой в настоящей работе трематоды, можно предположить цепь следующих морфофункциональных событий. Первое округлые электронноплотные секреторные тела поступают в основной слой синцития и в его центральных районах разрушаются, освобождая свое содержимое. Возможно, что в его составе имеются факторы, участвующие в выделении веществ из палочковидных секреторных тел. По-видимому, с обеспечением этого и ряда других процессов энергетическим материалом связан приуроченность митохондрий в этом отделе. Ясно одно, что вещества из секреторных тел не пополняют, а если и пополняют слой, то незначительно. Палочковидные секреторные тела, сосредоточенные ближе к апикальной мембране в основном ориентированы перпендикулярно к мембране (Рис. 3). Иногда они примыкают к ней. Освобождение веществ из содержимого палочковидных секреторных тел происходит в апикальном слое или при слиянии с апикальной мембраной. По данным исследований с применением гистохимических методов проведенных ранее поверхность, и слой на поверхности тегумента содержит вещества, которые определены как кислые мукополисахариды [6]. Функция их согласно Пирс [9] связана с обеспечением защитных свойств. По нашему мнению, кислые мукополисахариды приурочены к слою гликокаликса на поверхности апикальной мембраны тегумента. Защитные функции гликокаликса осуществляет по двум направлениям. Первое, защита от механического воздействия за счет мукоидных свойств, второе от химического воздействия иммунной системы и химуса кишечника хозяина.

Таким образом, функциональный комплекс, в состав которого входят секреторные тела мембрана и гликокаликс апикальной мембраны тегумента.

Тегумент покрывающий переднюю часть тела, несколько отличается по своим морфологическим свойствам от тегумента задней части. Синцитиальный слой тегумента покрывающий орган Брандеса по сравнению с участками тегумента в других районах характеризуется тем, что имеет меньшую электронную плотность, или плотность основного вещества снижена (Рис. 4). Секреторные тела обнаруженные в этом районе также обнаруживают меньшее количество. При этом секреторные тела можно разделить на два типа: первый тип - округлые с умеренной электронной плотностью и округлые с большой электронной плотностью, второй тип - округлые и палочковидные с умеренной электронной плотностью. На этом же участке встречаются округлые структуры, с содержимое которых почти электронносветлое. Внутри, на одной из внутренних периферических сторон описываемых структур имеется слабо электронноплотный материал (Рис. 5). Электронноумеренные и электронноплотные секреторные тела по нашему мнению поступают из цитонов.

Следующей морфологической особенностью является то, что в верхних слоях синцития и непосредственно около апикальной мембраны практически нет секреторных тел. В этом районе присутствуют лишь единичные гранулярные структуры. Мы предполагаем, что секреторный материал освобождается в базальных и средних слоях синцития. Об активности этих слоев говорит и присутствие митохондрий.

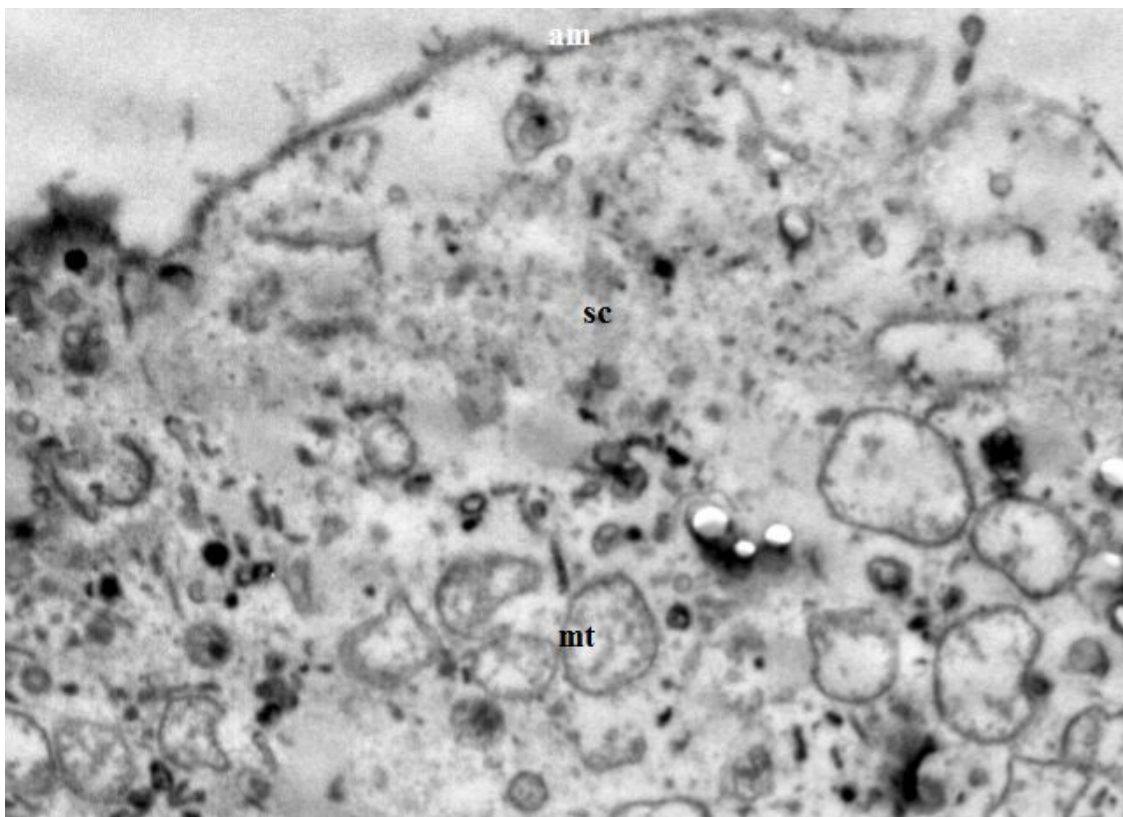


Рисунок 4. Синцитиальный слой тегумента трематоды *Cotylurus cornutus*.  
am - апикальная мембрана тегумента, mt – митохондрия, sc- синцитиальный слой тегумента



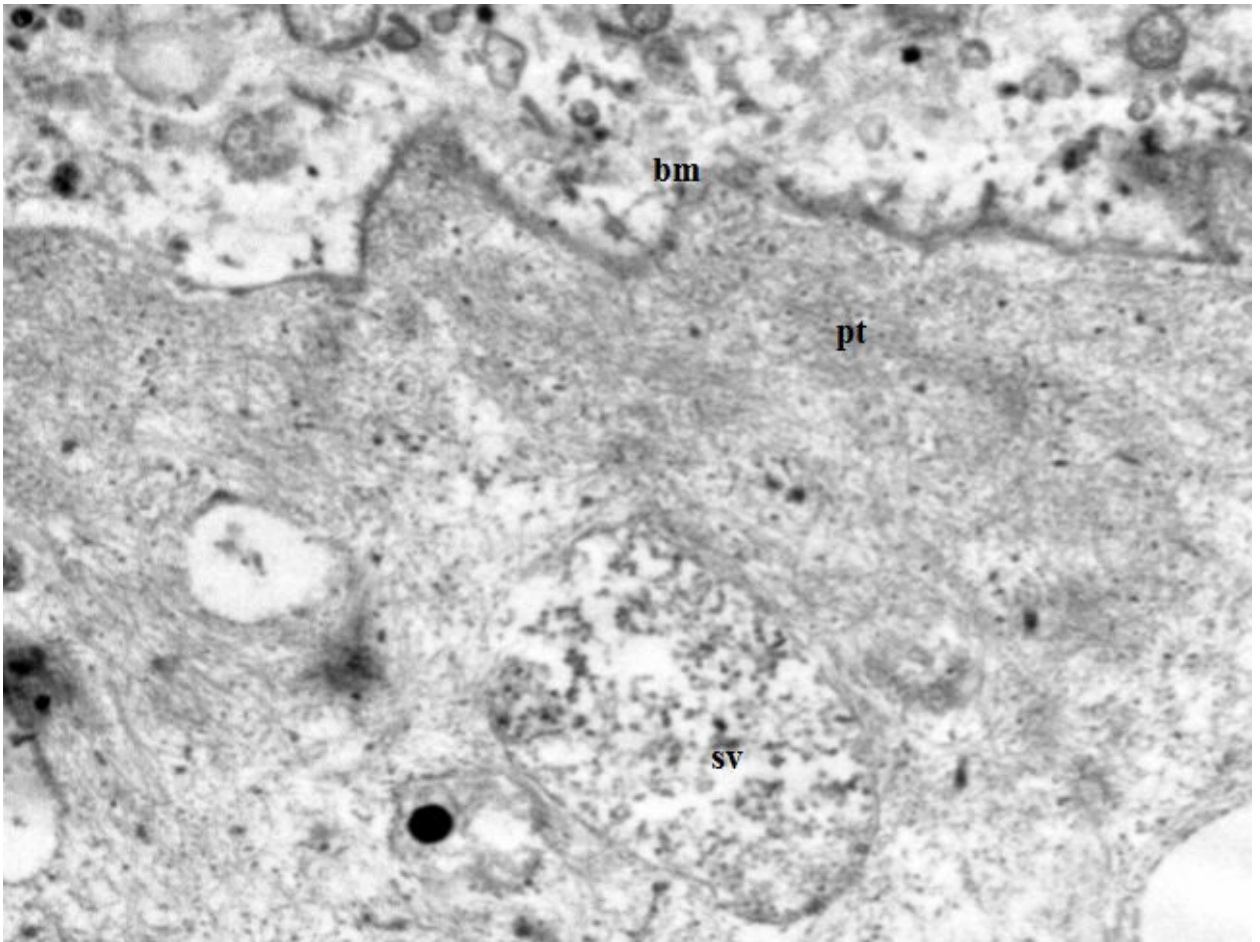


Рисунок 5. Подтегументальная пластинка органа Брандеса трематоды *Cotylurus cornutus*.  
bm- базальная мембрана  
pt- подтегументальная пластинка  
sv- светлая везикулярная структура подтегументальной пластинки.

Подтегументальная пластинка этой части покровов практически не отличается от аналогичной структуры задней части тела. Толщина этого слоя не меняется. Эту ситуацию мы склонны объяснять тем, что и задняя и передняя половины тела участвуют в актах связанных с различными видами движения (перификсация, противостояние движению химуса в кишечнике и т.п.).

Таким образом, покровная ткань трематоды *Cotylurus cornutus* как и у других трематод представлена тегументом. Нижние слои тегумента гельминта на всех участках тела проявляет структурную константность, тогда как верхний синцитиальный слой обнаруживает ясную морфофункциональную разнородность и, возможно, специализацию.

### Литература

1. *Threadgold L.T.* The tegument and associated structures of *Fasciola hepatica* // *Quart. J. of Microsc. Sciens.* - 1963. – V. 104. - P. 505-512.
2. *Нестеренко Л.Т., Ждьярска З., Панин В.Я.* Тонкая структура тегумента трематоды *Gorgoderina orientalis* Strom, 1940 (Trematoda: Gorgoderidae) // *Известия АН Каз. ССР. Серия биологическая.* – 1990. - № 2. – С. 52-57.
3. *Morris G.P., Threadgold L.T.* Ultrastructure of the tegument of adult *Schistosoma mansoni* // *J. of Parasitol.* - 1968. – V. 54. – P. 15-27.
4. *Robinson R.D., Halton D.W.* Functional morphology of the tegument of *Corrigia vitta* (Trematoda Dicrocoeliidae) // *Z. für Parasitenk.* - 1983. – V. 69. – P. 319-333.
5. *Threadgold L.T.* *Fasciola hepatica* ultrastructure and histochemistry of the glicocalyx of the tegument // *Experimental. Parasitol.* - 1976. – VC. 39. – P. 119-134.
6. *Ахметов К.К.* Диссертация на соис. доктора биологических наук. Алматы, 2004. – 292 с.
7. *Логачев Е.Д.* О некоторых итогах и путях развития микроморфологических исследований в гельминтологии // Тез. докладов на научной конф. по паразитол. 1963. – С. 9-11.
8. *Хьюз Р.* Гликопротеины. - М.: Мир, 1985. – 115 с.
9. *Пирс Э.* Гистохимия. Теоретическая и прикладная. - М.: Мир, 1962. – 962 с.

### ELECTRON MICROSCOPIC EXPLORATION AND FUNCTION MORPHOLOGY OF THE TEGUMENT IN DIFFERENT ZONES OF TREMATODE COTYLURUS CORNUTUS

*Akhmetov K.K., Sarbasov N.S., Bergeneva N.S.*

In this work the results of exploration of the ultrastructure peculiarities of the tegument from different body zones of mature stage of trematode *Cotylurus cornutus*.