

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
Институт зоологии

На правах рукописи

ПРОНИНА Светлана Васильевна

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ
TRIAENOPHORUS NODULOSUS,
T. AMURENSIS И DIPHYLLOBOTHRIMUM
DENDRITICUM (PSEUDOPHYLLIDEA;
CESTODA) С ТКАНЕВЫМИ СИСТЕМАМИ РЫБ
(микроморфологическое и гистохимическое
исследование)

Специальность 03.00.20 —
Гельминтология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

АЛМА-АТА 1978

Работа выполнена в лаборатории зоологии Отдела биологии Бурятского филиала СО АН СССР и кафедре общей биологии Кемеровского государственного медицинского института

Научный руководитель – доктор биологических наук,
профессор Е. Д. Логачев

Официальные оппоненты: доктор ветеринарных наук
профессор Б. П. Всеволодов;
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Ж. М. Жатканбаева

Ведущее учреждение – ГОСНИОРХ (г. Ленинград)

Защита состоится "26" мая 1978 г. в ____ ч.
на заседании Специализированного совета Д-008.17.01 при
Институте зоологии АН Казахской ССР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Инсти-
тута зоологии АН Казахской ССР.

Адрес: 480032, г. Алма-Ата, 32, Академгородок,
Институт зоологии АН Каз. ССР

Автореферат разослан "25" апреля 1978 г.

Ученый секретарь Специализированного
совета, кандидат биологических наук



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Проблема хозяино-паразитных отношений является центральной в паразитологии, решение которой дает ответ на многие теоретические вопросы и имеет важное практическое значение. Поэтому "изучение взаимоотношений паразита и хозяина на популяционном и системном уровнях" особо подчеркивалось в резолюции научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов (1976), как важное условие для дальнейшего развития общей и прикладной гельминтологии.

В ихтиопаразитологии паразито-хозяинные отношения и патогенез многих заболеваний, в том числе микроморфологические изменения в органах непосредственной локализации паразита изучены крайне недостаточно (Лопухина, Успенская, 1972).

В настоящее время особое значение в исследовании паразито-хозяинных отношений придается гистохимическим методам, поскольку они позволяют определить в органах, тканях и клетках минимальное количество компонентов и характер их распределения в структурах в процессе метаболизма.

Анализ микроморфологических и гистохимических исследований реакций тканей хозяев, стоящих на разных ступенях филогенетической лестницы, позволяет решать вопросы филогении конкретных систем паразит-хозяин и специфику адаптации партнеров этих систем (Логачев, 1961, 1965, 1971, 1976; Березанцев, 1962, 1964; Лопухина, 1966; Всеволодов, 1971).

Широкое распространение и частая встречаемость, эпизоотологическое и эпидемиологическое значение ленточных червей родов *Triaxiphorus Rudolphi*, 1793 и *Diphyllobothrium Cobbold*, 1858 отряда *Pseudophyllidea* *Saunders*, 1863, послужили причиной глубокого изучения их систематики и экологии.

Однако вопрос о патогенности отдельных видов рода *Triaxiphorus* для различных хозяев трактуется разноречиво (Лопухина, 1966; Куперман, 1973). Основной причиной этого, очевидно является то, что наблюдения отдельных авторов по триенофорозу определенных видов рыб в конкретном водоеме широко интерпрет-

тировались и при этом зачастую не учитывались возраст хозяина и гельминта, экологические факторы. При изучении же дифиллоботриид главное внимание уделялось их эпидемиологическому значению.

Фактически не изучено влияние экстремальных условий на патогенез паразитарных заболеваний рыб в естественных водоемах. Последнее представляет большую актуальность в связи с усилением воздействия антропогенных (антропогенных) факторов на естественные флуктуации гидробиологического режима водоемов.

Цели и задачи. Целью нашей работы явилось изучение взаимоотношений некоторых видов ленточных червей отряда Pseudophyllidea с тканевыми системами дополнительных хозяев по гистоморфологическим и гистохимическим показателям. Были поставлены следующие задачи: 1) изучить взаимоотношения плероцеркоидов *T. nodulosus* (Pallas, 1781) и *T. amurensis* Kuregman, 1968 с тканями печени облигатных и факультативных хозяев и *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch, 1824) с тканевыми системами байкальского омуля, байкальских и косоогольского хариусов, ленка, османа, сига, тайменя при типичной и атипичной локализации; 2) установить характер взаимоотношений плероцеры видов псевдофиллид в зависимости от возраста хозяина и сложившегося типа циркуляции гельминта в разных водоемах; 3) определить резистентность рыб при триенофозе к кислородному голоданию и его влияние на патоморфологическую картину взаимоотношений в системе паразит-хозяин.

Общие теоретические положения, защищаемые в работе. В результате проведенных исследований на новых и ранее изученных объектах с дополнительными гистохимическими показателями автор подтверждает и защищает следующие теоретические положения:

1. Характер взаимоотношений в системе паразит-хозяин зависит от длительности совместной эволюции ее членов.

2. В процессе онтогенеза гельминта на определенной фазе развития в хозяине взаимоотношения партнеров наиболее антагонистичны в начальный период проникновения паразита в орган локализации.

3. Реактивность тканей хозяина к паразиту (патогенность паразита для хозяина) зависит от возраста хозяина.

4. При атипичной локализации паразита характер взаимоотношений паразита и хозяина носит черты ярко выраженного антагонизма.

Выдвигается и защищается положение:

-- взаимоотношения в системе паразит-хозяин зависят от степени облигатности партнеров на популяционном уровне и типа циркуляции гельминта в конкретной экосистеме, обусловленного сложившимися трофическими и топическими связями потенциальных промежуточных и дефинитивных хозяев.

Научная новизна и практическая ценность работы. Впервые дано микроморфологическое описание характера взаимных отношений плероцеркоидов *T. nodulosus* с тканями печени песчаной широколобки, сибирского ельца и ленка; *T. amurensis* с амурским чебаком; *D. dendriticum* с тканями облигатных и факультативных хозяев в разных водоемах и различных эндостациях одного хозяина; описана аргирофильная строма печени рыб в норме и при инвазии плероцеркоидами *T. nodulosus* и *D. dendriticum*.

Получены новые данные по составу и распределению нейтральных и кислых мукополисахаридов в плероцеркоидах *T. nodulosus*, *T. amurensis* и *D. dendriticum*, их капсулах и органах локализации. При этом приведена цитохимическая характеристика лаброцитоподобных (тучных) клеток в тканях различных видов рыб и установлено увеличение их количества при атипичной локализации паразитов. И доказано, что характер взаимных отношений партнеров в паразит-хозяинной системе зависит не только от вида хозяина (степени его облигатности или факультативности), но и от сложившегося типа циркуляции гельминта в конкретном водоеме. Выяснено, что в экстремальных условиях (дефицит кислорода) патогенность плероцеркоидов *T. nodulosus* усиливается и зараженные особи имеют пониженную резистентность к экстремальному фактору по сравнению со здоровыми.

Результаты исследований имеют практическое значение для определения реальной и потенциальной патогенности плероцеркоидов псевдофиллид для разных видов рыб, оценки эпизоотоло-

гической ситуации по триенофорозу и дифиллоботриозу в конкретных водоемах в зависимости от состава облигатных и факультативных хозяев, типа циркуляции гельминта и причин гибели рыб в условиях, близких к экстремальным, но достаточных для выживания здоровых рыб.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены и обсуждены: на II Республиканской конференции молодых ученых по общественным и естественным наукам, посвященной 50-летию комсомола Бурятии (г. Улан-Удэ, 17-18 апреля 1974 г.), на VI Всесоюзном совещании по болезням и паразитам рыб (г. Ленинград, 3-5 апреля 1974 г.), на научной конференции ВОГ "Итоги научных и практических работ советских гельминтологов за истекшее пятилетие и планы на очередную пятилетку" (г. Москва, 5-7 января 1976 г.), на II симпозиуме по болезням и паразитам рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР) (г. Томск, 12-14 июля 1977 г.), на Всесоюзном совещании по инвазионным болезням рыб (г. Москва, 31 октября - 4 ноября 1977 г.).

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 140 страницах машинописного текста. Она состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов, списка использованной литературы, включающего 187 источников, в том числе 35 иностранных и приложения. Работа иллюстрирована шестью таблицами. Приложение состоит из микрофотографий (62 черно-белых с шестью дублями в цветном исполнении, отражающих результаты микроморфологических и гистохимических исследований).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для настоящей работы был собран автором при проведении полных паразитологических вскрытий по методу В. А. Догеля (Быховская-Павловская, 1969) и специальных гельминтологических вскрытий в водоемах бассейна оз. Байкал с 1973 по 1976 гг. и бассейнов рек Амура и Лены. Материал от рыб оз. Хубсугул и алтайского османа из оз. Хиргис-Нур в МНР был собран сотрудни-

ками советско-монгольской комплексной Хубсугульской экспедиции (1971-1976 гг.).

Для выяснения взаимоотношений плероцеркоидов *T. nodulovus*, *T. amurensis* и *D. dendriticum* с тканевыми системами рыб проведена гистоморфологическая и гистохимическая обработка материала от 465 экз. 14 видов спонтанно зараженных и 158 экз. неинвазированных псевдофиллидами рыб одного возраста (таблица).

Изучение влияния паразитов на выживаемость рыб в экстремальных условиях проводили на материале при естественно сложившейся ситуации и в экспериментах.

Кусочки органов рыб (преимущественно живых и не позднее часа после отлова) фиксировали 10% нейтральным формалином, нейтральной смесью Шабдаша, жидкостью Карнуа, смесью Буэна. Объекты заливали в парафин и из них затем готовили срезы толщиной 5-7 мкм. Для изучения общей гистоморфологии срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха-эозином, азур 2 - эозином, по методу Маллори, железным гематоксилином по методу Ясвоина. Парафиновые и замороженные гистосрезы серебрили по методу О. В. Волковой и Ю. К. Елецкого (1971).

Нуклеиновые кислоты определяли смесью пиронина с метиловым зеленым по Унна-Браше и галлоцианин-хромовыми квасцами по методу Эйнарсона. Для обнаружения общих белков использовали сулемовый раствор бромфенолового синего по методу Бонхега. Кислые мукополисахариды (МПС) выявляли методом Хейла, реакцией с альциановым синим по Сиддмену, комбинированным методом Риттера и Олесона, окраской толуидиновым синим при pH 0,5-5,0, окрашиванием основным коричневым по методу М. Г. Шубича (1961). Гликоген определяли ШИК-реакцией по методу Шабдаша.

Ферментативный контроль проводили с использованием рибонуклеазы, тестикулярной и стрептококковой гиалуронидаз и амилазы. В качестве химического контроля применяли мягкое и жесткое метилирование с последующим деметилированием, ацетилирование с деацетилированием, блокаду альдегидных групп - смесью солянокислого гидроксилamina с уксуснокислым натрием и обработку смесью метанола с хлороформом (1:1).

Таблица

Количество рыб, исследованных гистоморфологическими и гистохимическими методами при заражении ленточными червями и в норме по отношению к данной инвазии

Вид рыб	Количество исследованных рыб, экз.		
	зара- жены	неза- ражены	по водоемам
<u><i>T. nodulosus</i> - дополнительные хозяева (332)</u>			
Ленок	2	2	р. Селенга (4)
Байкальский белый хариус	2	I	р. Селенга (3)
Щука	44	15	оз. Гусиное (9), р. Б. Речка (39), Ангарский сор (9), р. Селенга (2)
Сибирский елец	7	3	Чивыркуй (10)
Налим	5	2	р. В. Ангара (5), оз. Леприндо (2)
Окунь	82	58	оз. оз. Иван (39), Арахлей (5), Гусиное (24), Посольский сор (23), Ангарский сор (8), Чивыркуй (29), р. Селенга (2)
Песчаная широко- лобка	98	II	оз. Гусиное (96), Чивыркуй (13)
<u><i>T. amurensis</i> - дополнительный хозяин (24)</u>			
Амурский чебак (язь)	I7	7	оз. Кенон (24)
<u><i>D. dendriticum</i> - дополнительные хозяева (267)</u>			
Таймень	4	2	р. Селенга (4), р. В. Ангара (2)
Ленок	8	2	оз. Хубсугул (10)
Байкальский омуль	II5	30	Сев. Байкал (17), Чивыркуй (6), Посольский сор (28), р. Селенга (50), р. В. Ангара (44)
Байкальский сиг	5	3	Чивыркуй (8)
Байкальский черный хариус	23	5	Сев. Байкал (15), Чивыркуй (3), бухта Заворотная (10)
Байкальский белый хариус	22	10	р. Селенга (7), р. Хиллок (25)
Косогольский хариус	28	6	оз. Хубсугул (34)
Алтайский осман	3	I	оз. Хиргис-Нур (4)
Итого . . .	465	158	Все водоемы (623)

Размеры и количественные данные по лаброцитоподобным клеткам в капсулах, клеткам и известковым тельцам плероцеркоидов *D.dendriticum* обработаны вариационно-статистическим методом по Н. А. Плохинскому (1961).

Описание результатов микроморфологических и гистохимических исследований взаимоотношений плероцеркоидов псевдофиллид с разными хозяевами выполняли по схеме: капсула - плероцеркоид - орган локализации.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ РОДА *TRIAENOPHORUS* С ТКАНЕВЫМИ СИСТЕМАМИ РЫБ

Гистохимические исследования ленточных червей рода *Triaenophorus* ограничиваются материалами по содержанию гликогена у *T. nodulosus* (Scheuring, 1923; Лопухина, 1966, 1966 а; Гинецинская, Успенская, 1965; Давыдов, 1975). Данные о содержании гликогена в печени рыб при триенофорозе неоднозначны (Plehn, 1915; Scheuring, 1923; Лопухина, 1966, 1966 а; Давыдов, 1975). Так же противоречивы общие данные о патогенности *T. nodulosus* и влиянии его на отдельные биологические и физиологические показатели рыб (Новикова, 1934; Маркевич, 1934, 1943; Петрушевский, 1937; Лопухина, 1966; Куперман, Смирнова, 1968; Куперман, 1973).

Микроморфология капсул вокруг плероцеркоидов *T. nodulosus* изучена L. Scheuring (1923) у форели, налима, щуки, окуня, налима, хариуса и бычка (*Cottus cottus*), А. М. Лопухиной (1966) у окуня, корюшки и форели.

Исследования взаимоотношений паразита и хозяина невозможны без познания морфофункционального состояния органа локализации паразита в норме по отношению к данной инвазии, поэтому вначале дано гистоморфологическое и гистохимическое описание печени рыб в сравнительном плане. Описано строение аргирофильной стромы печени рыб.

У всех исследованных рыб содержание РНК, белка и гликогена подвержено сезонным колебаниям. Высокое содержание этих соединений в печени рыб (кроме налима) отмечается летом и осенью, а

зимой и весной уменьшается.

Гистохимическими реакциями по выявлению МПС с постановкой ферментативного и химического контроля обнаружены клетки с крупной метакроматической зернистостью, заполняющей все тело. У щуки, ельца, омуля, ленка, сига, амурского чебака клетки содержат сульфатированные и несulfатированные кислые МПС. По цитохимической характеристике они идентифицированы нами как лаброцитоподобные (Пронина, 1977). Количество их в органах локализации и капсулах псевдофиллид используется в дальнейшем, как показатель ответной реакции организма на метаболиты паразита.

Взаимоотношения плероцеркоидов *T.nodulosus* с тканями облигатных хозяев

По частоте встречаемости (экстенсивность инвазии), индексу обилия плероцеркоидов *T.nodulosus* и характеру взаимоотношений с тканями хозяев исследованные виды рыб разделены на облигатных (песчаная широколобка, окунь, налим) и факультативных (щука, хариус, ленок, сибирский елец) хозяев.

Проведенные исследования показали, что у облигатных промежуточных хозяев, какими для плероцеркоидов *T.nodulosus* в оз. Тусиное является песчаная широколобка, в исследованных участках оз. Байкал – окунь, в ответ на инвазию в органе локализации возникает слабый воспалительный процесс с преобладанием черт продуктивности. Лейкоцитарная реакция у окуня выражена слабо, а у широколобки почти отсутствует. Такая реакция у песчаной широколобки только к инвазии *T.nodulosus*. При исследовании инкапсуляции личинок нематоды *Raphidascaris acus* в ее печени отмечается ярко выраженная реакция со стороны клеток крови. Личинки первоначально всегда окружены толстым слоем лейкоцитов.

Формирование капсулы вокруг плероцеркоидов триенофоруса в печени широколобки и окуня происходит быстро. Уже в июле – августе в наружном слое отмечается расслоение волокон в виде рыхлой сети. Уменьшение содержания РНК и кислых МПС свидетельствует о созревании соединительной ткани и снижении уровня об-

менных процессов в капсуле. В сформированных капсулах у широколобки, окуня и налима некротические процессы и пролиферация выражены слабо.

Тонкая соединительнотканная капсула, богатая кровеносными сосудами, не препятствует нормальному развитию плероцеркоидов триенофоруса, о чем свидетельствует гистоморфологическое строение их, содержание и распределение РНК, белка, гликогена и МПС.

Изменения в печени выражены слабо и связаны в основном с повреждением и вытеснением клеток паренхимы проникающими плероцеркоидами и формирующимися капсулами. В гепатоцитах, даже непосредственно прилежащих к сформированной капсуле, не наблюдается гистоморфологических нарушений и, очевидно, функций — нальных, так как содержание РНК, белка, гликогена и МПС в инвазированной печени близко к норме. Такие реакции тканей хозяина в ответ на инвазию свидетельствуют об относительном равновесии в данной паразито-хозяинной системе, о взаимной адаптации паразита и хозяина (Березанцев, 1962; 1964; Лопухина, 1966; Логачев, Пронина, 1975).

Взаимоотношения плероцеркоидов *T.nodulosus* с тканями факультативных хозяев

Процесс формирования капсул вокруг *T.nodulosus* у факультативных хозяев наиболее полно исследован у щуки. Анализ материалов по триенофорозу других видов факультативных хозяев (сравнение одинаковых стадий развития паразита в близкие сроки) не выявил существенных отличий в специфике взаимоотношений печени щуки, байкальского белого хариуса, ленка и сибирского ельца с плероцеркоидами *T.nodulosus*.

У факультативных хозяев проникающие в печень плероцеркоиды *T. nodulosus* вызывают сильный воспалительный процесс с признаками аллергического характера, охватывающий весь орган. Попадающий в печень плероцеркоид окружается толстым лейкоцитарным валом, который постепенно заменяется толстой соединительнотканной капсулой. Формирование капсул вокруг плероцеркоидов в печени факультативных хозяев, в отличие от облигатных, сильно растянуто во времени.

В капсуле на протяжении всего инвазионного процесса сохраняется зона клеток, богатых РНК, белком и кислотами МПС. Зона эта представлена в основном фибробластами и лаброцитоподобными клетками. Фибробласты являются основными продуцентами кислот МПС соединительной ткани (Виноградов, 1958; Хрущов, 1965; 1969). Лаброциты выполняют роль регулятора уровня сульфатированных МПС в соединительной ткани (Хрущов, 1965; 1969) при регенерации и воспалительных процессах. Гепарин обладает способностью образовывать комплексы с активными аминами (Виноградов, Воробьева, 1973) и стимулирует фагоцитоз в очаге воспаления (Ковалевский, 1966), тем самым выполняя роль местного защитного фактора. Поэтому количество лаброцитоподобных клеток в капсуле у щук возрастает по мере ее формирования от $6,28 \pm 1,03$ до $29,70 \pm 3,15$.

Мукополисахариды, присутствующие в большом количестве во внутреннем слое капсулы, очевидно, играют защитную функцию.

Бурная клеточная реакция вокруг плероцеркоидов в печени факультативных хозяев сдерживает их развитие, а некоторых приводит к гибели.

Вредное влияние плероцеркоидов *T. nodulosus* на факультативных хозяев не ограничивается только повреждением и вытеснением паренхимы, как у облигатных хозяев. Наличие дистрофических изменений (просветление цитоплазмы и ядер гепатоцитов, обеднение клеток паренхимы содержанием РНК, белка и гликогена, пролиферация аргирофильной стромы) и повсеместное присутствие очагов некроза указывают на токсическое влияние плероцеркоидов на хозяина. Такая реакция тканей печени свидетельствует о ярко выраженном антагонизме и слабой адаптации партнеров в системах: *T. nodulosus* - щука, *T. nodulosus* - хариус, *T. nodulosus* - ленок, *T. nodulosus* - сибирский елец.

Взаимоотношения плероцеркоидов *T. amurensis* с тканями печени амурского чебака

В оз. Кенон (западная граница ареала *T. amurensis*) амурский чебак является единственным промежуточным хозяином для плероцеркоидов *T. amurensis*. Окунь, завезенный в

этот водоем из бассейна р. Лены (оз. Иван), невосприимчив к данной инвазии.

Микроморфология мелких, округлых капсул вокруг плероцеркоидов *T. amurensis*, локализующихся на самой поверхности печени, сходна с соединительнотканной капсулой вокруг *T. nodulosus* у облигатных хозяев.

Распределение РНК, белка, гликогена и кислых МПС в теле плероцеркоидов *T. amurensis* сходно с распределением их в теле *T. nodulosus*.

Изменения в инвазированной печени чебака выражены крайне слабо. Наблюдается небольшая гиперемия вблизи капсул и периваскулярная лейкоцитарная инфильтрация. Содержанием РНК, белка, гликогена и МПС инвазированная печень не отличается от нормы. Подобный тип реакции на инвазию свидетельствует об относительном равновесии в системе паразит-хозяин.

При высокой интенсивности инвазии, сопровождающейся атипичной локализацией плероцеркоидов в желчном протоке, равновесие нарушается. Реактивность тканей печени резко усиливается (сильная гиперемия, периваскулярная лейкоцитарная инфильтрация, повышение против нормы содержания РНК и белка). Активизация реактивных сил организма хозяина в конечном итоге приводит к гибели паразитов. Все плероцеркоиды в этом случае находились в состоянии некроза.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ *D. DENDRITICUM* С ТКАНЕВЫМИ СИСТЕМАМИ РЫБ

Сведения о влиянии дифиллоботриид на организм рыб ограничены (Lagulax, 1966; Needham, Behnke, 1965; Byland, 1972; Vik, 1973; Сеченова, 1971). Еще меньше данных о микроморфологической картине при дифиллоботриозах (Березанцев, 1962; Needham, Behnke, 1965; Byland, 1972).

Строение капсул вокруг плероцеркоидов *D. latum* и *D. erinacei-europaei* исследовал Ю. А. Березанцев (1962, 1964). По его данным в тканях основного промежуточного хозяина (ерш) вокруг плероцеркоидов формируется соединительнотканная двух-слойная капсула, обеспечивающая длительное пребывание паразита

в организме рыбы. В случайном промежуточном хозяине (карась — в эксперименте) вокруг плероцеркоидов дифиллоботриид возникает острый воспалительный процесс, приводящий к гибели паразита.

Стенка пищевода и желудка рыб является типичным местом локализации плероцеркоидов *D. dendriticum* — лентеца чаек. Они составляют 90–96% от общего количества плероцеркоидов у исследованных нами видов рыб.

Локализация плероцеркоидов лентеца чаек в печени, половых железах, селезенке и почках рассматривается нами, как атипичная. В этих органах инкапсулируется менее 1% от общего числа плероцеркоидов.

Наши данные о строении стенки пищевода и желудка байкальского хариуса аналогичны описанию Е. Г. Суворовой и Л. И. Трещук (1973). Гистологическое строение пищеварительного тракта байкальского омуля ранее не исследовалось. В стенке желудка его нет подслизистой основы и она состоит из 3 оболочек: слизистой, мышечной и серозной. В слизистой желудка омуля в отличие от хариуса отсутствует мышечный слой. Лаброцитоподобные клетки имеющиеся в соединительной ткани пищевода и желудка омуля, у хариуса не обнаружены.

Наиболее полное описание триады (капсула — плероцеркоид — орган локализации) дано для байкальского омуля, через которого преимущественно осуществляется циркуляция *D. dendriticum* на фазе плероцеркоида в оз. Байкал (зараженность его составила от 70 до 100%).

Микроморфология и гистохимические показатели капсулы вокруг лентеца чаек имеют некоторые отличия в зависимости от места локализации в пределах одной эндостации (мышечная оболочка и наружная стенка) и существенны в процессе онтогенеза от молодой грануляционной до зрелой соединительнотканной, а также в процессе превращения в соединительнотканый рубец.

Сформированная капсула на наружной стенке пищеварительной трубки омуля часто трехслойная. Внутренний бесструктурный слой не содержит РНК, гликоген и кислые МПС, но богат нейтральными МПС и белком. В среднем слое, состоящем из рыхлой сети

волокон и небольшого количества клеток, содержание РНК, белка и МПС низкое. Наружный слой, построенный из многочисленных и многообразных плотно лежащих клеток, исключительно богат этими соединениями. Кислые МПС представлены, кроме хондроитин - сульфатов "А", "С" и гиалуроновой кислоты, сульфатированными МПС, устойчивыми к действию тестикулярной гиалуронидазы. Слой дает яркую ПИК-реакцию, частично снимаемую амилазой.

Очевидно, за счет наружного слоя, состоящего из реактивных клеток, происходит постоянное пополнение капсулы новыми элементами взамен растворенных плероцеркоидом.

Распределение РНК, белка, гликогена и МПС у плероцеркоидов лентеца чаек близко к распределению этих веществ у плероцеркоидов триенофоруса.

Патологические изменения в стенке желудка омуля наблюдаются на небольших участках вблизи капсул. Распределение РНК, белка и МПС меняется только в местах с наличием морфологических изменений.

Сравнительный анализ взаимоотношений плероцеркоидов *D. dendriticum* с тканевыми системами лососевидных рыб при типичной локализации показал, что характер взаимоотношений в разных паразито-хозяйственных системах не одинаков. Так, в системе *D. dendriticum* - омуль взаимоотношения между ее членами носят черты стабильности и взаимной адаптации. Капсула сравнительно тонкая, соединительнотканная, богатая кровеносными сосудами. Плероцеркоид в такой капсуле развивается нормально. С другой стороны, плероцеркоид, медленно мигрируя по стенке пищеварительного канала, вызывает в ней минимальные патологические изменения.

Такой же характер взаимоотношений плероцеркоидов *D. dendriticum* и косоогольского хариуса, играющего главную роль в циркуляции дифиллоботриид в природном очаге дифиллоботриоза на оз. Хубсугул.

Совершенно иная картина взаимоотношений наблюдается в системе *D. dendriticum* - байкальский хариус. Характер взаимоотношений в этой системе носит черты взаимного антагонизма. При попадании плероцеркоидов лентеца чаек в слизистую

пищеварительного тракта байкальского хариуса вокруг паразита возникает острый воспалительный процесс, заставляющий его быстро мигрировать. Плероцеркоид, выделяя литические ферменты и растворяя элементы капсулы, окружает себя детритом. В поисках здоровой ткани он совершает перемещения и вдоль оболочки пищеварительной трубки, тем самым вызывая значительные патологические изменения в местах локализации. Это в свою очередь усиливает реакцию хозяина и вокруг плероцеркоида формируется толстая грануляционная капсула, бедная кровеносными сосудами. Плероцеркоид не может нормально развиваться в такой капсуле и гибнет. Очевидно, данная система является исторически молодой.

У ленка из оз. Хубсугул (у речных форм ленок из рек Селенга и Хилок плероцеркоиды лентецов отсутствуют) и озерной формы байкальского сига вокруг плероцеркоидов *D. dendriticum* формируется толстая соединительнотканная капсула с признаками воспаления по типу капсул у байкальских хариусов. У плероцеркоидов в таких капсулах отмечаются признаки дегенерации, выражающиеся в набухании, отслоении, а местами полном растворении кутикулы и обеднении клеточными элементами.

Реактивность тканей органов локализации высокая, однако глубоких и необратимых изменений не наблюдается. Относительно высокий антагонизм взаимоотношений партнеров в данных системах безусловно решается в пользу хозяина.

Переходный характер взаимоотношений имеют плероцеркоиды *D. dendriticum* с алтайским османом. Микроморфологические данные свидетельствуют о молодости этой системы, подтверждая предположение об исторически недавнем появлении ее в условиях оз. Хиргис-Нур (Пронина, 1975). Однако антагонизм этот сглажен, плероцеркоиды достигают больших размеров, как и у косокольского хариуса, что позволяет лентецу чаек развиваться в водоеме без лососевидных рыб — облигатных хозяев его на фазе плероцеркоида.

Плероцеркоиды лентеца чаек в различных органах атипичной локализации вызывают воспалительный процесс неодинаковой интенсивности что, очевидно, связано с неравноценностью защит-

ных реакций органов.

В печени и гонадах омуля и косогольского хариуса вокруг плероцеркоидов образуется первоначально толстая грануляционная капсула, замещающаяся богато васкуляризованной соединительнотканной капсулой, которая затем обедняется клетками, сосудами и преобразуется в плотнофиброзную. Количество лаброцитоподобных клеток в капсулах лентеца чаек из печени омуля ($49,10 \pm 1,50$) в четыре раза больше, чем в аналогичной капсуле со стенки пищеварительного тракта.

Плероцеркоиды в этих органах достигают больших размеров, в них отмечается высокое содержание РНК, белка и гликогена, но наблюдаются существенные изменения количества клеток и известковых телец по сравнению с плероцеркоидами того же возраста из типичного органа локализации. Особенно резко возрастает количество известковых телец в медулярной (5,4 раза) и в кортикальной (9,5 раза) паренхиме, это связано с тем, что в толстостенной капсуле при атипичной локализации нарушается процесс выделения продуктов метаболизма через кровеносную сеть в капсуле.

Соединительнотканые, богато васкуляризованные капсулы с живыми плероцеркоидами составили 37,5% от числа всех капсул в печени. Плотнофиброзные с регенерирующими и некротизирующими плероцеркоидами — 43,7% и соединительнотканые рубцы — 18,8%.

В кроветворных органах (селезенке, почках) омуля и косогольского хариуса в ответ на инвазию развивается сильная клеточная реакция. Плероцеркоид окружается толстой грануляционной капсулой, богатой лимфоцитами и слабо васкуляризованной. Формирование соединительнотканной капсулы вокруг плероцеркоида не происходит. Плероцеркоиды в такой капсуле не могут развиваться и вскоре гибнут.

Во всех органах атипичной локализации защитная реакция выражена сильнее, чем в органах типичной локализации, и уровень ее связан обратной зависимостью с частотой встречаемости гельминта в этом органе. При атипичной локализации, так же как при типичной, реактивность органов к плероцеркоидам лентеца чаек зависит от степени облигатности хозяина к данному

гельминту в разных водоемах.

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ВЗАИМО-
ОТНОШЕНИЯ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ *T. nodulosus* С ТКАНЯМИ
ПЕЧЕНИ РЫБ

Зависимость взаимоотношений плероцеркоидов с рыбами от степени облигатности хозяев и от места локализации, рассмотренная нами в предыдущих главах, фактически являются вопросом экологической гистохимии паразитов.

В данной главе анализируется влияние других факторов на взаимоотношения плероцеркоидов *T. nodulosus* с тканями печени рыб.

Реактивность тканей печени рыб при инвазии плероцеркоидами *T. nodulosus* в зависимости от возраста хозяина

В паразитологии накоплен большой фактический материал о влиянии закономерностей изменения паразитофауны от возраста хозяина. В меньшей степени исследован характер взаимоотношений паразитов с хозяевами разного возраста в сравнительном аспекте. Гистоморфологические данные о *T. nodulosus* в этом плане имеются только для факультативного хозяина - форели (Scheuring, 1923). Предполагается, что молодь других видов рыб менее резистентна к инвазии *T. nodulosus*.

Сравнительный анализ реакции тканей печени при инвазии плероцеркоидами *T. nodulosus* в зависимости от возраста рыб проведен на окуне (возраста 0, 1+2+) и щуке (возраста 0, 1+, 2+, 3+, 5+), отловленных в одно время из оз. Байкал.

Проведенные исследования показали, что наиболее острая реакция со стороны тканей печени на инвазию плероцеркоидами *T. nodulosus* отмечается у сеголеток рыб, особенно в начальный период инкапсуляции, что совпадает с данными L. Scheuring (1923). Острога реакции находится в прямой зависимости от степени облигатности хозяев. У молоди факультативного хозяина - щуки она значительно сильнее, чем у молоди облигатного хозяина - окуня в оз. Байкал.

Проникновение в печень малька щуки даже одного плероцеркоида триенофоруса сопровождается разрушением и гибелью большей части паренхимы, поскольку она вытесняется не только проникающим плероцеркоидом, но и периваскулярно разрастающейся соединительной тканью. Последнее, кроме того, ухудшает кровоснабжение паренхимы. Очаги некроза и дистрофии в печени сеголеток щук встречаются не только вблизи плероцеркоидов, как это наблюдается у сеголеток окуня, но и в удаленных участках. Сохранившиеся гепатоциты в печени щуки отличаются широким полиморфизмом размеров, формы и содержанием РНК, белка и гликогена. Многие клетки обделены этими соединениями. У сеголеток окуня подобное отмечается в неширокой зоне и только вблизи мест инкапсуляции.

По мере формирования капсулы вокруг плероцеркоида вредное действие паразита ослабевает и воспалительный процесс в печени постепенно затухает. Однако у сеголеток щук и через 3 месяца после инкапсуляции плероцеркоидов в печени сохраняются значительные патологические изменения.

У щуки, а также у окуня из Байкала в возрасте I+ - 2+ и старше резистентность к инвазии *T. nodulosus*, очевидно, повышена. Грануляционные капсулы встречались редко и окружали сформированных плероцеркоидов. По всей вероятности, заражение рыб старшего возраста происходит редко и через поедание пораженной плероцеркоидами триенофоруса рыбы.

Реактивность тканей печени рыб при воздействии плероцеркоидов *T. nodulosus* в экстремальных для хозяина условиях внешней среды

Увеличение частоты дыхательных движений у форели при триенофорозе (Scheuring, 1923) и первоочередная гибель молоди окуня, зараженной *T. nodulosus* при содержании ее в аквариумах без аэрации и подкормки (Пронин, 1975) дало основание предположить, что это заболевание снижает резистентность рыб к кислородному и общему голоданию.

Изучение реакции тканей печени рыб на воздействие плероцеркоидов триенофоруса в экстремальных для хозяина условиях

внешней среды проведено на молоди окуня из оз. Иван в период гибели рыбы и на мальках щуки из р. Б. Речка, содержащихся в условиях дефицита кислорода.

Анализ причин массовой гибели молоди окуня в оз. Иван в июне 1969 и 1970 гг. показал, что она вызвана триенофорозом в условиях дефицита кислорода, т. е. произошла селективная гибель только особей, зараженных плероцеркоидами *T. nodulosus* (Пронина, Пронин, 1974).

При исследовании печени погибших годовиков окуня выявлены значительные патоморфологические изменения в ней: сильная ее гиперемия, плотная периваскулярная лейкоцитарная инфильтрация, очаговое растворение стенки сосудов, наличие очагов гемопоза, пролиферация и коллагенизация аргирофильных волокон, наличие многочисленных очагов некроза. У погибших окуней была двойная инвазия (предыдущего и текущего годов), о чем свидетельствует наличие грануляционных и плотнофиброзных капсул. Однако молодая грануляционная ткань окружала не только молодые плероцеркоиды, но и зрелые, с зачатками половых комплексов. Последние, покидая плотнофиброзные капсулы и мигрируя в печени, вызвали разрушение и гибель большого числа клеток этого органа. Паренхима сохранялась в виде небольших островков между капсулами.

Результаты экспериментов по выживаемости молоди щуки показали, что мальки, зараженные *T. nodulosus* с интенсивностью инвазии I-2 экз., сохраняют жизнеспособность при снижении содержания кислорода до 1,5 мг/л и гибнут при более высокой интенсивности инвазии. При содержании кислорода ниже 1,0 мг/л (0,9-0,8) гибнут все мальки с низкой интенсивностью инвазии (I-2 экз.). В данных условиях выжил только один малек, непораженный триенофорозом. Повторный опыт с мальками щуки дал такой же результат (Пронин, Пронина, Шигаев, 1976). Гистоморфологическое и гистохимическое исследование погибших и живых мальков щуки с контролем из водоема показало, что наиболее выраженные отличия экспериментального материала наблюдаются в изменении содержания основного энергетического вещества - гликогена. Печень всех мальков щуки из темного сосуда дала ШИК-отрицательную реакцию. В плероцеркоидах со-

держание гликогена сохранялось высоким. Быстрый расход гликогена в печени мальков в эксперименте связан с голоданием их, а повышенная скорость гликогенолиза у зараженных рыб — с уменьшением количества функционирующих гепатоцитов.

Реактивность тканей рыб при инвазии плероцеркоидами *T. nodulosus* в зависимости от особенностей циркуляции гельминта в отдельных водоемах

Сравнительный анализ реакции тканей рыб при заражении плероцеркоидами триенофоруса в зависимости от особенностей циркуляции гельминта в отдельных водоемах проведен нами на окунях одного возраста (I+), отловленных в близкие сроки (июнь-июль) из озер Гусиное, Иван, Арахлей и Байкал (Чивыркуйский залив и Посольский сор).

Полученные фактические данные показали, что реакция тканей печени окуня к плероцеркоидам триенофоруса зависит от стабилизированного типа циркуляции гельминта. В Чивыркуйском заливе, Посольском и Ангарском сорах (оз. Байкал) и р. Селенге, где цикл развития *T. nodulosus* при наличии песчаной широколобки осуществляется почти исключительно через окуня, реактивность тканей печени его близка к таковой у песчаной широколобки из оз. Гусиное, т. е. идет по типу облигатных хозяев. В оз. Гусином окунь очень редко заражается триенофорусом (цикл идет через песчаную широколобку) и реакция тканей печени его близка к реакции печени щуки. Аналогичная картина наблюдается у окуня из оз. Иван, несмотря на то, что он в этом водоеме является единственным промежуточным хозяином плероцеркоидов триенофоруса, так как широколобка выпала из состава ихтиофауны в сравнительно недалеком прошлом. Таким образом, реактивность тканей окуня к плероцеркоидам *T. nodulosus* в озерах Гусиное и Иван идет по тому же типу, что и у факультативных хозяев.

В оз. Арахлей, где циркуляция плероцеркоидов *T. nodulosus* идет в равной мере через широколобку и окуня, реактивность тканей печени при заражении плероцеркоидами триенофоруса но-

сит переходный характер между облигатным и факультативным типами.

Таким образом, в различных популяциях окуня наблюдаются различные уровни взаимной адаптации его с локальными популяциями *T. nodulosus*. Это позволяет найти объяснение противоречивым данным в отношении патогенности плероцеркоидов триенофоруса для окуня, полученным разными авторами для разных водоемов. На самом деле они объективны и достоверны для исследованных ими популяций окуня.

В то же время можно предположить, что высокий уровень взаимной адаптации в системе *T. nodulosus* - песчаная широколобка стабилизировался на видовом уровне. Об этом свидетельствует полная аналогичность взаимоотношений этих партнеров как в оз. Гусином, где циркуляция *T. nodulosus* идет почти исключительно через данного хозяина, так и в Чивыркуйском заливе Байкала, где широколобка весьма редко заражается плероцеркоидами *T. nodulosus*.

ВЫВОДЫ

1. Микроморфология капсул вокруг плероцеркоидов ленточных червей отряда *Pseudophyllidea* сходна у близких видов одного рода (*T. nodulosus* и *T. amurensis*) и существенно различается у представителей разных семейств (*Trisphenophoridae* и *Diphyllobothridae*). Микроморфология капсул отражает характер взаимоотношений партнеров в системе паразит-хозяин и зависит от степени облигатности хозяина, характеризуя уровень специфичности паразита.

2. В капсулах, формирующихся вокруг плероцеркоидов псевдофиллид, основными нейтральными МПС являются муко- и гликопротеиды. Гликоген содержится в небольших количествах в фибробластах и лимфоцитах. Кислые МПС представлены хондроитинсульфатами и гиалуроновой кислотой. Содержание и распределение этих компонентов, а также РНК и белка изменяются в процессе онтогенеза плероцеркоидов и зависят как от вида гельминта, так и от вида хозяина.

3. Характер распределения РНК, белка, гликогена и МПС в плероцеркоидах исследованных псевдофиллид не зависит от вида, возраста хозяина и, очевидно, является общим для ленточных червей. Содержание же этих компонентов изменяется в процессе онтогенеза плероцеркоида и зависит от структуры капсулы у разных видов хозяев, в первую очередь от обеспеченности ее кровеносными сосудами.

4. Микроморфологические и гистохимические исследования взаимоотношений плероцеркоидов *T. nodulosus* и *D. dendriticum* с тканевыми системами разных хозяев выявили неодинаковый характер взаимных адаптаций в конкретных системах паразит-хозяин. По строению капсул, состоянию плероцеркоидов и характеру патоморфологических и гистохимических изменений в тканях хозяина к числу облигатных хозяев *T. nodulosus* в исследованных водоемах относятся песчаная широколобка, налим и окунь (последний вид только для Байкала); щука, белый байкальский хариус, ленок и сибирский елец - к факультативным. По отношению к плероцеркоидам *D. dendriticum* степень облигатности снижается в ряду байкальский омуль - ко-согольский хариус - черный байкальский хариус - озерная форма ленка - сиг - таймень.

5. Уровень взаимной адаптации частично реализуется в показателе встречаемости паразита у облигатных и факультативных хозяев.

При сбалансированном равновесии в системе паразит-хозяин частота встречаемости гельминта у хозяина, как правило, высокая, а патогенность паразита минимальная. При высокой реактивности тканевых систем хозяина к малоспецифичному паразиту выживаемость его у данного хозяина низкая, соответственно низкий показатель встречаемости.

Наиболее подвижным является равновесие между антагонистическими партнерами в относительно молодых системах паразит-хозяин (*T. nodulosus* /1./ - щука, *D. dendriticum* /1./ - байкальский черный хариус, ленок, алтайский осман), становление которых происходит в настоящее время.

6. Микроморфологические и гистохимические исследования

выявляют в первую очередь характер взаимных адаптаций паразита и хозяина на органно-тканевом уровне, что находит отражение в специфике реакции хозяина при типичной и атипичной локализации паразита.

7. Резистентность дополнительных хозяев к триенофорозу зависит от возраста рыб. Молодь как облигатных, так и факультативных хозяев чаще заражается плероцеркоидами *T. nodulosus* и у нее в большей степени проявляются патоморфологические и гистохимические изменения в тканях печени, особенно в начальный период инкапсуляции.

8. У молоди щуки в эксперименте и молоди окуня в оз. Иван в естественных условиях при заражении плероцеркоидами *T. nodulosus* наблюдается пониженная резистентность к кислородному и общему голоданию.

9. Характер взаимной адаптации паразита и хозяина может быть одинаков в разных локальных популяциях гельминта и хозяина (*T. nodulosus* и песчаная широколобка). Взаимоотношения плероцеркоидов *T. nodulosus* и окуня определяются исторически сложившимся типом циркуляции гельминта в отдельных экосистемах. В зависимости от этого окунь в разных водоемах может являться как облигатным, так и факультативным хозяином триенофоруса. Соответственно степень патогенности одного вида гельминта может быть разной для различных популяций одного вида хозяина.

Материалы диссертации опубликованы в работах:

1. Гибель молоди окуня от триенофороза и некоторые вопросы реактивности тканей печени окуня к плероцеркоидам. — VI Всесоюзное совещание по болезням и паразитам рыб. Тезисы докладов. М., 1974, с. 194-199. (в соавторстве с Н. М. Прониним).

2. Сравнительный анализ микроморфологии капсул плероцеркоидов дифиллоботриид от разных хозяев. — В сб. "Зоологические исследования в Забайкалье", Труды Ин-та естествен. наук Бурят. филиала СО АН СССР, в. 13, Улан-Удэ, 1975, с. 67-69.

3. Микроморфологическая характеристика взаимоотношений

в системе паразит-хозяин при одновременном паразитировании личинок нематод и цестод у рыб. - В кн. "Паразиты и паразитозы животных и человека", Киев, "Наукова думка", 1975, с. 42-48 (в соавторстве с Е. Д. Логачевым).

4. Ларвальный триенофороз сеголеток щуки. - Материалы ВОГ, М., 1976, в. 28, с. 118-126 (в соавторстве с Н. М. Прониным, С. Г. Шигаевым).

5. Изменения аргирофильной стромы печени некоторых рыб при инвазии плероцеркоидами *Trienophorus nodulosus* и *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoidea). - "Паразитология", 1977, т. II, № 4, с. 361-364.

6. Цитохимическая характеристика лейкоцитоподобных клеток в капсуле плероцеркоидов *Trienophorus nodulosus* (Pallas, 1781) и *Diphyllobothrium dendriticum* (Nitzsch, 1824). - "Архив анатомии, гистологии и эмбриологии", 1977, т. 53, № 7, с. 108-112.

7. Гистоморфологическое и гистохимическое изучение реактивности тканей рыб бассейна оз. Байкал к триенофорусам. - Всесоюзное совещание по инвазионным болезням рыб. Тезисы докладов. М., МСХ СССР, 1977, с. 77-79.

Шигаев

Подписано к печати 10.IV.78 г. Заказ № 315
Тираж 150

Участок оперативной полиграфии Бурятского филиала СО АН СССР, г. Улан-Удэ, ул. Фабричная, 6