

BADANIA PORÓWNAWCZE NAD ULTRASTRUKTURĄ, HOMOLOGIA I ANALOGIA OTOCZEK JAJOWYCH U PRZYWR I TASIEMCÓW

ZDZISŁAW SWIDERSKI

Instytut Parazytologii im. W. Stefańskiego PAN
00-973 Warszawa, ul. Pasteura 3, S.p. 153

COMPARATIVE STUDIES ON THE ULTRASTRUCTURE, HOMOLOGY AND ANALOGY OF EGG ENVELOPES IN TREMATODES AND CESTODES

Abstract. The origin, differentiation and functional ultrastructure of egg envelopes surrounding developing and mature miracidia of *Schistosoma mansoni* and that of developing and mature coracidia of *Bothriocephalus clavibothrium* have been examined by means of electron microscopy and cytochemistry. Results obtained on these two species were compared with data from our previous studies on the ultrastructure of egg envelopes in different cyclophyllidean (Hymenolepididae, Taeniidae, Anoplocephalidae, Davaineidae) and proteocephalidean cestodes. In the mature infective egg, the three main egg envelopes (the egg-shell, and the outer and inner envelope) that surround the larvae (miracidia of Digenea, coracidia of Pseudophyllidea, and hexacanth of Cyclophyllidea and Proteocephalidea), show evident similarities in their origin, functional ultrastructure and chemical composition. Conclusions of this comparison, concerning analogy and homology in egg envelopes of trematodes and cestodes, are drawn and discussed.

WSTĘP

Wysoka rozrodczość przywr i tasiemców, wyrażająca się często produkcją olbrzymiej liczby jaj, zapewnia im rozprzestrzenianie w środowisku, umożliwia kontakt z kolejnymi żywicielami, oraz zwiększa szanse przetrwania i zamknięcia cyklu życiowego pasożyta. Jaja przywr i tasiemców są stadium umożliwiającym rozszerzanie się inwazji pasożytniczej, a w przypadku schistosom stanowią dodatkowo zasadniczy czynnik patogenezy. Otoczki jajowe pełnią ważne funkcje ochronne, biologiczne i metaboliczne dla rozwijających się wewnątrz nich zarodków, które w czasie morfogenezy przybierają formy larw inwazyjnych, tj. miracidiów przywr i onkosfer tasiemców. Ponadto otoczki jajowe zapewniają rozwijającym się w nich larwom niezwykłą odporność na szkodliwe warunki środowiska oraz na działanie leków, a także odgrywają znaczną rolę w skomplikowanym mechanizmie wylęgu larw. Zestawienie wyników badań własnych uzyskanych przy użyciu mikroskopu elektronowego (SWIDERSKI 1968-1994a-c, SWIDERSKI i SUBILIA 1978, SWIDERSKI i wsp. 1980) wraz z danymi z literatury na ten temat (PENCE 1967, 1970,

NIELAND 1968, RYBICKA 1972, FAIRWEATHER i THREADGOLD 1981) potwierdza i uzupełnia większość obserwacji uzyskanych wcześniej za pomocą mikroskopii świetlnej (SWIDERSKI 1967). Szczegółowy zestaw wyników wcześniejszych badań na temat otoczek embrionalnych u Cestoda (mikroskopia świetlna) jest zawarty w obszernej pracy przeglądowej RYBICKIEJ (1966) na temat embriogenezy tasiemców.

Celem tej pracy jest porównanie i podsumowanie dotychczasowych wyników badań własnych nad ultrastrukturą, homologią i analogią otoczek jajowych przywr i tasiemców.

Porównanie embriogenezy przywr i tasiemców

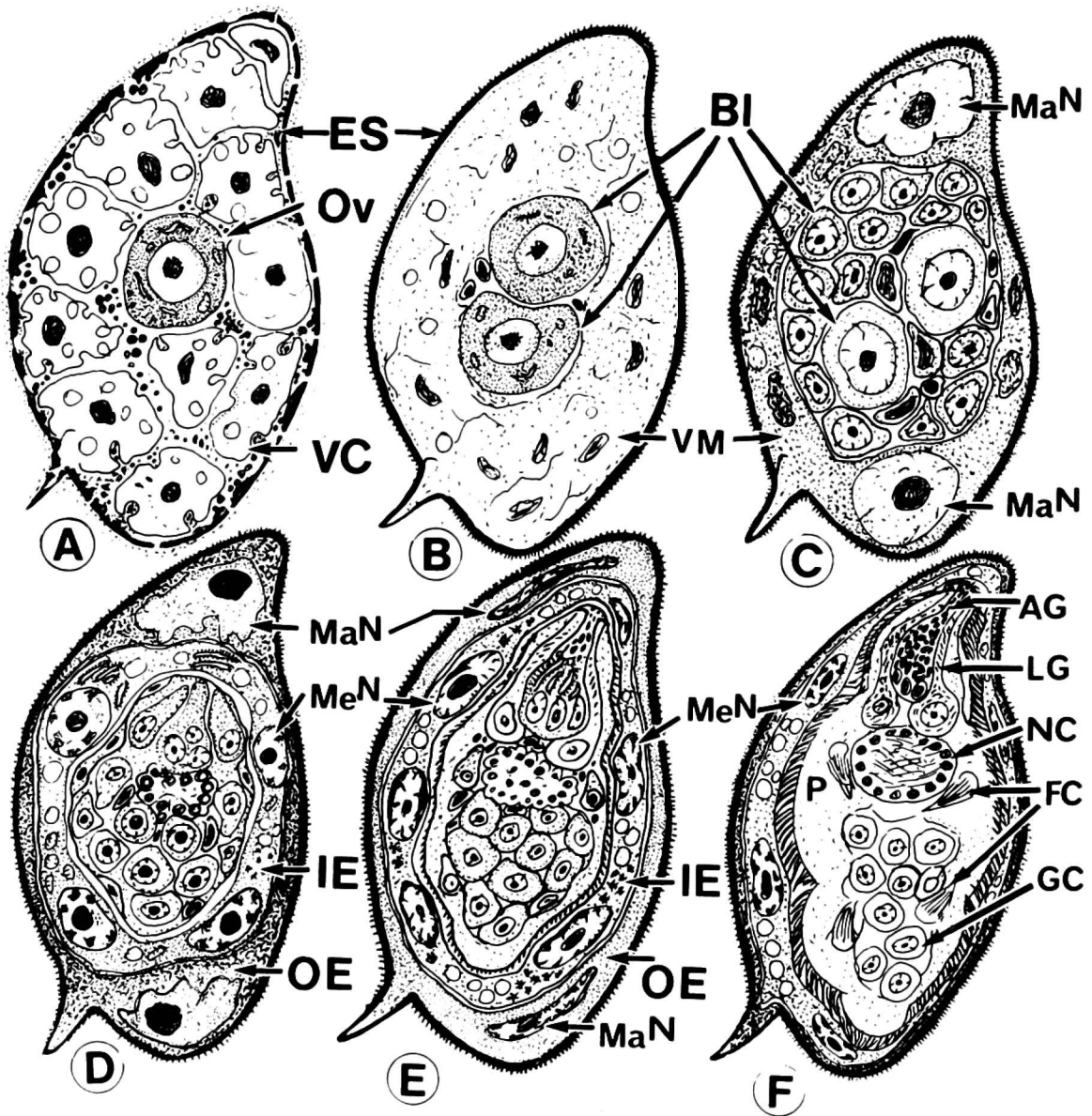
Pojedyncze, zapłodnione komórki jajowe (=oocyty pierwszo- lub drugorzędowe) przywr i tasiemców, znajdujące się w ootypie, zostają otoczone przez komórki żółtkowe. Wytworzona przy udziale tych komórek, pojawiająca się po raz pierwszy w tym właśnie rejonie, cienka błonka „kapsułka” jest charakterystyczna dla Cyclophyllidea, Proteocephalidea, Tetrephyllidea, natomiast, powstająca analogicznie, gruba i twarda „skorupka jajowa” jest typowa dla przywr (Digenea) oraz dla tasiemców z grupy Pseudophyllidea czy Caryophyllidea. U tasiemców z grupy Cyclophyllidea pojedynczemu oocytowi towarzyszy tylko jedna komórka żółtkowa, natomiast u przywr (Digenea) oraz u tasiemców Pseudophyllidea każdy zapłodniony oocyt zostaje otoczony przez 20–30 komórek żółtkowych. Komórki żółtkowe pełnią dwie ważne funkcje w rozwoju embrionalnym przywr i tasiemców; są to:

- synteza i transport materiału służącego do wytworzenia kapsułki (Cyclophyllidea) lub twardej i grubej skorupki jajowej (Digenea, Pseudophyllidea);
- akumulacja rezerw pokarmowych dla rozwijającego się zarodka.

W związku z odmiennym sposobem rozrodu (jajorodność, jajo-żyworodność czy żyworodność) obie te funkcje mogą być różnie nasilone. U większości jajorodnych Digenea i Pseudophyllidea, gdzie cały rozwój embrionalny odbywa się poza organizmem macierzystym w środowisku wodnym, zarówno funkcja ochronna grubej skorupy jak i akumulacja znacznych rezerw pokarmowych w jajach są istotnymi czynnikami warunkującymi przeżycie zarodka. Natomiast u żyworodnych Cyclophyllidea, gdzie organizm macierzysty przyjmuje na siebie rolę ochronną oraz jest źródłem substancji odżywczych dla rozwijających się zarodków, obie funkcje są znacznie zredukowane, u pewnych gatunków ograniczone wręcz do minimum.

W rozwoju zarodkowym przywr i tasiemców (ryc. 1–3) wyróżniono trzy fazy: (1) bruzdkowanie - wczesny zarodek, obejmujące pierwsze podziały zygoty; (2) morfogeneza i organogeneza larwalna, kiedy odbywa się intensywne namnażanie komórek i różnicowanie blastomerów; i (3) stadium dojrzałej do inwazji larwy (miracidium, koracidium, onkosfera) potencjalnie zdolnej do dalszego rozwoju w odpowiednim żywicielu pośrednim.

TREMATODES



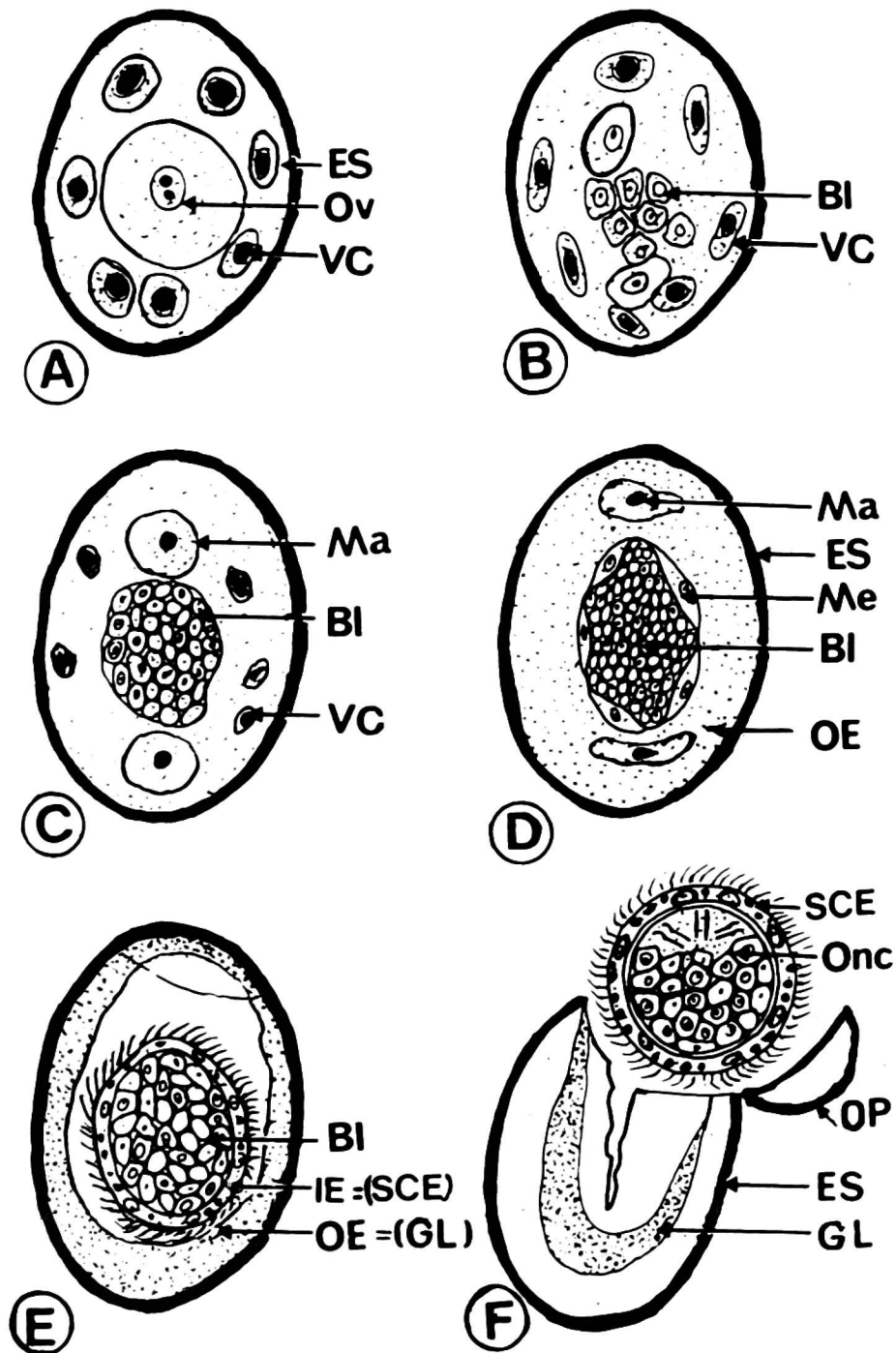
Ryc. 1. Schemat sześciu stadiów (A–F) tworzenia otoczek jajowych u *Schistosoma mansoni*:
 A - tworzenie skorupki jajowej w ootypie; B - twarda skorupka jajowa w początkowym stadium podziałów bruzdkowania; C - tworzenie otoczki zewnętrznej przez zlewanie się cytoplazmy dwu makromerów z resztkami syncytium żółtkowego; D - tworzenie otoczki wewnętrznej przez zlewanie się 3 lub 4 mezomerów; E - przekształcenie w otoczkach jajowych w zaawansowanych stadiach morfogenezy miracidium; F - otoczki jajowe otaczające dojrzałe do inwazji miracidium
 (wg SWIDERSKIEGO 1994a)

Objaśnienia: AG - gruczoł apikalny; Bl - blastomery; ES - skorupka jajowa; FC - komórki płomykowe; GC - komórki germinatywne; IE - otoczka wewnętrzna; LG - gruczoły lateralne; MaN - jądra makromerów; MeN - jądra mezomerów; NC - centralny zwój nerwowy; OE - otoczka zewnętrzna; OV - komórka jajowa (ovum) w stadium zapłodnionego oocytu; P - parenchyma; VC - komórka żółtkowa; VM - materiał żółtkowy (=syncytium żółtkowe)

Fig. 1. Diagram illustrating six stages of egg envelope formation (A–F) in *Schistosoma mansoni*:
 A - egg shell formation in the ootype; B - compact, thin egg shell in the initial stage of cleavage divisions; C - formation of the outer envelope by fusion of two macromeres and vitelline syncytium; D - formation of the inner envelope by fusion of three or four mesomeres; E - transformation of egg envelopes during advanced stage of miracidial morphogenesis; F - egg envelopes surrounding mature miracidium (from: SWIDERSKI 1994a)

Abbreviations: AG - apical gland; Bl - blastomeres; ES - egg shell; FC - flame cell; GC - germinative cells; IE - inner envelope; LG - lateral glands; MaN - macromere nuclei; MeN - mesomere nuclei; NC - nerve centre; OE - outer envelope; Ov - ovum (=fertilized oocyte); P - parenchyma; VC - vitelline cell; VM - vitelline material (=vitelline syncytium)

CESTODES

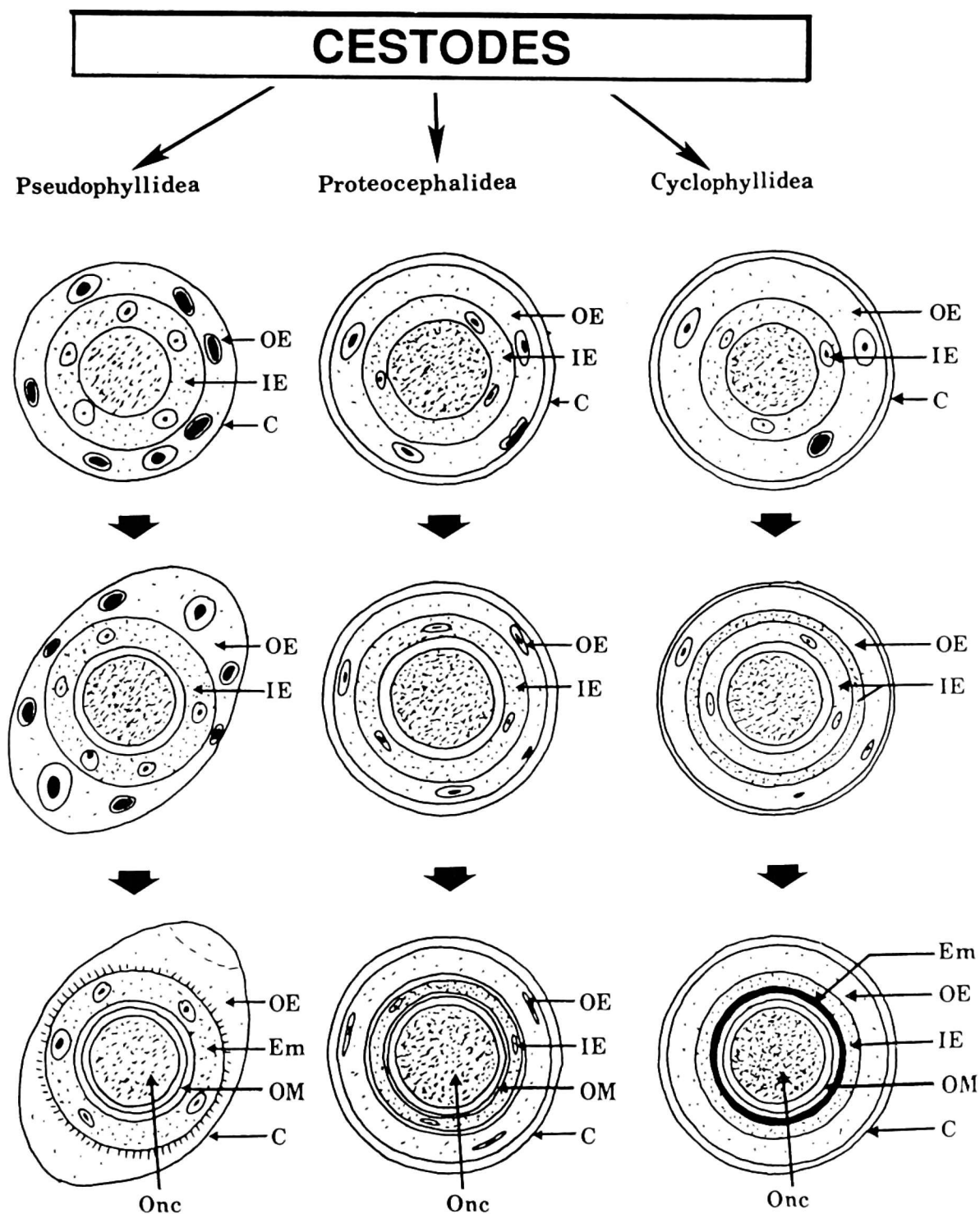


Ryc. 2. Schemat kolejnych stadiów (A–F) tworzenia otoczek jajowych u *Bothriocephalus clavibothrium*: A - tworzenie skorupki jajowej w ootypie; B - wczesny zarodek złożony z kilku blastomerów i syncytium żółtkowego; C - tworzenie otoczki zewnętrznej przez fuzję dwóch makromerów w syncytium żółtkowym; D - tworzenie otoczki wewnętrznej przez zlewanie się około 16 mezomerów; E - różnicowanie się otoczki wewnętrznej w „syncytnalną otoczkę urzęsioną”; F - wyląg dojrzałego do inwazji koracidium (wg SWIDERSKIEGO 1994b)

Objaśnienia: BI - blastomery; ES - skorupka jajowa; IE (=SCE) - otoczka wewnętrzna przekształcona w „syncytnalną otoczkę urzęsioną”; Onc - onkosfera; OP - wieczko skorupki jajowej; OV - komórka jajowa (= ovum) w stadium zapłodnionego oocytu drugorzędowego; SCE - syncytnalna otoczka urzęsiona; VC - komórki żółtkowe

Fig. 2. Diagram illustrating consecutive stages of egg envelope formation (A–F) in *Bothriocephalus clavibothrium*: A - egg shell formation in the ootype; B - early embryo, composed of several blastomeres and vitelline syncytium; C - formation of the outer envelope by fusion of two macromeres and vitelline syncytium; D - formation of the inner envelope by fusion of about 16 mesomeres; E - differentiation of the inner envelope into syncytial ciliated envelope; F - hatching of a mature infective coracidium (from: SWIDERSKI 1994b)

Abbreviations: BI - blastomeres; ES - egg shell; IE (=SCE) - inner envelope transformed into syncytial ciliated envelope; OE (=GL) - outer envelope transformed into residual granular layer; Onc - oncosphere; OP - operculum; Ov - ovum (=fertilized secondary oocyte); SCE - syncytial ciliated envelope; VC - vitelline cell



Ryc. 3. Schemat porównawczy trzech stadiów tworzenia i różnicowania się otoczek jajowych u Pseudophyllidea, Proteocephalidea, Cyclophyllidea (oryg.)

Objaśnienia: C - kapsułka lub skorupka; Em - embriofor; IE - otoczka wewnętrzna; OE - otoczka zewnętrzna; OM - błona onkosfery; Onc - onkosfera

Fig. 3. Diagrammatic comparison of the three stages of egg envelope formation in Pseudophyllidea, Proteocephalidea, Cyclophyllidea (orig.)

Abbreviations: C - capsule or egg shell; Em - embryophore; IE - inner envelope; OE - outer envelope; OM - oncospherical membrane; Onc - oncosphere

Bruzdowanie zygoty przywr i tasiemców jest całkowite i nierównomierne. Wynikiem jego jest tworzenie trzech typów blastomerów: makro-, mezo- i mikromerów, różniących się rozmiarami, ultrastrukturą jąder i cytoplazmy oraz zawartością materiałów odżywczych.

Stadium morfogenezy jest zainicjowane oddzielaniem się makromerów, które sytuują się na powierzchni innych komórek zarodkowych. Cytoplazma dwu lub trzech makromerów stopniowo zlewa się w jednolitą warstwę syncytialną tworzącą zawiązek otoczki zewnętrznej. Następnie rozpoczyna się intensywne namnażanie i różnicowanie pozostałych komórek zarodka, prowadzące do tworzenia zarówno definitywnych otoczek jajowych jak również takich struktur larwalnych jak tegument, muskulatura, gruczoły, system nerwowy oraz komórki germinatywne. Następne stadium cyklu życiowego rozwija się wyłącznie z tych ostatnich; wszystkie pozostałe struktury i typy komórek zanikają w żywicielu pośrednim.

Ultrastruktura porównawcza osłonek jajowych przywr i tasiemców

Wyniki badań porównawczych nad ultrastrukturą otoczek jajowych przywr i tasiemców (SWIDERSKI 1968–1994a-c, SWIDERSKI i SUBILIA 1978, SWIDERSKI i wsp. 1980) wskazują, że sposób ich tworzenia, różnicowania się oraz ultrastruktura i funkcje u obu tych grup płazińców są zasadniczo podobne (ryc. 1–5).

Wspólną cechą jaj przywr i tasiemców jest obecność trzech podstawowych lub „pierwszorzędowych” otoczek jajowych:

- skorupki lub kapsułki;
- otoczki zewnętrznej powstałej z makromerów;
- otoczki wewnętrznej powstałej z mezomerów.

Oślaniają one rozwijające się wewnątrz zarodki. W późnych stadiach rozwoju otoczki pierwszorzędowe różnicują się w tzw. otoczki drugorzędowe, np. embriofor czy błona onkosfery tasiemców, które otaczają larwy inwazyjne w dojrzałych jajach. Stwierdzono, że ultrastruktura ich zewnętrznych otoczek jajowych wykazuje mało istotne różnice, podczas gdy kapsułki lub skorupki jajowe oraz otoczki wewnętrzne różnią się znacznie u poszczególnych rodzajów i gatunków (SWIDERSKI 1990, 1994b).

Skorupki i kapsułki jajowe. Twarde skorupki jajowe, charakterystyczne dla jajorodnych Platyhelminthes (Digenea, Pseudophyllidea), mimo zasadniczo podobnej ultrastruktury, różnią się takimi cechami jak:

- obecnością mikroskopijnych kolców (microspines) na powierzchni jaj (Schistosomatidae) lub ich brakiem (inne Digenea i Pseudophyllidea);
- obecnością wieczka (operculum) (Pseudophyllidea) lub jego brakiem (Schistosomatidae);
- obecnością większej lub mniejszej liczby mikroskopijnych zagłębień lub jamek (pits) w skorupkach jajowych Pseudophyllidea ryb morskich czy słodkowodnych lub kanałów porowatych w skorupkach jajowych schistosom.

Otoczka zewnętrzna. U wszystkich zbadanych przywr i tasiemców, ta początkowo syncytialna otoczka zewnętrzna, odgrywa znaczną rolę we wczes-

nych stadiach rozwoju embrionalnego. Następnie ulega ona stopniowo atrofii, autolizie, pozostając w formie szczątkowej, bezjądrowej warstwy granularnej, lub całkowicie zanika. Otoczka zewnętrzna we wczesnych stadiach embriogenezy przywr i tasiemców jest dwujądrową, syncytnalną warstwą cytoplazmatyczną zawierającą dużą liczbę mitochondriów, rybosomów, α i β -glikogen oraz lipidy. W późniejszych stadiach obserwowane były w cytoplazmie tej otoczki struktury lizosomalne, dające pozytywną reakcję na obecność kwaśnej fosfatazy (SWIDERSKI 1994a). Resztki cytoplazmy otoczki zewnętrznej pozostają zwykle w skorupkach jajowych przywr i tasiemców Pseudophyllidea po wylęgu miracidiów i koracidiów.

Otoczka wewnętrzna. Wspólną cechą w ultrastrukturze otoczek wewnętrznych jaj przywr i tasiemców jest bogactwo i różnorodność organelli komórkowych (jądra, mitochondria, granularne retikulum endoplazmatyczne, rybosomy i polisomy, aparat Golgiego) oraz substancji odżywczych (rozetki α -glikogenu, ziarna β -glikogenu, krople lipidów) w ich syncytnalnych warstwach cytoplazmatycznych. Liczba blastomerów tworzących tę otoczkę różni się znacznie u różnych gatunków przywr i tasiemców.

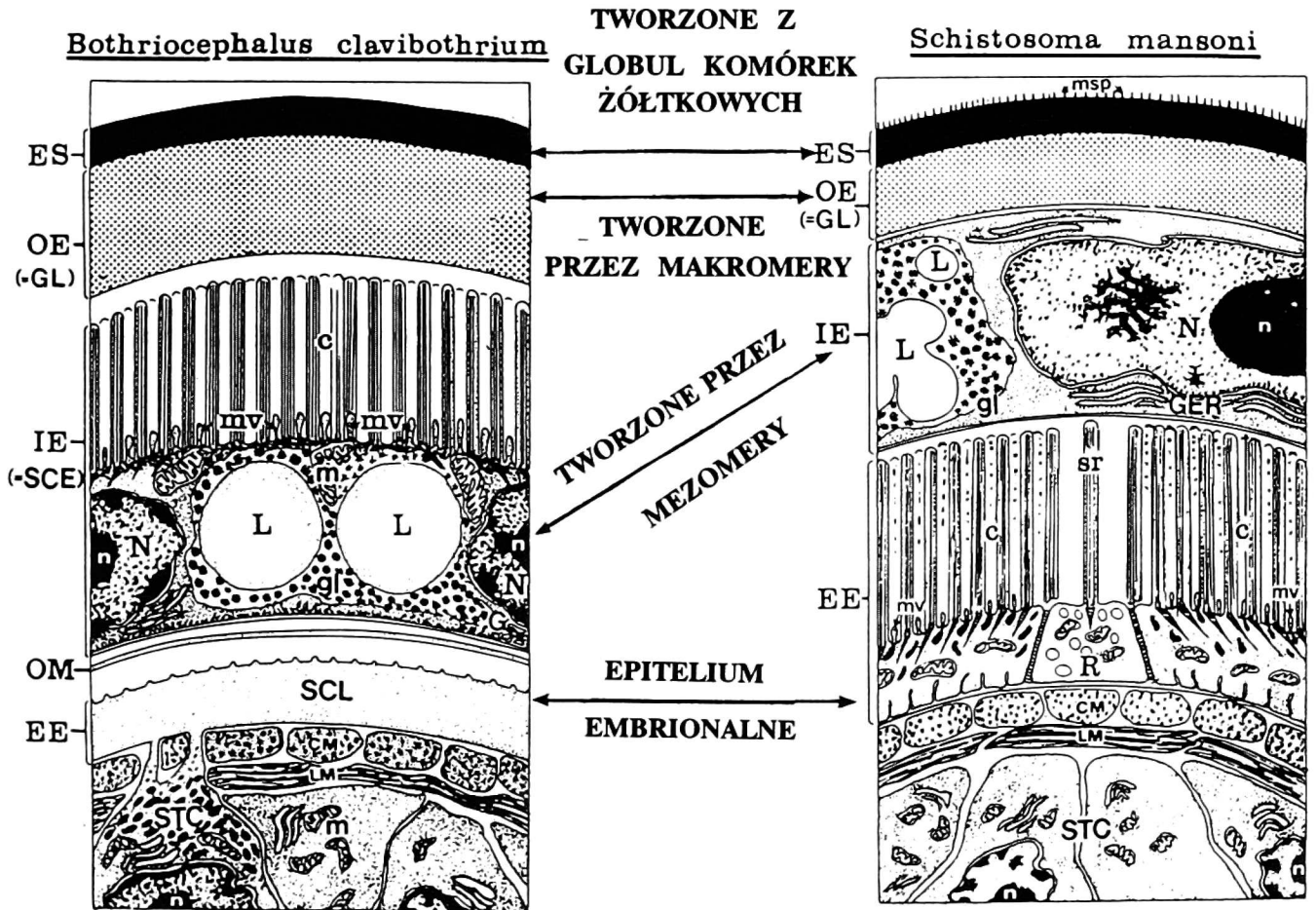
Homologia (ryc. 4)

Skorupki i kapsułki jajowe. Twarde skorupki jajowe przywr (Digenea) i tasiemców z grupy Pseudophyllidea, i delikatne, błoniaste kapsułki tasiemców z grupy Cyclophyllidea, Proteocephalidea czy Tetrphyllidea są strukturami homologicznymi, gdyż u wszystkich zbadanych gatunków tworzą się one z materiału globulek skorupkowych komórek żółtkowych (shell globules), które są wyrzucane z cytoplazmy tych komórek podczas ich przechodzenia przez ootyp. Uwalnianie globulek skorupkowych do światła ootypu następuje prawdopodobnie pod wpływem wydzieliny gruczołu Mehlisa.

Otoczki zewnętrzne jaj przywr i tasiemców są strukturami homologicznymi; w obu tych grupach płazińców tworzą się one przez zlewanie się cytoplazmy makromerów z resztkami komórek żółtkowych tworzących tzw. syncytium żółtkowe.

Otoczki wewnętrzne wczesnych zarodków przywr i tasiemców, mimo że początkowo są również strukturami homologicznymi, to w wyniku dalszego różnicowania, prowadzącego, np. u tasiemców, do wytworzenia tzw. otoczek drugorzędowych (embriofor i błonka onkosfery), ulegają znacznej modyfikacji w jajach inwazyjnych. Ta wielka różnorodność form, ultrastruktury i składu chemicznego otoczek wewnętrznych dojrzałych jaj przywr i tasiemców jest niewątpliwie uwarunkowana adaptacją do środowiska, żywicieli pośrednich oraz cyklu życiowego pasożyta. Dwie otoczki wtórne, embriofor i błona onkosfery, nie mają homologicznych odpowiedników w jajach przywr.

HOMOLOGIA (=POCHODZENIE)



Ryc. 4. Porównanie homologii otoczek jajowych tasiemca *Bothriocephalus clavibothrium* i przywry *Schistosoma mansoni* (wg SWIDERSKIEGO 1994c)

Objaśnienia wspólne dla ryc. 4 & 5: C - rzęski; CM - włókna mięśniowe; EE - epitelium embrionalne; ES - skorupka jajowa; G - aparat Golgiego; GER - retikulum endoplazmatyczne granularne; GL - warstwa granularna; gl - glikogen (rozetki α -glikogenu i ziarna β -glikogenu); IE - otoczka wewnętrzna; L - lipidy; LM - włókna mięśniowe podłużne; m - mitochondria; msp - mikroskopijne kolce na powierzchni skorupki; mv - mikrokosmki; N - jądro; n - jąderko; OE - otoczka zewnętrzna; OM - błona onkosfery; R - fałdy między płytkowe (ridges); SCE - syncytialna otoczka urzęsiona; SCL - syncytialna cytoplazmatyczna warstwa epitelium embrionalnego; sr - czuciowe zakończenie nerwowe; STC - perikariony epitelium embrionalnego, tzw. komórki subtegumentalne

Fig. 4. Diagrammatic comparison of the origin (=homology) of the egg envelopes in *Bothriocephalus clavibothrium* and *Schistosoma mansoni*

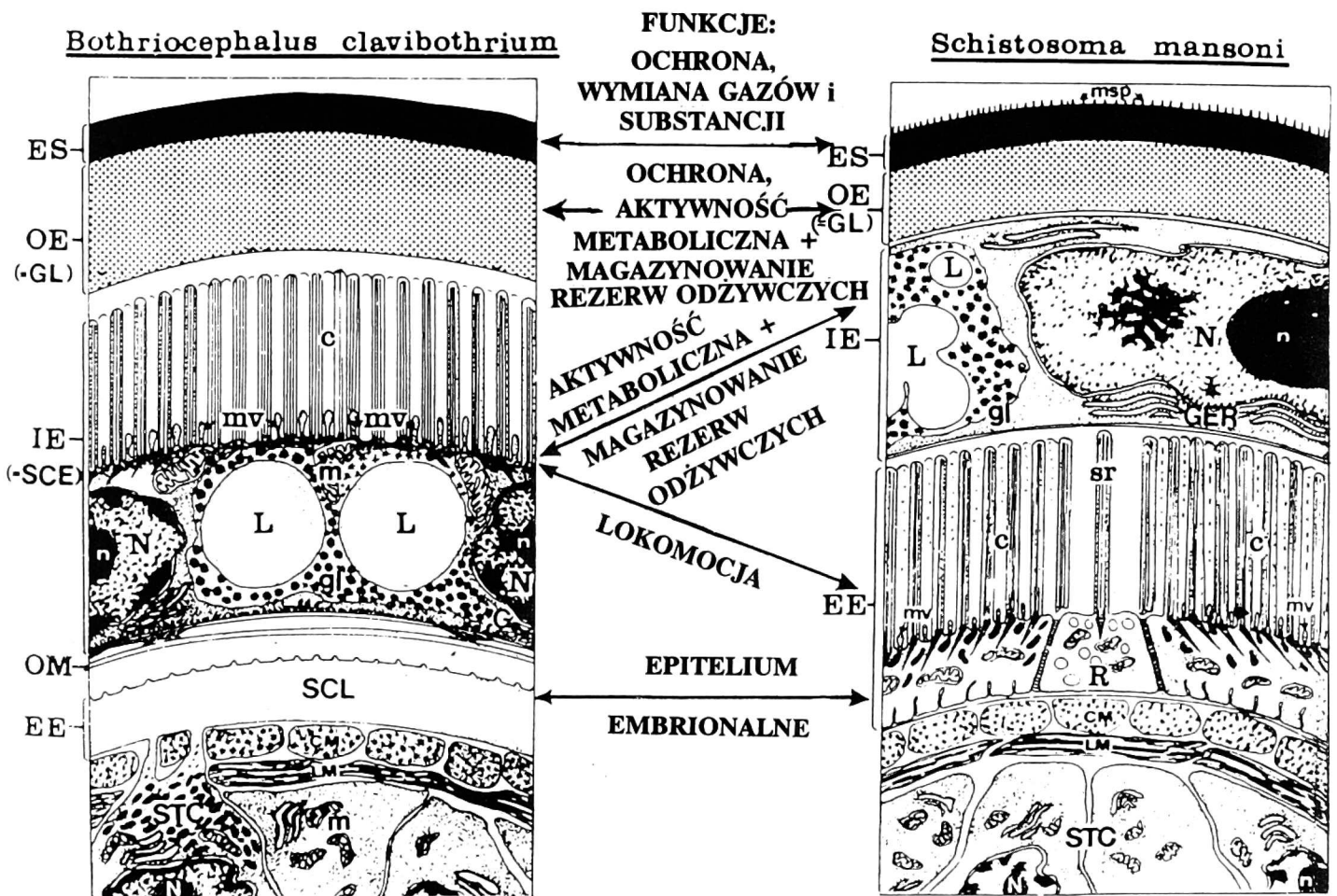
Abbreviations (common for Figs 4 & 5): C - cilia; CM - circular muscle fibres; EE - embryonic epithelium; ES - egg shell; G - Golgi complex; GER - granular endoplasmic reticulum; GL - granular layer; gl - glycogen (α -glycogen rosettes and β -glycogen particles); IE - inner envelope; L - lipid droplets; LM - longitudinal muscle fibres; m - mitochondria; msp - microspines; mv - microvilli; N - nucleus; n - nucleolus; OE - outer envelope; OM - oncospherical membrane; R - ridges; SCE - syncytial ciliated envelope; SCL - syncytial cytoplasmic layer; sr - sensory receptor; STC - subtegumental cells

Tegument larwalny tasiemców, reprezentowany przez „epitelium embrionalne” onkosfery, jest homologiczny z urzęsionymi płytkami miracidiów przywri.

Analogia (ryc. 5)

Analogia otoczek jajowych analizowana jest pod względem czterech zasadniczych funkcji, jakie pełnią one w rozwijających się zarodkach i dojrzałych, inwazyjnych jajach przywr i tasiemców. Są to: (1) ochrona przed

ANALOGIA (=FUNKCJA)



Ryc. 5. Porównanie funkcji (=analogii) otoczek jajowych tasiemca *Bothriocephalus clavibothrium* i przywry *Schistosoma mansoni* (wg SWIDERSKIEGO 1994c)

Fig. 5. Diagrammatic comparison of the function (=analogy) of the egg envelopes in *Bothriocephalus clavibothrium* and *Schistosoma mansoni* (from: SWIDERSKI 1994c)

szkodliwymi warunkami środowiska; (2) udział w dwukierunkowej wymianie gazów i innych substancji; (3) aktywność metaboliczna i magazynowanie rezerw produktów odżywczych; (4) funkcja lokomotoryczna u miracidów, koracidów i likofor. Struktury homologiczne na ogół pełnią podobne funkcje. Na uwagę zasługuje fakt, że funkcja lokomotoryczna miracidów przywr została przejęta przez urzęsione płytki tegumentu larwalnego, podczas gdy w przypadku koracidów funkcję lokomotoryczną pełni „syncytialna otoczka urzęsiona”, powstała ze zróżnicowania pierwotnej otoczki wewnętrznej.

**Powiązania między ultrastrukturą jaj przywr i tasiemców
a sposobem zarażania żywiciela pośredniego**

Badania porównawcze wykazały, że sposoby zarażania żywiciela pośredniego przez urzęsione larwy przywr i tasiemców, na przykładzie miracidiów

TABELA

Powiązania między ultrastrukturą jaj przywr i tasiemców a sposobem zarażania żywicieli
pośrednich (wg SWIDERSKIEGO 1994c)

TABLE

Interrelationships between egg ultrastructure of trematodes and cestodes and a mode of infection
of the intermediate hosts (from: SWIDERSKI 1994c)

Trematode: <i>Schistosoma mansoni</i>	Cestode: <i>Bothriocephalus clavibothrium</i>
Miracidia Miracidia	Koracidia Coracidia
Sposób zarażenia Mode of infestation	
Aktywny Active	Bierny Passive
Strategie inwazyjne Invasive strategies	
1	2
<ol style="list-style-type: none"> 1. Poszukiwania i rozpoznanie specyficznego żywiciela pośredniego za pomocą wyspecjalizowanych zakończeń nerwowych (5 typów) połączonych z centralnym zwojem nerwowym 1. Seeking and recognition of the specific intermediate host by means of specialized sensory nerve endings (5 types) and a central nerve ganglion 2. Kontakt, przytwierdzenie się i penetracja tkanek żywiciela pośredniego dzięki wydzielaniu gruczołów miracidium (1 gruczoł apikalny + dwa gruczoły lateralne) 2. Attachement and penetration by means of secretion produced by miracidial glands of 2 types: (1 an apical gland, and two lateral glands) 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Brak możliwości wykrywania i rozpoznawania żywiciela pośredniego uwarunkowany brakiem czuciowych zakończeń nerwowych i centrum nerwowego u koracidium 1. Lack of host oriented swimming and of capacities of host detection and recognition in the absence of sensory organs and a nerve centre. Coracidia can only seek a zone whose physico-chemical characteristics provide the greatest possibility of encountering a potential host. 2. Bierne połykanie urzęsionej larwy przez żywiciela pośredniego jedyną możliwością zarażenia pasożytem. Aktywacja onkosfery (ruchy haków onkosfery i wydzielanie sekrecji gruczołów penetracyjnych) odbywa się dopiero po strawieniu otoczki urzęsionej przez żywiciela pośredniego 2. Passive ingestion of the larvae by the intermediate hosts is the only possibility for infestation by the parasite. Incapacity of the penetration glands and hooks of the oncosphere to function before the destruction of the ciliated envelope; both become activated only after ingestion by the intermediate host

1	2
<p>3. Źródło energii dla aktywnego pływania (α- + β-glikogen, lipidy) reabsorbowane z otoczek zewnętrznych i wewnętrznych oraz magazynowane w parenchymie miracidium</p> <p>3. Energy sources for active swimming (α- and β-glycogen, lipids are reabsorbed from inner and outer egg envelopes and are stored in the parenchyma of the miracidium</p>	<p>3. Źródła energii do aktywnego pływania (α- + β-glikogen, lipidy) pozostają w osłonce urzęsionej wylęgłego koracidium i są stopniowo zużywane podczas pływania</p> <p>3. Energy sources for active swimming (α- and β-glycogen, lipids) remain in the ciliated envelope of the coracidium after hatching and are used progressively during active swimming</p>

Schistosoma mansoni i koracidium *Bothriocephalus clavibothrium*, są w dużym stopniu uwarunkowane określonymi cechami w ultrastrukturze i cytochemii jaj tych pasożytów (tab.).

Są to:

- obecność lub brak czuciowych zakończeń nerwowych połączonych z centrum nerwowym;
- obecność lub brak wydzielin gruczołów ułatwiających przytwierdzenie się do powierzchni żywiciela i penetracji do jego tkanek;
- lokalizacja rezerw pokarmowych (glikogen, lipidy), stanowiących źródło energii dla aktywnego pływania.

Charakterystyka ilościowa i jakościowa tych cech ultrastruktury i cytochemii jaj znajduje odzwierciedlenie w strategiach inwazyjnych dwu typów urzęsionych larw przywr i tasiemców. Obecność czuciowych zakończeń nerwowych w miracidium *S. mansoni* i ich brak w koracidium *B. clavibothrium* niewątpliwie wiąże się z aktywnym lub pasywnym sposobem zarażania żywicieli pośrednich (patrz: zestawienie porównawcze w tabeli).

Wnioski

Przedstawione wyniki pokazały, że charakter rozwoju embrionalnego związany z jajorodnością, jajo-żyworodnością, lub żyworodnością badanych płazińców wraz ze sposobem zarażania żywicieli pośrednich (tzw. „infective strategies”), warunkują w konsekwencji, charakterystyczny dla danego gatunku, typ dojrzałych jaj inwazyjnych. To uwarunkowanie ujawnia się w ultrastrukturze otoczek jajowych przywr i tasiemców, co odzwierciedla ich adaptacje:

- do środowiska, w którym odbywa się rozwój i zarażenie;
- do żywiciela pośredniego;
- do pełnego cyklu życiowego pasożyta.

Interesującym przykładem jest porównanie ultrastruktury otoczek jajowych

przywry *Schistosoma mansoni* i tasiemca *Bothriocephalus clavibothrium*. Oba te pasożyty są jajorodne, gdyż wydalają jaja w stadium przed rozpoczęciem bruzdkowania („non-embryonated eggs”).

Jaja *B. clavibothrium* są wydalane do wody morskiej; w przypadku *S. mansoni* do tkanek żywiciela. Jednak w obu przypadkach jajorodność, a dokładniej jajo-żyworodność związana z uniezależnieniem się od dopływu produktów odżywczych z zewnątrz, występuje tylko u *B. clavibothrium*. Jaja *S. mansoni*, pod względem: (1) źródła odżywiania zarodka, (2) unikania ryzyka związanego z rozwojem w środowisku zewnętrznym i (3) wydalania do środowiska zewnętrznego natychmiast inwazyjnego potomstwa, mają w rzeczywistości wszystkie przywileje związane z jajo-żyworodnością, mimo że nie spełniają żadnego z warunków definiujących tę jajo-żyworodność. Kluczem do wyjaśnienia „rozwojowych i inwazyjnych strategii schistosom” jest ich znacznie przedłużone wykorzystywanie żywiciela podczas rozwoju embrionalnego. Dodatkowym, istotnym czynnikiem jest skrócenie cyklu życiowego tych przywr. Te strategie mogą być ważnymi czynnikami w ewolucji schistosom, znacznie zwiększając ich potencjał rozrodczy. W tym wyjątkowym przypadku jajo schistosom, jako takie, samo staje się pasożytem.

LITERATURA

- FAIRWEATHER I., THREADGOLD L. T. T. 1981. *Hymenolepis nana*: the fine structure of the embryonic envelopes. *Parasitology* 82: 429-443.
- NIELAND M. L. 1968. Electron microscope observations on the egg of *Taenia taeniaeformis*. *J. Parasitol.* 54: 957-969.
- PENCE D. B. 1967. The fine structure and histochemistry of the infective eggs of *Dipylidium caninum*. *Ibid.* 53: 1041-1054.
- 1970. Electron microscope and histochemical studies on the egg of *Hymenolepis diminuta*. *Ibid.* 56: 84-97.
- RYBICKA K. 1966. Embryogenesis in cestodes. *Adv. Parasitol.* 4: 107-186.
- 1972. Ultrastructure of embryonic envelopes and their differentiation in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda). *J. Parasitol.* 58: 849-863.
- SWIDERSKI Z. 1967. Embryonic development of the tapeworm *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch, 1782) (Cyclophyllidea, Hymenolepididae). *Acta Parasitol. Polon.* 14: 409-418.
- 1968. Electron-microscopy of embryonic envelope formation by the cestode *Catenotaenia pusilla*. *Exp. Parasitol.* 23: 104-113.
- 1972. La structure fine de l'oncosphère du cestode *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) (Cyclophyllidea, Catenotaeniidae). *La Cellule* 69: 207-237.
- 1975. Comparative fine structure of cestode embryos. Proc. 2nd Europ. Multicolloquium of Parasitol., Sept. 1-6, 1975, Trogir: 265-272.
- 1981. Reproductive and developmental biology of the cestodes. In: *Advances in Invertebrate Reproduction*, (eds. W. H. Clark, Jr. & T. S. Adams). Elsevier/North Holland, New York, Amsterdam, Oxford.
- 1982. *Echinococcus granulosus*: embryonic envelope formation. Proc. 10th Int. Congr. Electr. Microsc., Aug. 17-24, 1982, Hamburg, Germany, 3: 513-514.
- 1983. *Echinococcus granulosus*: hook-muscle system and cellular organization of infective oncospheres. *Int. J. Parasitol.* 13: 289-299.
- 1984. Embryonic development of *Schistosoma mansoni*. *S. Afr. J. Sci.* 80: 443.

- 1985a. Embryonic development of *Schistosoma mansoni* and *S. haematobium*: egg envelope formation. *Ibid.* 81: 43.
- 1985b. Differentiation between taeniid eggs of different species. *Ibid.* 81: 387.
- 1986a. Blastomere differentiation during embryonic development of *Schistosoma mansoni*. *Proc. 11th Int. Congr. Electron Microsc., Aug. 31–Sept. 7, 1986, Kyoto, 3: 3321-3322.*
- 1986b. *Schistosoma mattheei* egg-shell degradation in the liver of *Praomys (Mastomys) natalensis* during chronic infection. *Ibid.* 3: 3367-3568.
- 1988a. Ultrastructure of schistosome eggs. *Proc. 6th Asia-Pacific Congr. & Workshop on Electr. Microscopy, July 26–Aug. 4, 1988, Bangkok, 2: 555-556.*
- 1988b. Comparative ultrastructure of taeniid eggs. *Ibid.* 2: 697-698.
- 1988c. Electron microscopy of embryonic envelope formation by the cestode *Inermicapsifer madagascariensis*, a parasite of man and rodents. *Proc. 27th Ann. Confer. Electr. Microsc. Soc. Southern Africa, December 6–8, 1988, University of Natal, Durban, South Africa: 87-88.*
- 1989a. Oncospheral envelopes of taeniid eggs. *Proceedings, 3rd Balkan Congr. Electr. Microsc., Sept. 18–22, 1989, Athens, 2: 40-41.*
- 1989b. Autolytic process in egg envelopes of *Schistosoma mansoni*. *Ibid.* 2: 42-43.
- 1990. The ultrastructural properties of eggs in taeniid cestodes. *Proc. 33rd SEAMEO-TROPED Regional Seminar on the Emerging Problems in Food-Borne Parasitic Zoonosis: Impact on Agriculture and Public Health, Faculty of Medicine, Chiang Mai University, Thailand, November 14–17, 1990: 81.*
- 1992. Development and ultrastructure of oncospheral envelopes in the cestode *Oochoristica agamae* Baylis, 1919 (Cyclophyllidea, Linstowiidae). *Electron Microscopy II, Kuo, K. H. & Zhai, ZH (eds), World Scientific Publishing Co., Ltd., Singapore, New Jersey, London, Hong Kong.*
- 1994a. Origin, differentiation and ultrastructure of egg envelopes surrounding the miracidia of *Schistosoma mansoni*. *Acta Parasitol.* 39: 64-72.
- 1994b. Origin, differentiation and ultrastructure of egg envelopes surrounding the coracidia of *Bothriocephalus clavibothrium* (Cestoda, Pseudophyllidea). *Ibid.* 39: 73-81.
- 1994c. Homology and analogy in egg envelopes surrounding miracidia of *Schistosoma mansoni* and coracidia of *Bothriocephalus clavibothrium*. *Ibid.* 39: 123-130.
- MOSER P., EKLUN-NATEY D. T. 1980. The fine structure of the protective envelopes of the egg of *Schistosoma mansoni*. *Proc. 7th Europ. Congr. Electr. Microsc. Aug. 24–29, 1980, The Hague, Holland, 2: 218-219.*
- SUBILIA L. 1978. Electron microscopy of embryonic envelope formation by the cestode *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidea). *Proc. 9th Int. Congr. Electr. Microsc., Aug. 1–9, 1978, Toronto, Canada, 3: 444-445.*

Otrzymano 19 V 1995, zaakceptowano 21 I 1996