

## 寄生蠕虫類消化器官の微細形態と機能

藤野隆博

(掲載決定:平成5年5月28日)

### 要約

寄生蠕虫類の消化器官, とくに腸上皮の微細形態とその機能を最近の知見に基づいてまとめた。線虫類の腸管は口から肛門に至る単一の管状器官で, 腸上皮は形態的・機能的に同一タイプの細胞より成るが, その形態的特徴および微絨毛に糖の終末消化を行う二糖分解酵素が存在するなどの点で脊椎動物の腸上皮に類似している。一方, 吸虫類のうち, 単生類はエンドサイトーシスによる物質の細胞内への取り込みと細胞内消化をおもに行い, 二生類および楯吸虫類における細胞外消化と異なっている。幼虫期のレジアおよびセルカリアの消化管は互いに良く似ており, 単一の棍棒状器官で, 細胞表面には成虫と同様, 葉状の細胞突起を有し, 消化に関係する数種の酵素が上皮細胞に認められている。成虫の消化管は多くの種では, 口吸盤, 咽頭および食道から腸管へ至る管状構造をしているが, Fasciolidae では腸管は複雑に分岐する。腸上皮は *Schistosoma* や *Gorgoderina* におけるように, シンシチウムより成るものと, *Fasciola* や *Paragonimus* のように細胞の境界がはっきりしている二つのタイプに区別される。吸虫の腸上皮表面には, 栄養摂取のため種によって形状の異なる特殊に変化し, 発達した微絨毛様又はリボン状, 葉状あるいはシート状の細胞突起を有する。各細胞は分泌・吸収のサイクルを連続して行い, それに伴って細胞の形態および生理機能が変化する。さらに, 生長に伴って腸上皮の形態と存在する消化酵素の活性に変化がみられた。腸上皮細胞から分泌される物質のうち, 糖タンパクを主成分とし, 宿主の免疫反応を惹起する抗原物質およびその局在が数種吸虫で知られている。

**Key words :** Parasitic helminths, alimentary systems, gastrodermis, ultrastructure, function

### 緒言

寄生蠕虫は, その生活史において多かれ少なかれ寄生という特殊な生活様式を営むため, 複雑多岐にわたる適応現象を生じている。外部器官はもとより内部構造にも形態ならびに生理機能の特殊化および退化が起っている。

線虫および吸虫類は栄養摂取のための消化器官を具えているが, これを持たない条虫類では, 特殊な構造の体表より栄養物質を取り入れている。線虫の腸上皮微絨毛の構造ならびに消化に関わる酵素は脊椎動物のそれに非常に良く似ている。吸虫類のうち単生類では, エンドサイトーシスによる栄養の取り込みが活発で, 細胞内消化が行われるが, 二生類では細胞外消化が主で, 微絨毛の代りに特殊に発達した細胞突起が物質の吸収に携わっている。

このように, 多様な構造を示す寄生蠕虫類の消化管, とくに腸上皮の微細形態とその機能を宿主との関係について調べることは, 寄生現象を理解する上で重要である。本総説においては, 線虫および吸虫類の消化管構造, とくに上皮細胞の微細形態とその機能を幼虫から成虫にわたって最近の知見に基づいてまとめた。

### I. 線虫類

#### 1) 幼虫の消化管

線虫類 (Nematoda) 幼虫の腸管の微細構造については, *Trichinella spiralis*, *Neoaplectana caropcapsae*, *Heterodera rostochiensis*, *Brugia pahangi* のマイクロフィラリア, *Breinlia sergenti*, *Wucheria bancrofti* 他, 多くの研究がみられる (Laurence and Simpson, 1974; Poinar and Leutenegger, 1968; Singh *et al.*, 1975; Takahashi *et al.*, 1988; Vincent *et al.*, 1978, 1979; Weber, 1985; Wisse

and Daemus, 1968)。これらは Bird (1971) によって総括された。腸上皮の微細構造は各発育段階により異なるが、*T. spiralis* の感染幼虫では上皮細胞は4-8個より成る。細胞の管腔縁には糖衣 (glycocalyx) で被われた短い微絨毛があり、微細線維 (core filament) は細胞上部で終わっている。成虫の腸上皮にみられる終末線維網 (terminal web) ははっきりとは認められない。細胞は電子密度がやや高く、細胞内には大型の核、Golgi 装置に由来すると考えられる小胞、ライソゾーム、ミトコンドリア、グリコーゲン顆粒、粗面小胞体、リボゾーム、脂肪滴などがみられる。幼虫の栄養摂取に関しては研究は少ないが、蚊の筋肉中の *B. pahangi* 幼虫では、宿主筋細胞が栄養源になることが示唆された (Beckett and Boothroyd, 1970)。

## 2) 成虫の消化管

線虫類成虫の腸管は、口から肛門に至る単一な管型器官であるが、種によっては腸管の前部および後端に盲嚢状の突起を持つものもある (Chitwood and Chitwood, 1950)。口、口腔、咽頭 (食道) はそれぞれの線虫の寄生環境、食性等を反映する構造と機能をもっている (Bird, 1971; Chitwood and Chitwood, 1950)。咽頭は筋肉質で、しばしば1-2個の球状の膨らみ (bulb) を形成し、機能的にいくつかに分けられる。また、そこには腺細胞、神経細胞、支持細胞が存在する。咽頭の微細構造については、*Ascaris*, *Ditylenchus*, *Panagrellus* と *Nippostrongylus* の研究をあげることができる (Lee, 1968; Reger, 1966; Yuen, 1968 a, b)。

成虫腸上皮の微細構造に関しては、従来多くの種で研究が行われてきたが、基本的な構造は類似している (Andreassen, 1968; Jenkins and Erasmus, 1969; Lee and Miller, 1969; Miller, 1967; Sheffield, 1964; Wright, 1963)。多くの種の微絨毛は6-10ミクロンの長さを持ち、指状で一樣に細長い突起である (図1, 3)。微絨毛の横断像はほぼ円形で直径が約0.1ミクロンで、細胞膜の外側には酸性粘液多糖類から成る糖衣がけば立って見える (Trimble and Thompson, 1975)

(図2)。例外的に、豚の肺に寄生する *Metastrongylus* sp. では、短い微絨毛は先端が丸く膨れ、やがてくびれて最終的にはちぎれて管腔内へ排出される (Jenkins and Erasmus, 1969)。*Ascaris suum* の微絨毛の糖衣はシアル酸を欠き、脊椎動物一般の腸上皮微絨毛とは異なっている (Trimble and Thompson, 1980)。この場合、糖衣の負の電荷は、それを構成する酸性アミノ酸あるいはウロン酸のカルボキシル基によると考えられる。糖衣以外に微絨毛表面を螺旋状に取り巻く特殊な微小管様構造が *Haemonchus contortus* と *H. placei* でみられる (Munn, 1977; Smith and Harness, 1972)。微絨毛芯には、微細線維の横断面が多数みえるが、その数は種によりかなりの変異がある。*Ancylostoma caninum*, *Haemonchus* spp. および *Nippostrongylus brasiliensis* では、微細線維が微絨毛の中心に集まり、電子密度の高い芯を形成する (Jamuar, 1966; Miller, 1967; Munn, 1977; Smith and Harness, 1972) が、*Ascaris suum* や *Toxocara canis* では、微小管様線維が微絨毛断面全体に分散している (Fujino and Ishii, 1988; Sheffield, 1964)。また、*Cosmocerca ornata* では、微細線維が輪状に分布する (Colam, 1971 b)。縦断面で見ると、これらの微細線維は微絨毛先端部で細胞膜に付着しているが、基部は終末線維網にまで達し、そこで放散して終わっている。微細線維の構成成分はおそらくアクチンと考えられ、微絨毛の構造維持に役立つとともに、微絨毛表面より吸収した栄養物質を細胞上部まで輸送する案内の役目も果たしているものと考えられる。線虫類腸上皮微絨毛のこのような構造は脊椎動物の微絨毛に非常に類似している (Van den Bossche and Borgers, 1973)。

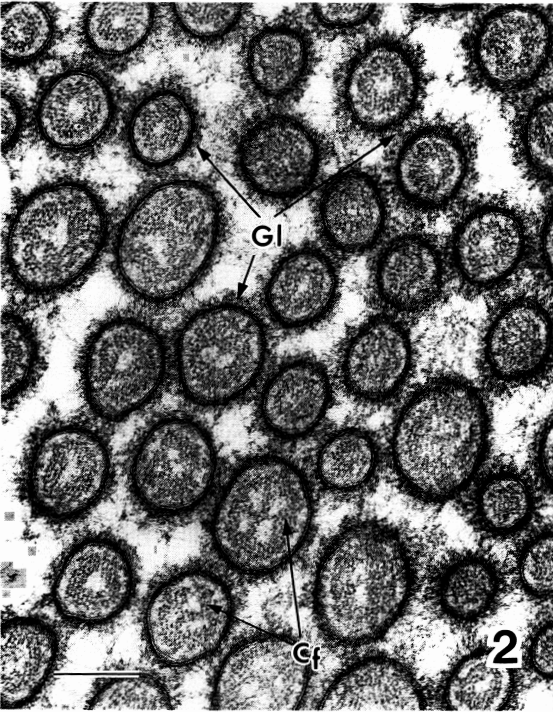
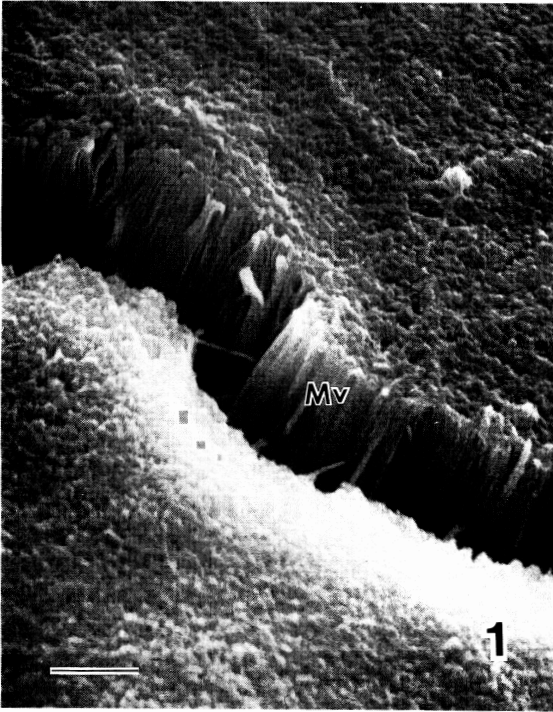
線虫類腸上皮の各細胞は細胞上部では隔壁デスモゾーム (septate desmosome) により、また下方ではギャップ結合 (gap junction) により接着している (Davidson, 1983)。細胞質はミトコンドリア、Golgi 装置、粗面小胞体、リボゾーム、グリコーゲン顆粒および脂肪滴に富み、核は細胞の中央か基部近くに存在する。また、ミエリン状構造を持つ円形の膜様体 (lamellar body) が、*A. suum*, *A. caninum*, *Dirofilaria immitis*,

図1-3. *Toxocara canis*

図1. 微絨毛のSEM像。棒状の微絨毛 (Mv) が腸上皮表面に密生している。スケール=2.0 μm

図2. 微絨毛の横断像。細胞膜の外周には糖衣 (Gl) がけば立ち、微絨毛芯には微細線維 (Cf) の横断像がみえる。スケール=0.2 μm

図3. 腸上皮細胞刷子縁。デスモゾーム (D) で境される上皮細胞表面から細長い棒状の微絨毛 (Mv) が無数に出ている。微絨毛内の微細線維束 (Cf) は終末線維網 (Tw) まで伸び、そこで終わっている。スケール=1.0 μm (Fujino and Ishii, 1988)



*Metastrongylus* sp. などでみられる (Jenkins and Erasmus, 1969; Lee and Miller, 1969; Miller, 1967; Sheffield, 1964) が、これらにはグリコシダーゼ活性があり、ライソゾームと同様な働きを行うのではないかと考えられている。また、細胞質中に色素顆粒がかなりの割合を占めている例もみられる (Lee and Miller, 1969)。存在する酵素に関しては、*Ascaris* について多くの報告がある (Borgers and De Nollin, 1974; Borgers *et al.*, 1970; Lee, 1962 a, b; Van den Bossche and Borgers, 1973)。細胞内には、エステラーゼ、ロイシニアミノペプチダーゼおよびグリコシダーゼの存在が知られている (Colam, 1971 c; Fujino and Ishii, 1986; Lee, 1962 a, b)。刷子縁 (brush border) には、酸性ホスファターゼ、酸性ピロホスファターゼ、B-エステラーゼおよびマルターゼ、サッカラーゼ、インペルターゼ、パラチナーゼ、トレハララーゼなどの二糖分解酵素が存在するが、この点でも哺乳類の腸管に類似している (Colam, 1971 a; Gentner and Castro, 1974; Gentner *et al.*, 1972; Van den Bossche and Borgers, 1973)。しかし、アルカリホスファターゼは見出されていない (Borgers *et al.*, 1970)。

線虫類腸上皮細胞の分泌に関しては、膜で包まれた水泡状の分泌物の排出が *Ascaris* と *T. canis* で観察された (Fujino and Ishii, 1988; Kessel *et al.*, 1961; Sheffield, 1964)。また、直径100-200nm の分泌顆粒が *A. suum* の上皮細胞上部、とくに終末線維網に多数みられている (Borgers and De Nollin, 1974)。これらの顆粒は Golgi 装置に由来し、その構成成分は糖タンパクまたは多糖類であると考えられるが、その働きは不明である。*T. canis* では、腸上皮細胞膜の陥入によるエンドサイトーシス (ピノサイトーシス) が観察された (Fujino and Ishii, 1988) が、同様な小胞の形成が *A. suum* でも報告されている (Sheffield, 1964)。これらのことは、栄養吸収をおもに細胞外消化に依存する線虫類においても、わずかではあるが細胞内消化が起ることを示している。

## II. 吸虫類

### 1. 単生類

単生類 (Monogenea) の大部分の種は、外部寄生性で魚類の鰓や皮膚に寄生するが、魚類の口腔、咽頭、カエルの膀胱、ウミガメの咽腔や鼻腔などに寄生するものも知られている。単生類の2亜目、単後吸盤類 (Monopisthocotylea) と多後吸盤類 (Polyopisthocotylea) はそれぞれ異なった食性をもっている。前者はおもに宿主の表皮とその粘液・分泌物を食物として摂取するのに対して、後者は、血液をおもな栄養源としている

(Halton and Jennings, 1965)。口に続く筋肉質の咽頭は食物を強く吸引する働きをし、口腔、咽頭と食道にはそれぞれ異なる機能をもつと考えられる分泌腺が開口しており、食物の消化を助けている (Halton *et al.*, 1974)。短い食道に続く腸管は通常分岐して左右1対の盲管となるが、まれに単純な棒状のもの、後方で合流し環状をなすものなどがある。単後吸盤類の腸上皮は色素を欠く連続した細胞より成るが、多後吸盤類では、色素を含んだ不連続な円柱上皮より成る。

腸上皮の微細構造に関しては、*Diclidophora merlangi*, *Calicotyle kroyeri*, *Polystomoides malayi*, *P. renschi*, *Protopolystoma xenopi* 等についての詳細な研究がみられる (Halton, 1975; Halton *et al.*, 1968; Halton and Morris, 1975; Halton and Stranock, 1976 a, b; Rohde, 1973; Tinsley, 1973)。単生類の腸上皮は二生類のそれにいくつかの点で類似している。上皮表面には薄板状細胞突起が多数でているが、比較的短く分岐はまれである。これらの細胞突起は二生類の多くの種でみられる葉状の突起と同様な形態をもつものと推測される。単生類の細胞突起は二生類におけるほど発達せず、突起表面での消化および吸収も二生類ほど盛んではないと考えられる (Halton and Jennings, 1965)。細胞突起の断面は一樣な厚さをもち、中心には連続する電子密度の高い帯状構造が認められるが、これは二生類の細胞突起断面にみられる“芯” (core fiber) に相当するものと思われる。一方、細胞内ではエンドサイトーシスによる栄養物の取り込みと細胞内消化が活発に行われる。コダラの鰓に寄生する *Diclidophora merlangi* は宿主の血液をおもな栄養としており、その腸壁はヘマチン顆粒を多く含む“ヘマチン細胞”とそれを取り囲むシンシチウム性結合組織より成る (Halton, 1975; Halton and Morris, 1975; Halton *et al.*, 1968, 1974) (図4)。これら2つの異なるタイプの細胞は互いにリング状の隔壁デスモゾームによって結合しており、宿主から取り入れられた血中ヘモグロビンはヘマチン細胞により吸収される。この吸収はエンドサイトーシス (パイノサイトーシス) によって行われ、被覆小胞 (coated vesicle) が関与している。被覆小胞内に取り込まれたヘモグロビンは Golgi 装置由来の消化酵素を含む小胞 (一次ライソゾーム) と融合し消化される。細胞内消化の結果、細胞内に蓄積した未消化のヘマチン顆粒は細胞自体の崩壊、すなわち全分泌 (holocrine secretion) や部分分泌 (apocrine secretion) によって腸管腔へ捨てられる。シンシチウム性結合組織にはヘマチン及び被覆小胞がみられず、この組織はヘマチン細胞を支持する役目を果たしていると考えられる (Halton, 1974, 1976)。

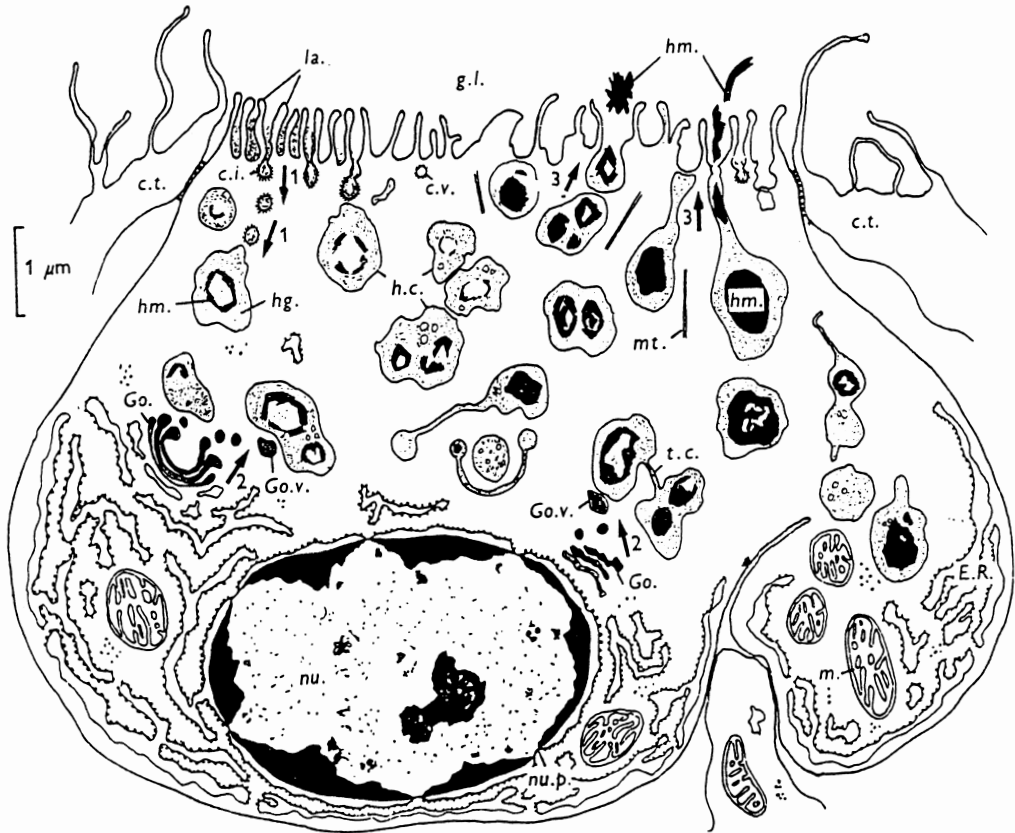


図4. *Diclidophora merlangi* のヘマチン細胞におけるヘモグロビンの細胞内消化過程を示す模式図。矢印は、1: 吸着されたヘモグロビンのエンドサイトーシス。2: Golgi 槽で形成された Golgi 小胞のヘマチンチャンネルへの移行。3: 細胞表面からのヘマチン残渣の排出。c. i.: 被覆陥入, c. t.: 結合組織性シンシチウム, c. v.: 被覆小胞, E. R.: 粗面小胞体, g. l.: 腸内腔, G. o.: Golgi 槽, Go. v.: Golgi 小胞, h. c.: ヘマチンチャンネル, hg.: ヘモグロビン, hm.: ヘマチン, la.: 細胞突起, m.: ミトコンドリア, mt.: 微小管, nu.: 核, nu. p.: 核模孔, t. c.: 管状連結 (Halton, 1975)

一方、エイヤガンギエイの総排泄腔または直腸に棲む *Calicotyle kroyeri* は宿主の粘液やはげ落ちた上皮を栄養としている (Halton and Stranock, 1976 a)。摂取された栄養物は食道腺から分泌されるタンパク分解酵素により一部が消化され、腸に送られた食物はエンドサイトーシスによって腸上皮細胞内に取り込まれる。この取り込みは管腔の腸上皮細胞膜の陥入、続いて起こる無数の小胞と管状の空胞の形成により進行する。細胞内には、消化酵素としてエステラーゼおよびアルカリホスファターゼが数種の吸虫で知られている (Halton and Jennings, 1965)。

## 2. 楯吸虫類

楯吸虫類 (Aspidocotylea) は、腹足類および二枚貝類の外套膜、囲心腔および腎腔に、魚類およびカメ類の消化管または魚類の胆道に寄生する。腸管は一本の簡単な棍棒状である。漏斗状の口は咽頭から短い食道へ続くが、その管腔表面は不規則に折れ込んだ外皮で被われている。腸上皮の微細構造に関しては、淡水産二枚貝のマルドブガイに寄生する *Aspidogaster conchicola* および *Multicotyle purvisi* の研究がみられる (Halton, 1972; Rohde, 1971)。*A. conchicola* では、腸上皮は背の高い一層の円柱状細胞より成る。上皮表面には薄板

状の長い細胞突起があり、吸収面積を拡大している。これらの突起はしばしば分岐し、あるものは上皮細胞膜と融合して細胞表面に環状のポケットを形成し、管腔内内容物を取り込む。上皮細胞では、二生類吸虫数種で知られているように、分泌と吸収を同一の細胞が行い、分泌期の細胞では、分泌顆粒の生成が著しく、吸収期の細胞では、脂肪滴およびミエリン状構造物を多く含み、細胞先端部に無数の空腔が形成される (Halton, 1972)。一方、*M. purvisi* では、細胞突起は発達し、互いに非常に複雑に融合して網目構造を形成する (Rohde, 1971)。

楯吸虫類の消化・吸収に関しては研究が少い。*A. conchicola* の腸上皮には酸ホスファターゼが存在するが、アルカリホスファターゼはみられない (Trimble *et al.*, 1971)。また、コリンエステラーゼとタイプ C エステラーゼあるいはカテプシンの存在が知られている (Trimble *et al.*, 1972)。

### 3. 二生類

#### 1) 幼虫の消化管

二生類 (Digenea) レジアの消化管は口から筋肉質の咽頭、そして短い食道に至る一本の棍棒状器官である。口吸盤、咽頭および食道は外皮と連続しており、食道は分泌腺によって囲まれている (Rees, 1966; Wilson, 1972)。腸上皮は薄く、各細胞は長い隔壁デスマゾームで隣接細胞と接着しており、細胞質には核、粗面小胞体、リボゾーム、Golgi 装置、グリコーゲン顆粒などが含まれる (Køie, 1971 a; Krupa *et al.*, 1967)。*Cryptocotyle lingua* および *Neophasis lageniformis* では、長さが 2.0–0.5 ミクロン、厚さが 0.02–0.05 ミクロンのリボン状細胞突起が上皮表面から多数出ており、後方に行くにつれて短くなり数も減少する (Køie, 1971 a; Krupa *et al.*, 1967)。これらの突起は分岐し、あるいは上皮細胞膜と融合して環状のポケットを形成するが、ポケット内に管腔の内容物が取り込まれているのがしばしば観察される (Køie, 1971 a; Krupa *et al.*, 1967)。ピノサイトーシスによる小胞が細胞内に認められるが、このことは細胞突起表面からの栄養吸収の他に、細胞内消化も行われることを示している。組織学的検索によれば、数種吸虫レジアの腸上皮に、酸・アルカリホスファターゼ、グリコシダーゼおよびロイシンアミノペプチダーゼなどの酵素が存在することが知られている (Cheng, 1964; Køie, 1971 a; Moore and Halton, 1975; Probert, 1966; Reader, 1971)。

セルカリアの消化管は、口吸盤、前咽頭、筋肉質の咽頭、食道と腸管から成る。腸上皮の微細構造については、*Schistosoma mansoni*、*Zoogonoides viviparus* および *Neophasis lageniformis* において研究がみられ

る (Ebrahimzadeh and Kraft, 1969; Køie, 1971 b, 1973)。口吸盤、前咽頭、咽頭と食道の上皮はレジアと同様シンシチウムの外皮より成る。セルカリアの腸上皮の構造はレジアのそれに良く似ている。各細胞は隔壁デスマゾームで接着しており、長さが 1–3 ミクロン、厚さが約 0.025 ミクロンの葉状細胞突起が細胞表面から多数出ており、これらは分岐し、しばしば上皮細胞膜と融合して環状のポケットを形成する。細胞質には、リボゾーム、ミトコンドリア、Golgi 装置と粗面小胞体が発達しており、成熟セルカリアでは多くの分泌顆粒がみられる。マイクロピノサイトーシスは認められていない (Køie, 1971 b)。*Neophasis lageniformis* では、管腔中に膜より成る渦巻状またはミエリン状構造物および菱形の結晶が観察される (Køie, 1973)。前者はおそらく細胞膜に由来するものと考えられるが、その正確な起源は不明である。また、細胞内には膜性の小胞が多数みられるが、これらは Golgi 装置に由来し、上皮の細胞膜と融合して内容物を排出する働きがあると考えられる。

消化に関係する酵素として、ロイシンアミノペプチダーゼおよびエステラーゼが *S. mansoni* セルカリアの腸上皮に認められている (Fripp, 1967; Stirewalt and Walters, 1964)。また、酸、アルカリホスファターゼが *Zoogonoides* から報告された (Køie, 1971 b)。さらに、*Fasciola hepatica* セルカリアの腸上皮にはエセリンで阻害されないエステラーゼが存在するが、アルカリホスファターゼは検出されていない (Moore and Halton, 1975)。

#### 2) 成虫の消化管

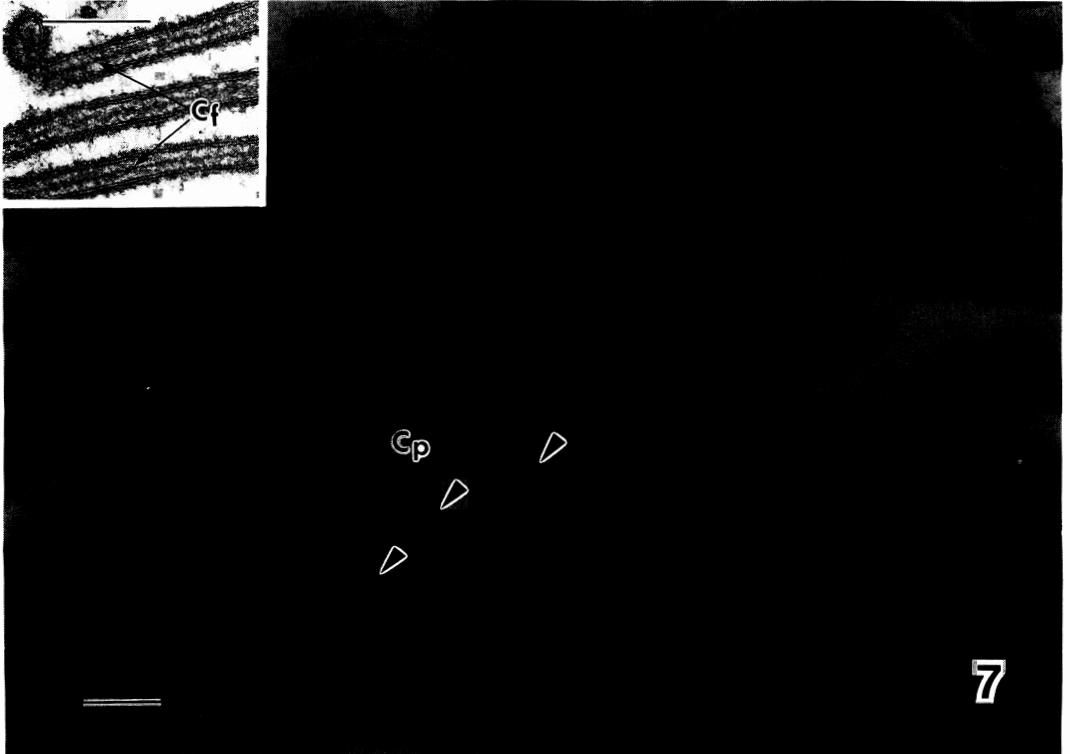
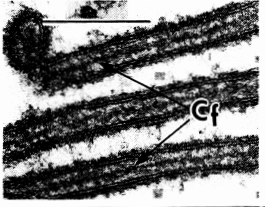
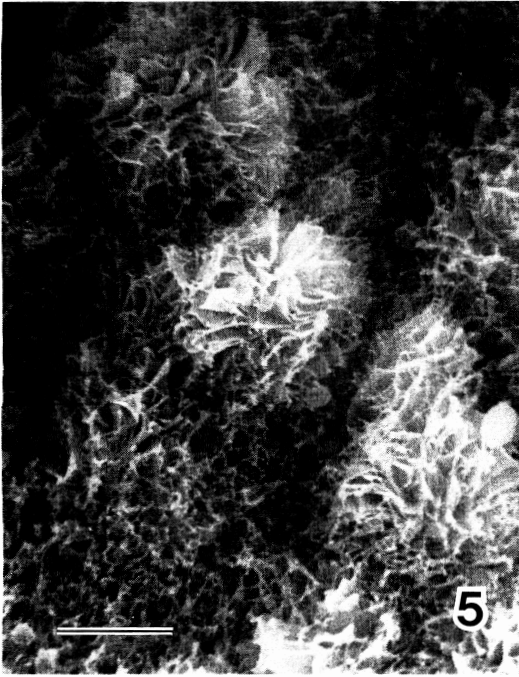
二生類吸虫腸上皮の形態および機能に関しては従来多くの研究があるが、それらは Erasmus (1977) によって総括された。二生類成虫の口吸盤、咽頭および食道は種によって形態的・機能的に変化に富んでいる (Bogitsh, 1975 a)。これらの器官はおもに食物の摂取・消化を司り、栄養の吸収は腸上皮が行うものと考えられる。この部位の微細構造およびその細胞化学については、*Schistosoma mansoni*、*Schistosomatium douthitti* および *Megalodiscus temperatus* などの研究がある (Bogitsh, 1972; Dike, 1971; Ernst, 1975; Morris and Threadgold, 1968; Shannon and Bogitsh, 1969; Spence and Silk, 1970)。*S. mansoni* では、口吸盤、咽頭および食道の管腔壁は、外皮の特徴を具えている。口吸盤表面は深く折れ込み無数のひだを形成するが、ひだの先端から管腔へ伸長する小さな細胞突起をもつのが特徴である。細胞質には外皮にみられるように、数層の膜より成る顆粒と電子密度の高い二種類の顆粒が分布する。咽頭から食道前部にかけて、外皮の折れ込みは一層複雑になり、突起は分岐または融合して無

数のチャンネルを形成する。上皮基部の細胞膜は、これらの折れ込みおよび細胞突起の中へ深く伸長し、しばしば広がって種々の形状を呈する小胞を包み込んでいる。突起の先端は幅広くなり、顆粒の代りにミトコンドリアと小胞を包含している。突起内にある無数の小胞は、外部に開口して網目状構造を形成する。食道後部では、外皮の折れ込みは規則正しく、微小管が突起の長軸に沿って走る。食道上皮を構成する細胞は有核で、Golgi装置、酸ホスファターゼ活性をもつ垂鈴状の小顆粒とやや大型で電子密度の高い棒状の顆粒、ポリゾーム、ミトコンドリア、粗面小胞体および無数の空胞を含んでいる。食道後端近くでは、外皮の折れ込みの先端部は微絨毛様になるか、または無数の小突起を形成するようになる。食道後端は隔壁デスモゾームで腸上皮と接着している。カエルの肺と腸にそれぞれ寄生する *Haplometra cylindracea* と *Opisthioglyphe ranae* では、口吸盤と咽頭周囲に西洋ナシ形の線細胞が存在するが、これらの線細胞は周囲を微小管によって裏うちされ、各々長い管で外皮に開口している (Halton and Dermott, 1967)。水牛の胃に寄生する *Orthocoelium scoliocoelium* と *Paramphistoma cervi* では、組織化学的研究により、食道腺に酸・アルカリホスファターゼ、プロテアーゼ、グリコシダーゼ等の酵素があり、食道腺が細胞外消化に働いていることが示唆された (Sharma and Hora, 1983)。また、*Schistosoma rodhaini* の食道腺にロイシンアミノペプチダーゼの存在が知られている (Fripp, 1967)。

二生類吸虫の腸上皮には2つのタイプがあり、1つは、*Schistosoma* や *Schistosomatium*, *Gorgoderina* および *Gorgoderina* におけるようにシンシチウムより成るもの (Davis and Bogitsh, 1971 b ; Dike, 1967 ; Morris, 1968 ; Shannon and Bogitsh, 1969 ; Sode-man *et al.*, 1972) で、他は、*Haematoloechus*, *Fasciola* や *Paragonimus* のように各細胞の境界がはっきりしているグループ (Davis *et al.*, 1968; Dike, 1967, 1969 ; Fujino and Ishii, 1978 ; Gresson and Threadgold, 1959 ; Threadgold, 1978) である。腸上皮表面には、上皮細胞が特殊に変化し発達して出来た微絨毛状あるいは葉状の突起が密生しており、これらは従来、その形状より、“微絨毛突起”、“細胞突起”、あるいは“ラメラ”または“薄板”などと呼ばれてきたもので、吸収面積を著しく拡大している。これらの腸上皮細胞突起、とくに葉状の突起は、線虫類あるいは脊椎動物の腸上皮微絨毛とは非常に異なった立体構造をもっている (Fujino and Ishii, 1978, 1979)。細胞突起は幼虫では短く、生長にともない伸長・分岐する (Bennett, 1975 ; Bennett and Threadgold, 1973 ; Fujino and Ishii,

1990)。Gorgoderidae の2属、*Gorgoderina* と *Gorgoderina* および Paramphistomidae の2属、*Megalodiscus* と *Diplodiscus* では、細胞突起は細長く微絨毛様で、線虫の微絨毛と同様、中心に微細線維をもっている (Davis and Bogitsh, 1971 b ; Dike, 1967 ; Halton, 1966 ; Hoole and Mitchell, 1983 ; Morris, 1973 ; Shannon and Bogitsh, 1969)。突起の長さは *Megalodiscus* では約20ミクロン、*Gorgoderina* では40ミクロンで、直径は共に0.8~0.15ミクロンである。*Paragonimus* 属吸虫の腸上皮は無数の葉状あるいはシート状突起に被われている。ところで、日本産 *Paragonimus* の突起は種により突起の形状に顕著な差がみられた (Fujino and Ishii, 1978)。*P. ohirai*, *P. iloktsuenensis* および *P. miyazakii* ではほぼ同様な形をしており、各突起は基部が広く先端の尖った三角形で、突起の縁は滑らかであったり、小さな切れ込みがあったりする。腸管の部位による突起の形状に差はなく、幼若虫体と成虫間でも著しい差は見られない。一方、*P. westermani* では、突起は幅の広いシート状で、相互に融合し、複雑な迷路を形成する。このように、同一属でありながら、種によって突起の形状に著しい違いがみられることは分類学上からも興味深い。*Fasciola hepatica* の突起は *P. ohirai* のグループに似ているが、多くの場合、突起の先端が二つあるいはそれ以上に分かれて、各々がリボン状あるいは紐状に伸長する (Fujino and Ishii, 1979 ; Fujino *et al.*, 1987 ; Threadgold, 1978) (図5, 7)。突起周縁からも指状の突起が不規則に伸び出している。各細胞突起の断面をみると、厚さ約60nmで、基部から先端までほぼ同一の薄板状である。中心には電子密度の高い芯 (core fiber) が一定の間隔で配列している (図6, 7 挿入図)。強拡大像で観ると、各芯間 (interfiber connection) および芯と突起の両細胞膜内側面を結ぶ構造 (lateral connection) が認められる (Fujino *et al.*, 1987 ; Threadgold, 1978) (図7 挿入図, 8)。ところで、突起内を平行に走る芯が微絨毛の微細線維と同様アクチンより成り、細胞突起自体が運動性を有するか否かは不明であるが、突起が消化のために食物を取り込んでいるようにみえる像が *P. ohirai* で得られている (Fujino *et al.*, 1987)。*Clonorchis sinensis* の突起は、*Eurytrema pancreaticum* と同様細長いリボン状で、先端がしばしば丸く膨らんでいる。また、*Schistosoma japonicum* の細胞突起の分布は粗で比較的短く、シート状で不規則な形を呈し、縁は滑らかであったり、切れ込みがあったりする (Fujino and Ishii, 1979)。

細胞内部では、基底細胞膜 (basal plasma membrane) が折れ込んで細胞内へ深く伸長している。これ





はいずれの種にも認められる構造で、細胞外消化により細胞内に取り入れた栄養物質を周囲の柔組織へ輸送する際に細胞相互の接触面積を拡大し、栄養物の受渡しを容易にしている。細胞質中には、粗面小胞体、リボゾーム、

ミトコンドリア、Golgi 装置、小胞等の細胞小器官と分泌顆粒、膜様構造物が含まれている。分泌顆粒は粗面小胞体-Golgi 装置で生成され、膜様構造物はライソゾームより形成されたものである。

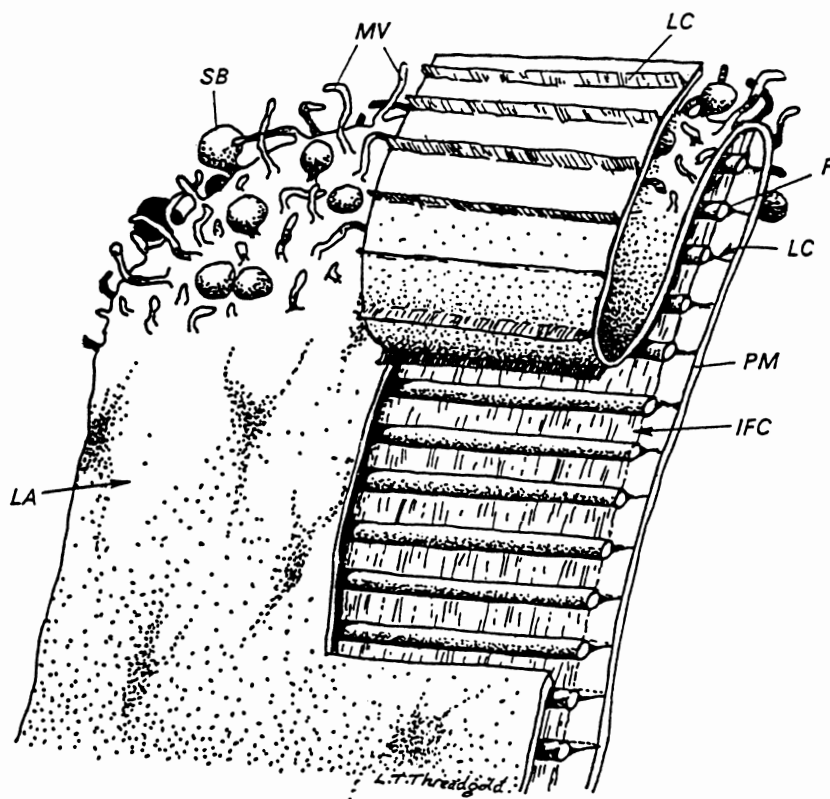


図8. *Fasciola hepatica*. 腸上皮細胞突起の想像模式図。F: 芯, 単一の微小管として表されているが, 実際はいくつかのより小さな微小管より成る。LA: ラメラ; LC: 突起細胞膜 (PM) との連結; IFC: 芯と芯との間の連結; MV: 糸状突起; SB: 球状体。(Threadgold, 1978)

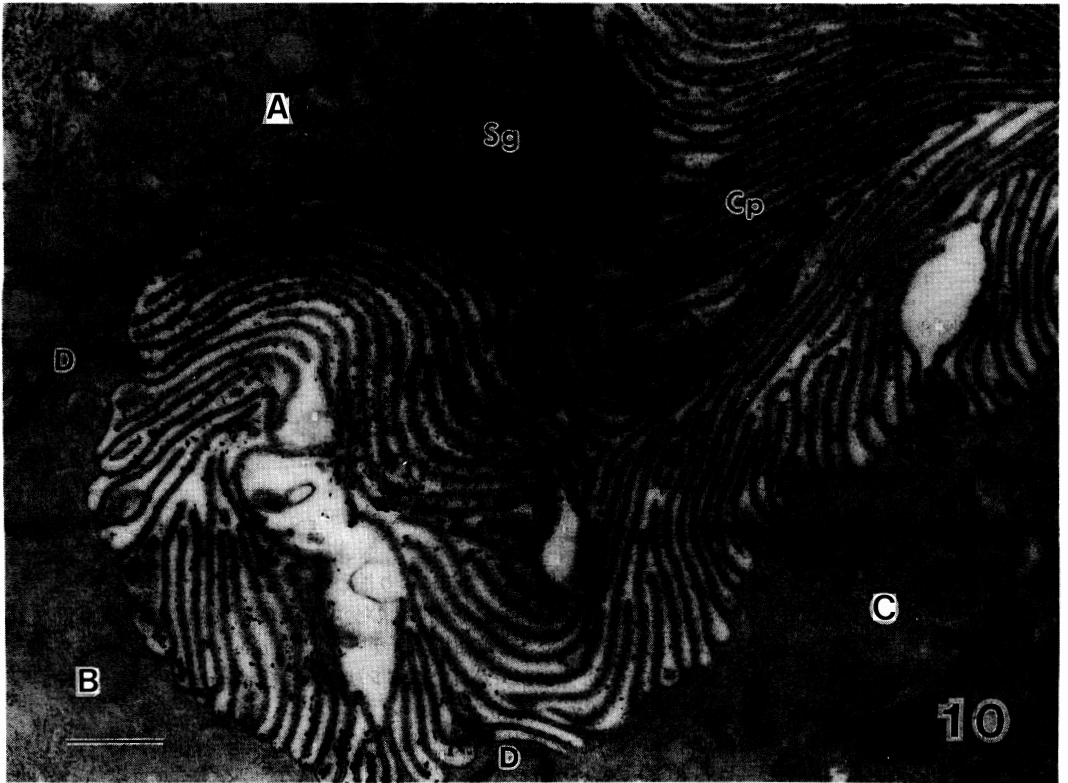
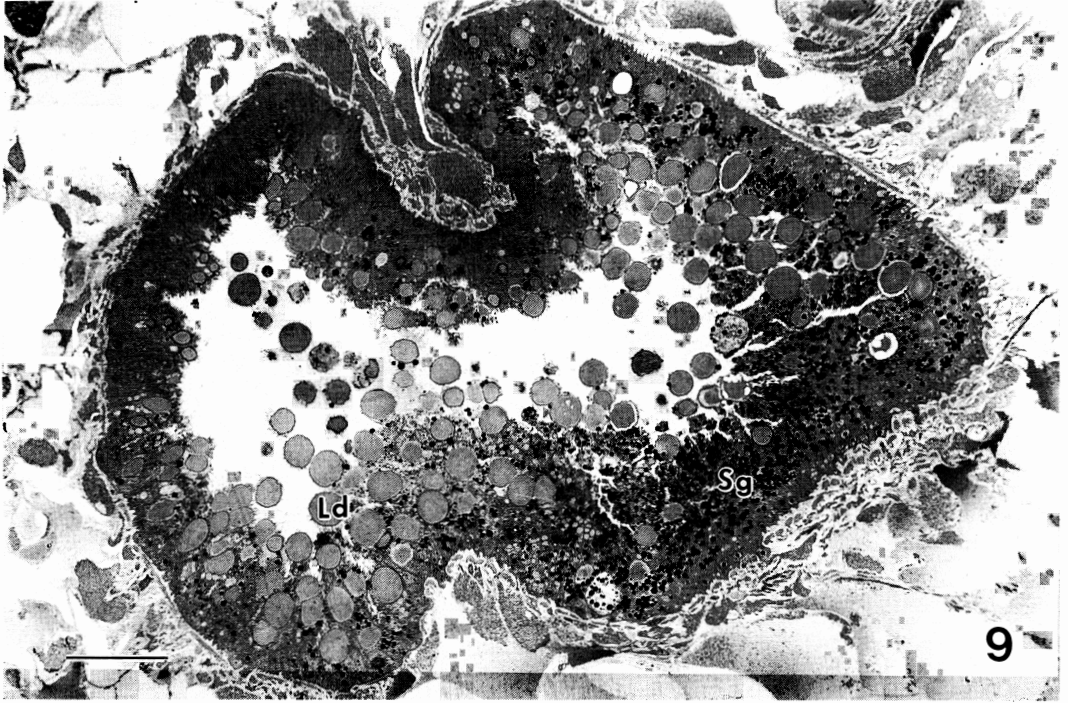
#### 図5-7. *Fasciola hepatica*

図5. 腸上皮表面のSEM像。細胞表面は密生する葉状の細胞突起により被われている。スケール=5.0 $\mu$

図6. 腸上皮上部。上皮表面より出る薄板状細胞突起 (Cp) の断面および分岐した細胞突起により取り囲まれた管腔内容物 (Ls) がみえる。D: デスモゾーム, Sg: 分泌顆粒。スケール=0.5 $\mu$ m

図7. 腸上皮細胞突起の拡大図。細胞突起 (Cp) の先端が分かれてリボン状または紐状に伸長する。突起周縁からも細い指状突起 (矢印) が不規則に出る。スケール=0.2ミクロン

挿入図: 細胞突起断面像。各突起は一樣に薄いラメラ状で, 単位膜構造を示す細胞膜の表面から糖衣のけば立ちがみえる。細胞突起の中心には芯 (Cf) が点の連続として認められる。スケール=0.2 $\mu$ m (Fujino and Ishii, 1979, Fujino *et al.*, 1987)



上皮細胞の境界がはっきりしている *Paragonimus* や *Fasciola* 属吸虫では、各細胞は分泌と吸収のサイクルを連続して行い、それに伴い細胞の形態が変化していくことが明らかにされた (Fujino and Ishii, 1988 a ; Robinson and Threadgold, 1975) (図9)。分泌期では、細胞は円柱状で背が高く、電子密度の高い分泌顆粒が細胞上部に多数みられる。この時期の細胞では、Golgi 装置がよく発達し、分泌顆粒の生成が盛んに行われる。*Paragonimus* では、電子密度の差により分泌顆粒を2つのタイプに区別することができる (Fujino and Ishii, 1988 a)。一方、吸収期では、細胞は背丈が低く、細胞先端部は広くて丸く、分泌顆粒は殆どみられないが、代りにライソゾームやミエリン等の膜様構造物を多く含んでいる。これらの構造物中には、粗面小胞体やミトコンドリアを取り込んでいるものもみられる。膜様構造物の多くはエンドサイトーシスにより細胞外から取り込まれたものと考えられる。Golgi 装置は発達せず、分泌顆粒の生成は不活発である。この時期の細胞に分子量約48万のフェリチン粒子を細胞内に取り込ませることにより、エンドサイトーシスの存在を実験的に証明することができる (Fujino and Ishii, 1988 a)。この他に、エンドサイトーシスの例が *P. ohirai* の腸上皮で知られている (Fujino and Ishii, 1988 b)。ところで、ギンボ類の胆嚢に寄生する *Fellodistomum fellis* の腸上皮は他の多くの吸虫とは異なり、杯状の細胞は先端が開口しており、宿主の血液を細胞の空所に取り込み、そこに分泌される消化酵素の働きで細胞外消化を行う (Halton, 1982)。細胞は周囲を細胞質の厚い壁によって被われており、細胞の空所を形成する壁からは多数の葉状の細胞突起が出ている。細胞の空所は脂肪滴、ヘマチン顆粒および未消化の栄養物によって満たされ、膨れているが、それらの内容物を細胞外に排出した後は空所は消失し、背の低い平らな細胞へと変形する。このように、吸収-排出に伴って細胞の形態が著しく変化することが観察された。

二生類吸虫の腸上皮には消化・吸収に関係すると考えられる酵素が存在する。酸ホスファターゼおよびエステラーゼは多くの種で知られている (Bogitsh and Shannon, 1971 ; Bogitsh *et al.*, 1968 ; Davis *et al.*, 1969 ; Dike, 1969 ; Ernst, 1975 ; Halton, 1967 a, b,

1968 ; Ma, 1964 ; Nimmo-Smith and Standen, 1963 ; Threadgold, 1968 ; Tieszen *et al.*, 1974)。組織化学的には、酸ホスファターゼ活性は細胞膜と小胞にみられるが、とくに細胞突起の細胞膜に存在し、栄養物の加水分解と膜輸送に関係すると考えられる。一方、アルカリホスファターゼは、*Megalodiscus temperatus* の微絨毛様細胞突起 (Bogitsh, 1972) の例外を除いて通常吸虫類の腸上皮にはみられない (Halton, 1967 c)。*Cotylophoron cotylophorum* の腸上皮刷子縁には ATP アーゼとグルコース-6-ホスファターゼの存在が知られている (Parshad and Guraya, 1978)。ロイシンアミノペプチダーゼは *Cyathocotyle bushiensis* より報告されている (Erasmus and Öhman, 1963)。その他の酵素としてチアミンプロホスファターゼが Golgi 装置に、ヌクレオシドジホスファターゼが Golgi 装置および基底細胞膜に、アリルサルファターゼが基底細胞膜と小胞に存在することが知られている (Bogitsh, 1972 ; Davis and Bogitsh, 1971 a)。*Paragonimus* の幼・成虫共にグルコサミンダーゼおよびガラクトシダーゼが腸上皮に認められた (Fujino *et al.*, 1983)。*Fasciola hepatica* および *Paragonimus* の幼・成虫では、酸ホスファターゼおよびマグネシウム依存性 ATPase は細胞によって分布と活性に差があり、分泌期の細胞では細胞質、とくに小胞体と関連して活性がみられるが、吸収期の細胞では反応が弱い (Fujino and Ishii, 1988 a, 1990 ; Fujino *et al.*, 1983) (図10)。これらの酵素の分布および活性の違いは各細胞の生理および代謝活性の違いを反映したもので、分泌・吸収サイクルに対応しているものと考えられる。*P. westermani* メタセルカリアの腸上皮にチオールプロテアーゼが認められた (Hamajima *et al.*, 1985) が、この酵素はヘモグロビンを水解すると共に、虫体が肺組織中を移動する際にコラーゲンの分解にも関係していると考えられる。*F. hepatica* では、腸上皮から消化酵素が管腔へ分泌されて、タンパクの消化に関わるものと考えられている (Dawes, 1962 ; Gresson and Threadgold, 1959 ; Halton, 1967 c ; Thorsell and Björkman, 1965)。最近、それらの酵素の1つがシスティンプロテアーゼであり、分泌顆粒および管腔に分布することが細胞化学的に確かめられた (Yamasaki *et al.*,

図9. *Paragonimus ohirai*. 体中央部における腸管の横断面、トルイジンブルー染色。腸上皮は、分泌顆粒 (Sg) を多く含む背の高い円柱状細胞および分泌顆粒の少ない背の低いピラミッド状細胞より成る。Ld : 脂肪滴。スケール=50  $\mu$ m (Fujino and Ishii, 1988)

図10. *Fasciola hepatica*. 腸上皮の ATPase 活性部位を示す。デスモゾーム (D) で境される A, B, C 3つの細胞が見える。各細胞により酵素活性の強さが異なる。分泌顆粒 (Sg) を多く含む A の細胞では、細胞質および各突起 (Cp) の外側に顆粒状の反応生成物が顕著である。一方、分泌顆粒の少ない B, C の細胞では酵素反応が弱い。無染色。スケール=1.0  $\mu$ m (Fujino *et al.*, 1983)

1989, 1992)。さらに、*Schistosoma mansoni* および *S. japonicum* でも同様にヘモグロビン分解酵素の存在が証明された (Bogitsh and Dresden, 1983; Bogitsh and Kirschner, 1986, 1987; Chappell and Dresden, 1986)。また、酸ホスファターゼを含む他の加水分解酵素とライソゾームとの関係が考えられ、虫体をストレス状態に置いた場合、ファゴゾームの増加と関連してこれらの酵素活性の上昇がみられた (Bogitsh, 1973, 1975 b; Fujino and Ishii, 1988 c; Moore and Halton, 1976)。上述の消化酵素によって消化された糖やアミノ酸はおもに腸上皮の細胞突起表面から吸収されて細胞内へ送られ、各々グリコーゲンおよびタンパク質に合成されることが、オートラジオグラフィを用いて数種の吸虫で明らかにされた (Ash and Read, 1975; Chappell, 1974; Nollen, 1968; Nollen *et al.*, 1973, 1974; Pappas, 1971; Pappas and Read, 1975)。*Philophthalmus megalurus* では、グルコースは外皮から、チロシンとロイシンはおもに腸上皮から、そしてチミジンは両方で吸収された (Nollen, 1968)。一方、*Haematoloechus medioplexus* では、アルギニンは腸からのみ吸収された (Pappas, 1971)。また、*Gorgoderina attenuata* の場合は、チロシン、チミジンとアデノシンは腸上皮と外皮から等しく吸収されることが示された (Nollen *et al.*, 1973)。

二生類吸虫の腸上皮は幼虫から成虫へ成長するにつれて形態が変化していくが、それと同時に、上皮細胞の生理活性および存在する酵素の活性の強さにも変化が生じた。*Paragonimus ohirai* では、脱嚢メタセルカリアの腸上皮は非常に薄い一層の細胞より成り、平らな大型の核をもち、細胞表面には短い突起がまばらに分布する (Fujino and Ishii, 1990)。細胞質は遊離のリボゾームと層状の粗面小胞体が顕著で、小形で丸く未発達のリステをもつミトコンドリアが散在している。虫の成長に伴い細胞は厚さを増すが、細胞突起も数が増え、伸長する。粗面小胞体が発達し、タンパク合成が活発に行われるようになるにつれてその槽は膨大する。ネズミ感染5日目頃には、分泌顆粒の形成が始まり、15日目には、すでに成虫の上皮とほぼ同様な細胞の形態と生理機能をもつようになると考えられる。*Fasciola hepatica* においては、虫の成長に伴い腸上皮に存在する酵素に変化が生じた (Moore and Halton, 1976; Thorpe, 1968)。また、*Schistosoma mansoni* では、マウス体内および培養条件下で成長に伴う腸上皮の形態変化がみられた (Bogitsh and Carter, 1977; Bruce *et al.*, 1971)。

腸上皮からの分泌物質のうち、糖タンパクを主成分とし、宿主の免疫反応を惹起する抗原物質が知られている。Berggren and Weller (1967) は *Schistosoma man-*

*soni* 感染マウスおよびハムスターの血液中の抗原物質を循環抗原として報告した。その後、この物質は腸管に由来するもので、分子量が10万以上のプロテオグリカンであることが確かめられた (Nash, 1974; Nash *et al.*, 1974, 1977; Von Lichtenberg *et al.*, 1974)。最近の免疫電顕的手法により、*Schistosoma* 属に共通の循環抗原は腸上皮細胞突起間あるいは腸管腔に存在する電子密度のやや高い“amorphous material”に局在することが分かった (De Water *et al.*, 1986 a, b; Fujino *et al.*, 1985)。さらに、この物質は粗面小胞体-Golgi 装置で形成され、その後管腔へ分泌されることが確かめられた (Fujino *et al.*, 1988)。また、*Paragonimus westermani* でも、幼・成虫共に分子量が12,500-35,000の抗原物質が腸上皮に認められている (Sugiyama *et al.*, 1987, 1988)。レクチンを用いた実験により、*Paragonimus* 腸上皮の分泌顆粒はアセチルグルコサミンおよびガラクトースをおもな糖として含むことが知られた (Fujino *et al.*, 1990)。

以上、寄生蠕虫類の消化器官について最近の研究を含めて機能形態学的立場から述べた。線虫類の腸上皮では、細胞間に形態的・機能的分化は生じていないが、腸上皮微絨毛の形態や糖の終末消化を行う二糖分解酵素の存在など、脊椎動物の腸管上皮に類似している。一方、吸虫類では、微絨毛の代りに種により形状の異なる特殊な葉状の細胞突起が栄養の吸収を行う点や、各細胞が分泌・吸収のサイクルをもつ点など、線虫類や脊椎動物の腸管上皮と著しく異なっており、寄生生活という特殊な環境への適応を考える上で興味深い問題を提起してくれる。

## References

### Nematodes

- 1) Andreassen, J. (1968): Fine structure of the intestine of the nematodes, *Ancylostoma caninum* and *Phocanema decipiens*. *Z. Parasitenkd.*, 30, 318-336.
- 2) Beckett, E. B. and Boothroyd, B. (1970): Mode of nutrition of the larvae of the filarial nematode *Brugia pahangi*. *Parasitology*, 60, 21-26.
- 3) Bird, A. F. (1971): The structure of nematodes. Academic Press, pp. 1-318.
- 4) Borgers, M., Van den Bossche and Schaper, J. (1970): The ultrastructural localization of nonspecific phosphatases in the intestinal epithelium of *Ascaris suum*. *J. Histochem. Cytochem.*, 18, 519-521.
- 5) Borgers, M. and De Nollin, S. (1974): The secretory activity of *Ascaris suum* intestine. *J. Parasitol.*, 60, 953-962.
- 6) Chitwood, B. G. and Chitwood, M. B. (1950): An introduction to Nematology. Revised ed. University

- Park Press, Baltimore, U. S. A. i-vii, 334 pp.
- 7) Colam, J. B. (1971a): Studies on gut ultrastructure and digestive physiology in *Rhabdias bufonis* and *R. sphaerocephala* (Nematoda: Rhabditiida). *Parasitology*, 62, 247-258.
  - 8) Colam, J. B. (1971b): Studies on gut ultrastructure and digestive physiology in *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Ascaridida). *Parasitology*, 62, 259-272.
  - 9) Colam, J. B. (1971c): Studies on gut ultrastructure and digestive physiology in *Cyathostoma lari* (Nematoda: Strongylida). *Parasitology*, 62, 273-283.
  - 10) Davidson, L. A. (1983): A freeze fracture and thin section study of intestinal cell membranes and intercellular junctions of a nematode, *Ascaris*. *Tissue & Cell*, 15, 27-37.
  - 11) Fujino, T. and Ishii, Y. (1986): Comparative histochemical studies of glycosidase activity in some helminths. *J. Helminthol.*, 60, 1-13.
  - 12) Fujino, T. and Ishii, Y. (1988): *Toxocara canis*: scanning and transmission electron microscopy of the apical intestinal epithelium with special reference to the brush border. *Jpn. J. Parasitol.*, 37, 44-50.
  - 13) Gentner, H. and Castro, G. A. (1974): Origin of intestinal disaccharidases of *Ascaris suum*. *Exp. Parasitol.*, 35, 125-131.
  - 14) Gentner, H., Savage, W. R. and Castro, G. A. (1972): Disaccharidase activity in isolated brush border from the gut of *Ascaris suum*. *J. Parasitol.*, 58, 247-251.
  - 15) Jamuar, M. P. (1966): Cytochemical and electron microscope studies on the pharynx and intestinal epithelium of *Nippostrongylus brasiliensis*. *J. Parasitol.*, 52, 1116-1128.
  - 16) Jenkins, T. and Erasmus, D. A. (1969): The ultrastructure of the intestinal epithelium of *Metastrongylus* sp. (Nematoda: Strongyloidea). *Parasitology*, 59, 335-342.
  - 17) Kessel, R. G., Prestage, J. J., Sekhon, S. S., Smalley, R. L. and Beams, H. W. (1961): Cytological studies on the intestinal epithelial cells of *Ascaris lumbricoides suum*. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 80, 103-118.
  - 18) Laurence, B. R. and Simpson, M. G. (1974): The ultrastructure of the microfilaria of *Brugia*, Nematoda: Filarioidea. *Internat. J. Parasitol.*, 4, 523-536.
  - 19) Lee, D. L. (1962a): The distribution of esterase enzymes in *Ascaris lumbricoides*. *Parasitology*, 52, 241-260.
  - 20) Lee, D. L. (1962b): The histochemical localization of leucine amino-peptidase in *Ascaris lumbricoides*. *Parasitology*, 52, 533-538.
  - 21) Lee, D. L. (1968): The ultrastructure of the alimentary tract of the skin-penetrating larva of *Nippostrongylus brasiliensis* (Nematoda). *J. Zool.*, 154, 9-18.
  - 22) Lee, C.-C. and Miller, J. H. (1969): Fine structure of the intestinal epithelium of *Dirofilaria immitis* and changes occurring after vermifugal treatment with caparsolate sodium. *J. Parasitol.*, 55, 1035-1045.
  - 23) Miller, J. H. (1967): Fine structure of the striated border of the intestinal cells of *Ancylostoma caninum*. *J. Parasitol.*, 53, 94-99.
  - 24) Munn, E. A. (1977): A helical, polymeric extracellular protein associated with the luminal surface of *Haemonchus contortus* intestinal cells. *Tissue & Cell*, 9, 23-34.
  - 25) Poinar, G. O. Jr. and Leutenegger, R. (1968): Anatomy of the infective and normal third-stage juveniles of *Neoaplectana carpocapsae* Weiser (Steinernematidae: Nematoda). *J. Parasitol.*, 54, 340-350.
  - 26) Reger, J. F. (1966): The fine structure of fibrillar components and plasma membrane contacts in esophageal myoepithelium of *Ascaris lumbricoides* (var. *suum*). *J. Ultrastr. Res.*, 14, 602-617.
  - 27) Sheffield, H. G. (1964): Electron microscope studies on the intestinal epithelium of *Ascaris suum* L. *Parasitology*, 50, 365-379.
  - 28) Singh, M., Kanagasuntheram, R., Ho, B.-C., Yap, E.-H. and Chan, H.-L. (1975): Some aspects of the fine structure of the alimentary tract of the infective larva of *Brelinia sergenti* (Nematoda: Filarioidea). *Internat. J. Parasitol.*, 5, 171-176.
  - 29) Smith, K. and Harness, E. (1972): The ultrastructure of the adult stage of *Trichostrongylus colubriformis* and *Haemonchus placei*. *Parasitology*, 64, 173-179.
  - 30) Takahashi, Y., Uno, T., Furuki, J., Yamada, S. and Araki, T. (1988): The morphology of *Trichinella spiralis*: ultrastructural study of the mid- and hindgut of the muscle larvae. *Parasitol. Res.*, 75, 19-27.
  - 31) Trimble, J. J. III and Thompson, S. A. (1975): Carbohydrate cytochemistry of the intestinal epithelium of *Ascaris suum*. Nature of the microvilli glycocalyx and basal lamella. *Z. Parasitenkd.*, 47, 131-144.
  - 32) Trimble, J. J. III and Thompson, S. A. (1980): Ultrastructural observations on the cell surface of the intestinal epithelium of the nematode, *Ascaris suum*. Nature of the electronegative charge. *Cell Tissue Res.*, 205, 55-65.
  - 33) Van den Bossche, H. and Borgers, M. (1973): Subcellular distribution of digestive enzymes in *Ascaris suum* intestine. *Internat. J. Parasitol.*, 3, 59-65.
  - 34) Vincent, A., Frommes, S. P. and Ash, L. R. (1979): Ultrastructure of the rectum of infective-stage *Wuchereria bancrofti* (Nematoda: Filarioidea). *J. Parasitol.*, 65, 246-252.
  - 35) Vincent, A. L., Frommes, S. P., Portaro, J. K. and Ash, I. R. (1978): Ultrastructure of the anterior alimentary tract of infective-stage *Wuchereria bancrofti* (Nematoda: Filarioidea). *J. Parasitol.*, 64, 775-785.
  - 36) Weber, P. (1985): Electron microscope study on the developmental stages of *Wuchereria bancrofti* in the intermediate host: structure of the digestive tract. *Trop. Med. Parasitol.*, 36, 109-116.
  - 37) Wisse, E. and Daems, W. Th. (1968): Electron microscopic observations on second-stage larvae of the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis*. *J. Ultrastr. Res.*, 24, 210-231.
  - 38) Wright, K. A. (1963): The cytology of the intestine of the parasitic nematode *Capillaria hepatica* (Bancroft,

- 1893). J. Ultrastr. Res., 9, 143–155.
- 39) Yuen, P. H. (1968a): Electron microscopical studies on *Ditylenchus dipsaci* II. Oesophagus. Nematologica, 14, 385–394.
- 40) Yuen, P. H. (1968b): Electron microscopical studies on the anterior end of *Panagrellus silusiae* (Rhabditidae). Nematologica, 14, 554–564.

#### Monogenean trematodes

- 41) Halton, D. W. (1974): Hemoglobin absorption in the gut of a monogenetic trematode, *Diclidophora merlangi*. J. Parasitol., 60, 59–66.
- 42) Halton, D. W. (1975): Intracellular digestion and cellular defecation in a monogenean, *Diclidophora merlangi*. Parasitology, 70, 331–340.
- 43) Halton, D. W. (1976): *Diclidophora merlangi*: sloughing and renewal of hematin cells. Exp. Parasitol., 40, 41–47.
- 44) Halton, D. W., Dermott, E. and Morris, G. P. (1968): Electron microscope studies of *Diclidophora merlangi* (Monogenea: Polyopisthocotylea). I. Ultrastructure of the cecal epithelium. J. Parasitol., 54, 909–916.
- 45) Halton, D. W. and Jennings, J. B. (1965): Observations on the nutrition of monogenetic trematodes. Biol. Bull., 129, 257–272.
- 46) Halton, D. W. and Morris, G. P. (1975): Ultrastructure of the anterior alimentary tract of a monogenean, *Diclidophora merlangi*. Internat. J. Parasitol., 5, 407–419.
- 47) Halton, D. W., Morris, G. P. and Hardcastle, A. (1974): Gland cells associated with the alimentary tract of a monogenean, *Diclidophora merlangi*. Internat. J. Parasitol., 4, 589–599.
- 48) Halton, D. W. and Stranock, S. D. (1976a): The fine structure and histochemistry of the caecal epithelium of *Calicotyle kroyeri* (Monogenea: Monopisthocotylea). Internat. J. Parasitol., 6, 253–263.
- 49) Halton, D. W. and Stranock, S. D. (1976b): Ultrastructure of the foregut and associated glands of *Calicotyle kroyeri* (Monogenea: Monopisthocotylea). Internat. J. Parasitol., 6, 517–526.
- 50) Rohde, K. (1973): Ultrastructure of the caecum of *Polystomoides malayi* Rohde and *P. renschi* Rohde (Monogenea: Polystomatidae). Internat. J. Parasitol., 3, 461–466.
- 51) Tinsley, R. C. (1973): Ultrastructural studies on the form and function of the gastrodermis of *Protopolystoma xenopi* (Monogenoidea: Polyopisthocotylea). Biol. Bull., 144, 541–555.

#### Aspidocotylea

- 52) Halton, D. W. (1972): Ultrastructure of the alimentary tract of *Aspidogaster conchicola* (Trematoda: Aspidogastrea). J. Parasitol., 58, 455–467.
- 53) Rohde, K. (1971): Untersuchungen an *Multicotyle purvisi*

Dawes, 1941 (Trematoda: Aspidogastrea). VII. Ultrastruktur des Caecums der freien Larvae und der geschlechtsreifen Form. Zool. Jahrb. Anat., 88, 406–420.

- 54) Trimble, J. J. III, Bailey, H. H. and Nelson, E. N. (1971): *Aspidogaster conchicola* (Trematoda: Aspidobothrea): histochemical localization of acid and alkaline phosphatases. Exp. Parasitol., 29, 457–462.
- 55) Trimble, J. J. III, Bailey, H. H. and Sheppard, A. (1972): *Aspidogaster conchicola*: histochemical localization of carboxylic ester hydrolases. Exp. Parasitol., 32, 181–190.

#### Digenean trematodes

- 56) Ash, H. L. and Read, C. P. (1975): Transtegumental absorption of amino acids by adult male *Schistosoma mansoni*. J. Parasitol., 61, 378–379.
- 57) Bennett, C. E. and Threadgold, L. T. (1973): Electron microscope studies of *Fasciola hepatica*. XIII. Fine structure of newly excysted juvenile. Exp. Parasitol., 34, 85–99.
- 58) Bennett, C. E. (1975): *Fasciola hepatica*: development of caecal epithelium during migration in the mouse. Exp. Parasitol., 37, 426–441.
- 59) Berggren, W. L. and Weller, T. H. (1967): Immunoelectrophoretic demonstration of specific circulating antigen in animals infected with *Schistosoma mansoni*. Am. J. Trop. Med. Hyg., 16, 606–612.
- 60) Bogitsh, B. J. (1972): Cytochemical and biochemical observations on the digestive tract of digenetic trematodes. IX. *Megalodiscus temperatus*. Exp. Parasitol., 32, 244–260.
- 61) Bogitsh, B. J. (1973): Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. X. Starvation effects on *Megalodiscus temperatus*. J. Parasitol., 59, 94–100.
- 62) Bogitsh, B. J. (1975a): Cytochemical observations on the gastrodermis of digenetic trematodes. Trans. Amer. Micros. Soc., 94, 524–528.
- 63) Bogitsh, B. J. (1975b): Cytochemistry of gastrodermal autophagy following starvation in *Schistosoma mansoni*. J. Parasitol., 61, 237–248.
- 64) Bogitsh, B. J. and Carter, O. S. (1977): Developmental studies on the digestive tract of schistosomules (*Schistosoma mansoni*) grown *in vitro*. I. Ultrastructure. Trans. Amer. Micros. Soc., 96, 219–227.
- 65) Bogitsh, B. J., Davis, D. A. and Nunnally, D. A. (1968): Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. II. Ultrastructural localization of acid phosphatase in *Haematoloechus medioplexus*. Exp. Parasitol., 23, 303–308.
- 66) Bogitsh, B. J. and Dresden, M. H. (1983): Fluorescent histochemistry of acid protease in adult *Schistosoma mansoni* and *Schistosoma japonicum*. J. Parasitol., 69, 106–110.
- 67) Bogitsh, B. J. and Kirschner, K. F. (1986): *Schistosoma*

- japonicum*: ultrastructural localization of a hemoglobinase using mercury labeled pepstatin. Exp. Parasitol., 62, 211–215.
- 68) Bogitsh, B. J. and Kirschner, K. F. (1987): *Schistosoma japonicum*: immunocytochemistry of adults using heterologous antiserum to bovine cathepsin. Exp. Parasitol., 64, 213–218.
- 69) Bogitsh, B. J. and Shannon, W. A. Jr. (1971): Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of degenerate trematodes. VIII. Acid phosphatase activity in *Schistosoma mansoni* and *Schistosomatium douthitti*. Exp. Parasitol., 29, 337–347.
- 70) Bruce, J. I., Pezzlo, F., Yajima, Y. and McCarty, J. E. (1971): An electron microscopic study of *Schistosoma mansoni* migration through mouse tissue: ultrastructure of the gut during the hepatoportal phase of migration. Exp. Parasitol., 30, 165–173.
- 71) Chappell, L. H. (1974): Methionine uptake by larval and adult *Schistosoma mansoni*. Internat. J. Parasitol., 4, 361–369.
- 72) Chappell, C. L. and Dresden, M. H. (1986): *Schistosoma mansoni*: proteinase activity of “Hemoglobinase” from the digestive tract of adult worms. Exp. Parasitol., 61, 160–167.
- 73) Cheng, T. C. (1964): Studies on phosphatase systems in hepatopancreatic cells of the molluscan host of *Echinoparyphium* sp. and in the rediae and cercariae of this trematode. Parasitology, 54, 73–79.
- 74) Davis, D. A. and Bogitsh, B. J. (1971a): Arylsulfatase activity in *Gorgoderina attenuata* and *Haematoloechus medioplexus*: cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. Exp. Parasitol., 29, 302–308.
- 75) Davis, D. A. and Bogitsh, B. J. (1971b): *Gorgoderina attenuata*: cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. Exp. Parasitol., 29, 320–329.
- 76) Davis, D. A., Bogitsh, B. J. and Nunnally, D. A. (1968): Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. I. Ultrastructure of *Haematoloechus medioplexus* gut. Exp. Parasitol., 22, 96–106.
- 77) Davis, D. A., Bogitsh, B. J. and Nunnally, D. A. (1969): Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. Exp. Parasitol., 24, 121–129.
- 78) Dawes, B. (1962): A histological study of the caecal epithelium of *Fasciola hepatica* L. Parasitology, 52, 483–493.
- 79) Dike, S. C. (1967): Ultrastructure of the ceca of the digenetic trematodes *Gorgoderina amplicava* and *Haematoloechus medioplexus*. J. Parasitol., 53, 1173–1185.
- 80) Dike, S. C. (1969): Acid phosphatase activity and ferritin incorporation in the ceca of digenetic trematodes. J. Parasitol., 55, 111–123.
- 81) Dike, S. C. (1971): Ultrastructure of the esophageal region in *Schistosoma mansoni*. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 20, 552–568.
- 82) De Water, R., Fransen, J. A. M. and Deelder, A. M. (1986a): Ultrastructural localization of the circulating anodic antigen in the digestive tract of *Schistosoma mansoni* using monoclonal antibodies in an immunogold labeling procedure. Am. J. Trop. Med. Hyg., 35, 549–558.
- 83) De Water, R., Fransen, J. A. M. and Deelder, A. M. (1986b): Ultrastructural localization of the circulating cathodic antigen in the digestive tract of various life-cycle stages of *Schistosoma mansoni*. Z. Parasitenkd., 72, 635–646.
- 84) Ebrahimzadeh, A. and Kraft, M. (1969): Ultrastrukturelle Untersuchungen zur Anatomie der Cercarien von *Schistosoma mansoni*. I. Der Verdauungskanal. Z. Parasitenkd., 32, 157–175.
- 85) Erasmus, D. A. (1977): The host-parasite interface of trematodes. Advances in Parasitology, 15, 201–242.
- 86) Erasmus, D. A. and Öhman, C. (1963): The structure and function of the adhesive organ in strigeoid trematodes. Ann. N. Y. Acad. Sci., 113, 7–35.
- 87) Ernst, S. C. (1975): Biochemical and cytochemical studies of digestive-absorptive functions of esophagus, cecum, and tegument in *Schistosoma mansoni*: acid phosphatase and tracer studies. J. Parasitol., 61, 633–647.
- 88) Fripp, P. J. (1967): Histochemical localisation of esterase activity in schistosomes. Exp. Parasitol., 21, 380–390.
- 89) Fujino, T., Higo, H. and Ishii, Y. (1983): Histochemical studies of glycosidase activity in juveniles and adults of the lung fluke *Paragonimus*. Parasitology, 86, 119–126.
- 90) Fujino, T., Hirata, M., Ishii, Y. and Tsutsumi, H. (1985): Immunocytochemical localization of gut-associated circulating anodic antigen in *Schistosoma japonicum*. Z. Parasitenkd., 71, 739–745.
- 91) Fujino, T., Hirata, M., Ishii, Y. and Tsutsumi, H. (1988): Schistosome gastrodermis: *In vitro* effects of secretory process-disrupting compounds on the ultrastructural localization of circulating anodic antigen. Jpn. J. Parasitol., 37, 96–103.
- 92) Fujino, T. and Ishii, Y. (1978): Comparative ultrastructural topography of the gut epithelia of the lung fluke *Paragonimus* (Trematoda: Troglotrematidae). Internat. J. Parasitol., 8, 139–148.
- 93) Fujino, T. and Ishii, Y. (1979): Comparative ultrastructural topography of the gut epithelia of some trematodes. Internat. J. Parasitol., 9, 435–448.
- 94) Fujino, T. and Ishii, Y. (1988a): Secretion, absorption and lipid excretion in the gastrodermis of the lung flukes, *Paragonimus ohirai* and *P. westermani*: ultrastructural observations. Jpn. J. Parasitol., 37, 227–238.
- 95) Fujino, T. and Ishii, Y. (1988b): Phagocytosis and autophagy in the apical gastrodermis of the lung fluke, *Paragonimus ohirai*. Jpn. J. Parasitol., 37, 353–357.

- 96) Fujino, T. and Ishii, Y. (1988c): Cytochemical studies on the effects of starvation in the gastrodermis of the lung fluke, *Paragonimus ohirai*. Jpn. J. Parasitol., 37, 147–155.
- 97) Fujino, T. and Ishii, Y. (1990): *Paragonimus ohirai* juveniles: ultrastructural, cytochemical and autoradiographic studies on the development of the gastrodermal epithelium. Jpn. J. Parasitol., 39, 186–197.
- 98) Fujino, T., Ishii, Y. and Hirata, M. (1990): Lectin receptors in the gut epithelium of *Schistosoma japonicum* and *Paragonimus ohirai*. Jpn. J. Parasitol., 39, 455–461.
- 99) Fujino, T., Threadgold, L. T. and Ishii, Y. (1983): Phosphatases ultracytochemically observed in juveniles and adults of *Fasciola hepatica*. Jpn. J. Parasitol., 32, 1–12.
- 100) Fujino, T., Uni, W., Ishii, Y. and Takada, S. (1987): Further studies on the fine structure of the gastrodermal lamellar projections in *Fasciola hepatica* and *Paragonimus ohirai*. Jpn. J. Parasitol., 36, 276–283.
- 101) Gresson, R. A. R. and Threadgold, L. T. (1959): A light and electron microscope study of the epithelial cells of the gut of *Fasciola hepatica*. J. Biophysic. Biochem. Cytol., 6, 157–162.
- 102) Halton, D. W. (1966): Occurrence of microvilli-like structures in the gut of digenetic trematodes. *Experientia*, 22, 828–829.
- 103) Halton, D. W. (1967a): Studies on phosphatase activity in Trematoda. J. Parasitol., 53, 46–54.
- 104) Halton, D. W. (1967b): Histochemical studies of carboxylic esterase activity in *Fasciola hepatica*. J. Parasitol., 53, 1210–1216.
- 105) Halton, D. W. (1967c): Observations on the nutrition of digenetic trematodes. *Parasitology*, 57, 639–660.
- 106) Halton, D. W. (1968): Light and electron microscope studies on carboxylic esterase activity in the trematode *Haplometra cylindracea*. J. Parasitol., 54, 1124–1130.
- 107) Halton, D. W. (1982): An unusual organization to the gut of a digenetic trematode, *Fellodistomum fellis*. *Parasitology*, 85, 53–60.
- 108) Halton, D. W. and Dermott, E. (1967): Electron microscopy of certain gland cells in two digenetic trematodes. J. Parasitol., 53, 1186–1191.
- 109) Hamajima, F., Yamakami, K. and Fujino, T. (1985): Localization of a thiol protease in metacercarial lung fluke. Jpn. J. Parasitol., 34, 507–508.
- 110) Hoole, D. and Mitchell, J. B. (1983): Development of the alimentary tract of *Gorgoderina vitelliloba* during migration in *Rana temporaria*. *Internat. J. Parasitol.*, 13, 455–462.
- 111) Kjøie, M. (1971a): On the histochemistry and ultrastructure of the redia of *Neophasis lageniformis* (Lebour, 1910) (Trematoda, Acanthocolpidae). *Ophelia*, 9, 113–143.
- 112) Kjøie, M. (1971b): On the histochemistry and ultrastructure of the tegument and associated structures of the cercaria of *Zoogonoides viviparus* in the first intermediate host. *Ophelia*, 9, 165–206.
- 113) Kjøie, M. (1973): The ultrastructure of the caecal epithelium of the intraredial cercaria of *Neophasis lageniformis* (Lebour, 1910) (Trematoda, Acanthocolpidae). *Z. Zellforsch.*, 139, 405–416.
- 114) Krupa, P. L., Bal, A. K. and Cousineau, G. H. (1967): Ultrastructure of the redia of *Cryptocotyle lingua*. J. Parasitol., 53, 725–734.
- 115) Ma, L. (1964): Acid phosphatase in *Clonorchis sinensis*. J. Parasitol., 50, 235–240.
- 116) Moore, M. N. and Halton, D. W. (1975): A histochemical study of the rediae and cercariae of *Fasciola hepatica*. *Parasitenkd.*, 47, 45–55.
- 117) Moore, M. N. and Halton, D. W. (1976): *Fasciola hepatica*: histochemical observations on juveniles and adults and the cytopathological changes induced in infected mouse liver. *Exp. Parasitol.*, 40, 212–224.
- 118) Morris, G. P. (1968): Fine structure of the gut epithelium of *Schistosoma mansoni*. *Experientia*, 24, 480–482.
- 119) Morris, G. P. (1973): The fine structure of the cecal epithelium of *Megalodiscus temperatus*. *Can. J. Zool.*, 51, 457–460.
- 120) Morris, G. P. and Threadgold, L. T. (1968): Ultrastructure of the tegument of adult *Schistosoma mansoni*. J. Parasitol., 54, 15–27.
- 121) Nash, T. E. (1974): Localization of the circulating antigen within the gut of *Schistosoma mansoni*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 23, 1085–1087.
- 122) Nash, T. E., Nasir, U. D. and Jeanloz, R. W. (1977): Further purification and characterization of a circulating antigen in schistosomiasis. *J. Immunol.*, 119, 1627–1633.
- 123) Nash, T. E., Prescott, B. and Neva, F. A. (1974): The characteristics of a circulating antigen in schistosomiasis. *J. Immunol.*, 112, 1500–1507.
- 124) Nimmo-Smith, R. H. and Standen, O. D. (1963): Phosphomonoesterases of *Schistosoma mansoni*. *Exp. Parasitol.*, 13, 305–322.
- 125) Nollen, P. M. (1968): Uptake and incorporation of glucose, tyrosine, leucine and thymidine by adult *Philophthalmus megalurus* (Cort, 1914) (Trematoda), as determined by autoradiography. J. Parasitol., 54, 295–304.
- 126) Nollen, P. M., Pyne, J. L. and Bajt, J. E. (1974): *Megalodiscus temperatus*: absorption and incorporation of tritiated tyrosine, thymidine, and adenosine. *Exp. Parasitol.*, 35, 132–140.
- 127) Nollen, P. M., Restaino, A. L. and Alberico, R. A. (1973): *Gorgoderina attenuata*: uptake and incorporation of tyrosine, thymidine, and adenosine. *Exp. Parasitol.*, 33, 468–476.
- 128) Pantelouris, E. M. and Gresson, R. A. R. (1960): Autoradiographic studies on *Fasciola hepatica* L. *Parasitology*, 50, 165–169.
- 129) Pappas, P. W. (1971): *Haematoloechus medioplexus*: uptake, localisation and fate of tritiated arginine. *Exp. Parasitol.*, 30, 102–119.



- 130) Pappas, P. W. and Read, C. P. (1975): Membrane transport in helminth parasites: a review. *Exp. Parasitol.*, 37, 469–530.
- 131) Parshad, V. R. and Guraya, S. S. (1978): Morphological and histochemical observations on the digestive system of *Cotylophoron cotylophorum*. *J. Helminthol.*, 52, 327–333.
- 132) Probert, A. J. (1966): Histochemical studies on the rediae and cercariae of *Echinoparyphium recurvatum* Linstow. *Nature*, 210, 550–551.
- 133) Reader, T. A. J. (1971): Histochemical observations on carbohydrates, lipids and enzymes in digenean parasites and host tissues of *Bithynia tentaculata*. *Parasitology*, 63, 125–136.
- 134) Rees, G. (1966): Light and electron microscope studies of the redia of *Parorchis acanthus* Nicoll. *Parasitology*, 56, 589–602.
- 135) Robinson, G. and Threadgold, L. T. (1975): Electron microscope studies of *Fasciola hepatica*. XII. The fine structure of the gastrodermis. *Exp. Parasitol.*, 37, 20–36.
- 136) Shannon, W. A., Jr. and Bogitsh, B. J. (1969): Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. V. Ultrastructure of *Schistosomatium douthitti* gut. *Exp. Parasitol.*, 26, 344–353.
- 137) Sharma, P. N. and Hora, C. (1983): Role of oesophageal glands in the digestive physiology of two rumen amphistomes *Orthocoelium scoliocoelium* and *Paramphistomum cervi*. *J. Helminthol.*, 57, 11–20.
- 138) Sodeman, T. M., Sodeman, W. A. and Schnitzer, B. (1972): Lamellar structures in the gut of *Schistosoma haematobium*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 66, 475–478.
- 139) Spence, I. M. and Silk, M. H. (1970): Ultrastructural studies of the blood fluke *Schistosoma mansoni*. IV. The digestive system. *S. Afr. J. Med. Sci.*, 35, 93–112.
- 140) Stirewalt, M. A. and Walters, M. (1964): Histochemical assay of glands of cercariae of *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol.*, 50 (3 sect. 2), 44.
- 141) Sugiyama, H., Hinoue, H., Katahira, J., Horiuchi, T., Tomimura, T., Kamata, Y. and Kozaki, S. (1988): Production of monoclonal antibody to characterize the antigen of *Paragonimus westermani*. *Parasitol. Res.*, 75, 144–147.
- 142) Sugiyama, H., Sugimoto, M., Akasaka, K., Horiuchi, T., Tomimura, T. and Kozaki, S. (1987): Characterization and localization of *Paragonimus westermani* antigen stimulating antibody formation in both the infected cat and rat. *J. Parasitol.*, 73, 363–367.
- 143) Thorpe, E. (1968): Comparative enzyme histochemistry of immature and mature stages of *Fasciola hepatica*. *Exp. Parasitol.*, 22, 150–159.
- 144) Thorsell, W. and Björkman, N. (1965): Morphological and biochemical studies on absorption and secretion in the alimentary tract of *Fasciola hepatica* L. *J. Parasitol.*, 51, 217–223.
- 145) Threadgold, L. T. (1968): Electron microscope studies of *Fasciola hepatica*. VI. The ultrastructural localization of phosphatases. *Exp. Parasitol.*, 23, 264–276.
- 146) Threadgold, L. T. (1978): *Fasciola hepatica*: a transmission and scanning electron microscopical study of the apical surface of the gastrodermal cells. *Parasitology*, 76, 85–90.
- 147) Tieszen, J. E., Johnson, A. D. and Dickinson, J. P. (1974): Structure and function of the holdfast organ and lappets of *Alaria mustelae* Bosma, 1931, with further studies on esterases of *A. marciana* (La Rue, 1917) (Trematoda: Diplostomatidae). *J. Parasitol.*, 60, 567–573.
- 148) Von Lichtenberg, F., Bawden, M. P. and Shealey, S. H. (1974): Origin of circulating antigen from the schistosome gut. An immunofluorescent study. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 23, 1088–1091.
- 149) Wilson, R. A. (1972): Gland cells in the redia of *Fasciola hepatica*. *Parasitology*, 65, 433–43
- 150) Yamasaki, H., Aoki, T. and Oya, H. (1989): A cysteine proteinase from the liver fluke *Fasciola* spp.: purification, characterization, localization and application to immunodiagnosis. *Jpn. J. Parasitol.*, 38, 373–384.
- 151) Yamasaki, H., Kominami, E. and Aoki, T. (1992): Immunocytochemical localization of a cysteine protease in adult worms of the liver fluke *Fasciola* sp. *Parasitol. Res.*, 78, 574–580.

**Abstract**

Review Article

ULTRASTRUCTURE AND FUNCTION OF ALIMENTARY SYSTEMS IN  
PARASITIC HELMINTHS

TAKAHIRO FUJINO

*Department of Parasitology, Faculty of Medicine,  
Kyushu University, Fukuoka 812, Japan*

The ultrastructural and functional studies on the alimentary systems of juvenile and adult parasitic nematodes and trematodes are summarized in this communication.

The intestinal cells of nematodes have general ultrastructural features and some digestive enzymes, especially disaccharidases, that are similar to those seen on the microvilli surfaces of mammalian intestinal cells. Digestion in digenean and aspidogastrea trematodes is predominantly an extracellular process, taking place in the cecal lumen with the aid of digestive enzymes. In contrast, digestion in monogeneans is intracellular in its final stages. The gastrodermal cells in digenetic trematodes are roughly divided into two types: syncytial in such genera as *Schistosoma* and *Gorgodera* and cellular in *Fasciola* and *Paragonimus*. The gastrodermis in trematodes is characterized by having lamellar cytoplasmic projections which vary considerably in shape from microvillar to triangular and broad and sheet-like. The gastrodermal cells represent a continuing variation of single cells in association with being both secretory and absorptive in phase. Cytochemical studies indicate that variation occurs in the intensity of enzyme reactivities such as acid phosphatase and Mg-ATPase, and that these variations in the gastrodermal cells may reflect different physiological conditions of the cells in association with secretion and absorption. The physiological activities of the gastrodermis may become involved in the immunological response. Some secretory materials from the gastrodermis such as proteoglycans and proteases are antigenic to host immune response.