

УДК 576.895.121 + 591.483

УЛЬТРАСТРУКТУРА СЕНСОРНЫХ ОКОНЧАНИЙ У ПРОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЦЕСТОДЫ *DIPLOCOTYLE OLRIKII* (CESTODA: CYATHOSERPHALATA)

© Л. Г. Поддубная

У половозрелых цестод *Diplocotyle olrikii* из полости тела *Gammarus oceanicus* изучено ультратонкое строение 7 типов рецепторных окончаний, 4 типа из которых функционально являются барорецепторами. Доминирование последних, вероятно, вызвано обитанием крупных цестод в ограниченном пространстве.

Процессы, связанные со взаимоотношениями цестод с организмом хозяев, подразумевают и функционирование в покровах нервных элементов, представленных дистальными участками дендритов чувствительных нейронов и различающихся морфологически и функционально. Рецепторные образования с апикальными ресничками или без них описаны у цестод отрядов Caryophyllidea (Richards, Arme, 1982); Pseudophyllidea (Jones, 1975); Tetracyphylidea, Trypanorhyncha, Diphyllidea (Hess, Guggenheim, 1977; Gabrion, Euzet-Sicard, 1979; Бисерова, 1991, и др.); Cyclophyllidea (Webb, Davey, 1974, 1975; Cooper e. a., 1975; Specian, Lumsden, 1980; Плужников и др., 1986, и др.).

Морфологическое разнообразие нервных окончаний позволяет цестодам воспринимать субстрат прикрепления, внутрикишечное, внутриволокнистое давление, химизм среды, регулировать растяжение стробилы, т. е. воспринимать всю совокупность физических и химических параметров среды в процессе взаимодействия между паразитом и хозяином (Плужников и др., 1986).

Функцию передачи сенсорной информации берет на себя ортогональная нервная система цестод, представленная головным ганглием и продольными нервными стволами. Имеются сведения об анатомии нервного аппарата *Diplocotyle olrikii*, добытых из кишечника проходного гольца (*Salvelinus alpinus*, Камчатский залив) (Котикова, Куперман, 1978). В сколексе *D. olrikii*, по данным вышеназванных авторов, проходит 5 пар продольных нервных стволов. Обе ботрии иннервируются 10 нервными стволами. В стробиле насчитывается 14 пар продольных стволов. Выделяется 3 нервных плексуса: субэпителиальный, субмышечный, медуллярный. Для *D. olrikii* ранее были отмечены только главные продольные стволы и субкутикулярная система продольных нервных тяжей (Burt, Sandeman, 1974).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужил вид *D. olrikii*, обнаруженный в полости тела своего первого промежуточного хозяина *Gammarus oceanicus*. Гаммариды были собраны на литорали Кандалакшского залива Белого моря вблизи от Беломорской биологической станции МГУ в мае—июне 1991 г.

Червей извлекали из полости тела гаммарид и фиксировали по стандартной глютаросмиевой методике для электронно-микроскопических исследований. Для получения ультратонких срезов кусочки червей заливали в аралдитоэпоновую смесь. Готовые препараты просматривали на электронном микроскопе JEM-100 C.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Органы чувств *D. olrikii* представлены несколькими типами одиночных сенсилл. Скопление последних приурочено к апикальным участкам сколекса, ботридиальной поверхности, единичные сенсиллы встречаются на протяжении всего тегумента переднего отдела тела червей.

Наружная цитоплазма покровов апикальных отделов сколекса включает как ресничные, так и безресничные рецепторы.

Тип I. Ресничные рецепторы обнаружены в толще наружной цитоплазмы тегумента (рис. 1, А, Б; см. вкл.). На апикальном конце они снабжены ресничкой, большая часть которой расположена в чашеобразном углублении дистальной цитоплазмы. Расширенный базальный бульбус связан септированными десмосомами с плазматической мембраной наружной цитоплазмы, в области которой отмечается одно опорное кольцо. Проксимальная часть реснички (базальное тельце) погружена в нейроплазму дендрита. В зоне перехода базального тельца в аксонему видна электронноплотная поперечная пластинка. Базальное тельце снабжено небольшим грушевидно расширенным поперечноисчерченным корешком (рис. 1, А). Цитоплазма дендрита заполнена многочисленными светлыми везикулами, микротрубочками (рис. 1, А). Этот же везикулярный материал присутствует близ погруженной реснички, в тегументальной ямке (рис. 1, Б).

Тип II. Небольшие вытянутые луковички безресничных сенсорных окончаний локализованы в наружной цитоплазме и занимают приблизительно половину ее высоты (рис. 1, В, Г). Дендрит такой чувствительной клетки содержит электронноплотные округлые гранулы, везикулы, митохондрии, микротрубочки. Плазматическая мембрана тегумента и дендрита образует септированный контакт. Опорное кольцо слабо развито. Над апикальной поверхностью таких рецепторов формируется округлая полость, постепенно увеличивающаяся в размерах (рис. 1, В, Г). Полость заполнена мелкозернистым матриксом и связана узким каналом с внешней средой.

Тип III безресничных рецепторов цилиндрической формы выявлен в толще поверхностного симпласта. Это образование цилиндрической формы, простирающееся на значительную высоту дистальной цитоплазмы (рис. 2, В; см. вкл.). Нейроплазма таких окончаний заполнена мелкими светлыми везикулами, множеством продольно ориентированных микротрубочек. Дистально дендрит связан с тегументом кольцевой септированной десмосомой, под которой наблюдается одно опорное кольцо.

Тип IV. Необычные сенсорные образования обнаружены в сколексе (рис. 2, А, Б). Дистальное расширение дендрита, занимающее треть высоты наружной цитоплазмы тегумента, локализовано в ее базальных отделах (рис. 2, А). По содержанию органоидов в нейроплазме окончание близко к вышеописанному типу безресничных рецепторов с многочисленными мелкими светлыми везикулярными и продольно ориентированными микротрубочками в бульбусной его части. Кольцевая десмосома соединяет края апикальной части окончания с наружным цитоплазматическим слоем, под десмосомой располагается опорное кольцо. Вершина рецепторной луковички вытянута в виде «шапочки», и можно наблюдать в ее надмембранной области пучок микрофиламентов, контактирующих в свою очередь с крупной вакуолью (рис. 2, А). Вакуоль заполнена мелкозернистым матриксом и содержит множество крупных и мелких везикул (рис. 2, А). Вакуоль открывается на поверхность тегумента, благодаря чему везикулярный материал поступает в окружающую среду (рис. 2, Б).

В базальных участках наружной цитоплазмы тегумента ботрий выявлены еще 3 типа безресничных рецепторов.

Сенсорные окончания типа I характеризуются хорошо развитым корешком с равномерно чередующимися «темными» и «светлыми» поперечными полосами в его грушевидно расширенной апикальной части (рис. 3, А; см. вкл.). Между тегументом и нервным окончанием имеется круговая десмосома. Присутствуют 2 опорных кольца. Луковичка такого рецептора содержит компоненты, характерные для реснич-

ных сенсилл, представленных базальной пластинкой, базальным тельцем и мощным пучком корешковых фибрилл.

У рецепторов типа II дистальное расширение дендрита расположено на уровне базальной пластинки, подстилающей наружную цитоплазму (рис. 3, Б). Плазматическая мембрана тегумента и рецепторного окончания образует кольцевой септированный контакт. В средней части рецепторной луковицы под септой наблюдается значительное скопление электронноплотного вещества, образующее центральный опорный диск. Ниже и параллельно опорному диску видна электронноплотная поперечная пластинка, к которой крепятся нити длинного корешка. Нейроплазма базального бульбуса включает в себе везикулы, микротрубочки, митохондрии.

Рецепторные образования типа III выявлены в толще поверхностного симпласта ботрий (рис. 3, В). Имеются десмосомальный комплекс, одно опорное кольцо. Нейроплазма округлого дистального расширения характеризуется отсутствием корешка. Она содержит множество электронно-светлых везикул, размеры которых в среднем 0.14×0.12 мкм.

В районе базальной пластинки тегумента шейки обнаружены бесресничные рецепторы уплощенной формы, сходные с ботридияльными рецепторами типа II (рис. 3, Г). Имеются кольцевая септированная десмосома, хорошо развитый центральный опорный диск. В цитоплазме окончания присутствуют пучок корешковых фибрилл, везикулы, митохондрии, микротрубочки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование позволило выявить 7 морфологических типов сенсорных окончаний у прогенетической цестоды *D. olrikii*. Все рецепторы локализованы в переднем отделе тела червей, из них 4 типа — в апикальных участках сколекса и 3 — в тегументе ботрий. Доминируют бесресничные рецепторные образования, обнаружен только один тип ресничного окончания. Вероятно, такое соотношение сенсилл неслучайно.

У многих представителей цестод выявлены ресничные тактильные рецепторы и реорецепторы, позволяющие определить место прикрепления червей, направление перистальтики кишечника (Webb, Davey, 1974; Jones, 1975; Hess, Guggenheim, 1977; Gabrion, Euzet-Sicard, 1979; Specian, Lumsden, 1980; Richards, Arme, 1982; Плужников, Краснощек, Поспехов, 1986, и др.).

Развитие особей моноксенной популяции *D. olrikii* осуществляется в полости тела их беспозвоночных (промежуточных) хозяев — гаммаридов. Цестоды свободно располагаются в гемоцеле амфипод. Процеркоиды по мере роста заполняют пространство полости тела, а поскольку их длина превышает таковую хозяев, то они всегда сложены.

Обитание крупных цестод в ограниченном пространстве предполагает наличие барорецепторов, воспринимающих давление, производимое на покровы. Регуляция давления «может реализоваться секрецией активных веществ тегументом или специализированными секреторными элементами, в том числе и нервными окончаниями» (Плужников и др., 1986). У изученного нами вида *D. olrikii* обнаружены 4 типа сенсорных окончаний, которые, согласно данным вышеназванных авторов, являются барорецепторами. Морфологически этот вид рецепторов объединяет присутствие в расширенном окончании дендрита везикулярного материала при отсутствии корешковых компонентов. Нередко над их апикальной поверхностью в наружной цитоплазме тегумента формируется либо полость (как это наблюдаем у типа II сенсилл сколекса), либо вакуоль (у типа IV), связанные с внешней средой и содержащие везикулярный материал.

Следует отметить, что чувствительные окончания, подобные 4 типу рецепторов, выявленных в сколексе *D. olrikii*, впервые описаны для цестод.

Бесресничные нервные окончания, имеющие уплощенную форму луковицы, хорошо развитый корешок, расположенные, как правило, на уровне базальной пластинки

тинки, обнаружены у многих видов цестод (Webb, Davey, 1975; Richards, Arme, 1982; Плужников и др., 1986; Бисерова, 1991, и др.). Отмечена приуроченность таких рецепторов к органам прикрепления. Они реагируют на сдавливание толщи тегумента, являются рецепторами растяжения стробилы. В покровах ботрий *D. olrikii* присутствуют 2 типа аналогичных безресничных сенсилл, причем еще один из этих рецепторных типов выявлен и в тегументе шейки изученного вида.

По мнению Густафссон (Gustafsson, 1992), нервная система паразитических червей адаптирована к их образу жизни внутри хозяина. Можно, вероятно, говорить и о существовании определенных закономерностей в распределении тех или иных типов рецепторных окончаний у цестод не только в зависимости от участков тела паразитов, но и в зависимости от локализации их в хозяине. Приведенный материал по ультраструктуре сенсорных окончаний прогенетической цестоды *D. olrikii* подтверждает это предположение.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, по проекту 96-04-49080.

Список литературы

- Бисерова Н. М. Распределение рецепторных образований и особенности ультра-тонкого строения нервной системы у представителей трех отрядов низших цестод // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52, № 4. С. 551—563.
- Котикова Е. А., Куперман Б. И. Новые данные о строении нервного аппарата цестод отряда Pseudophyllidea // Биол. моря. 1978. № 6. С. 41—46.
- Плужников Л. Т., Краснощеков Г. П., Поспехов В. В. Ультраструктура рецепторных окончаний циклофиллид (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология. 1986. Т. 20, № 6. С. 441—447.
- Burt M. D. V., Sandeman J. M. The Biology of Bothriomonus (=Diplocotyle) (Pseudophyllidea: Cestoda): Detailed Morphology and Fine Structure // Journ. Fisheries Reseach Board of Canada. 1974. Vol. 31, N 2. P. 147—153.
- Cooper N. B., Allison V. F., Ubelaker J. E. The fine structure of the cysticer-roid of *Hymenolepis diminuta* // Z. Parasitenk. 1975. Vol. 46, N 3. P. 229—239.
- Gabrieon G., Euzet-Sicard S. Etude de tegument et des recepteurs sensoriels de scolex d'un pleroceroide de Cestode Tetracyllidea a l'aide de la microscopie electronique // Ann. Parasitol. hum. et comp. 1979. T. 54, N 6. S. 573—583.
- Gustafsson M. K. S. The neuroanatomy of parasitic flatworms // Advances in Neuroimmunology. 1992. Vol. 2. P. 267—286.
- Hess E., Guggenheim R. A. A study of the microtriches and sensory processes of the tetrathyridium of *Mesocostoides corti* Hoepfli, 1925, by transmission and scanning electron microscopi // Z. Parasitenk. 1977. Bd 53, N 2. P. 189—199.
- Jones A. The morphology of *Bothriocephalus scorpii* (Muller) (Pseudophyllidea, Bothriocephalidae) from littoral fishes in Britain // J. Helminthology. 1975. Vol. 49. P. 251—261.
- Richards K. S., Arme C. Sensory receptors in the scolex — neck region of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea: Cestoda) // J. Parasitol. 1982. Vol. 68, N 3. P. 416—423.
- Specian R. D., Lumsden R. D. The microanatomy and fine structure of the rostellum of *Hymenolepis diminuta* // Z. Parasitenk. 1980. Vol. 63, N 1. P. 71—88.
- Webb R. A., Davey K. G. Ciliated sensory receptors of the unactivated metacestode of *Hymenolepis microstoma* // Tissue and Cell. 1974. Vol. 6, N 4. P. 587—598.
- Webb R. A., Dadey K. G. Ultrastructural changes in an unciliated sensory receptor during activation of the metacestode *Hymenolepis microstoma* // Tissue and Cell. 1975. Vol. 7, N 3. P. 519—524.

ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН,
Борок, 152742

Поступила 10.03.1997

ULTRASTRUCTURE OF SENSORIAL TIPS IN A PROGENETIC CESTODE
DIPLOCOTYLE OLRIKII (CESTODA: CYATOCEPHALATA)

L. G. Poddubnaya

Key words: Cestoda, Cyatocephalata, *Diplocotyle olrikii*, ciliate and aciliate receptors, ultrastructure.

SUMMARY

The ultrastructure of sensorial tips in adult progenetic cestode *Diplocotyle olrikii* developing in gammarids was studied. 7 morphological types of sensillae were recognized, among them 4 types in apical part of a scolex and 3 types in a tegument of bothriae. Description of all types of sensillae and peculiarities of their disposition on cestode bodies are discussed.

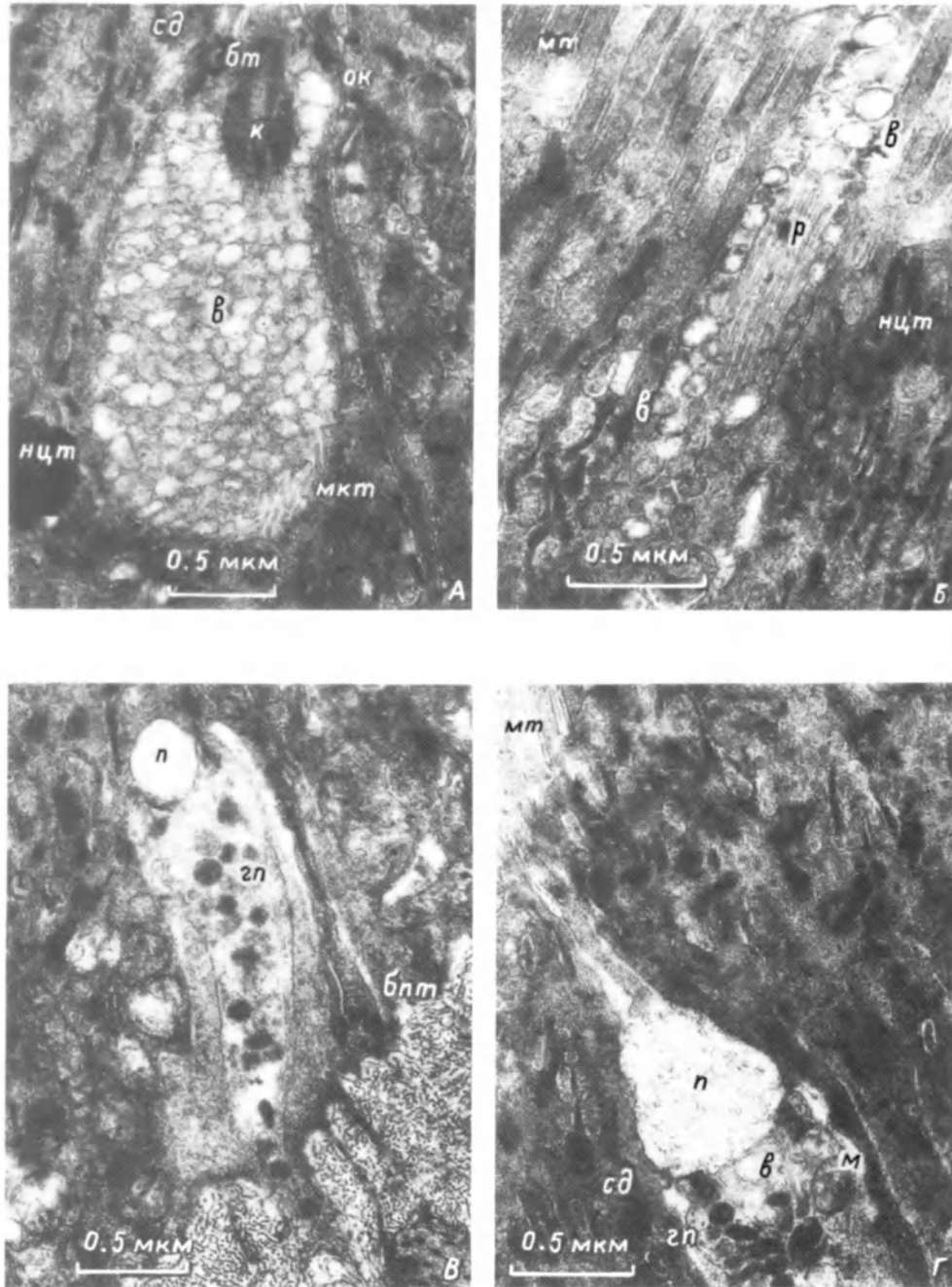


Рис. 1. Сенсорные окончания апикальных отделов *D. olrikii*.

А — ресничный рецептор (тип I); Б — фрагмент погруженной реснички и экскретируемой везикулярный материал; В, Г — безресничный рецептор тип с апикально формирующейся полостью; бнт — базальная пластинка тегумента; bt — базальное тельце; в — везикулы; gn — гранулы плотные; к — корешок; м — митохондрии; мкт — микротрубочки; mt — микротрихии; нцт — паружия цитоплазма тегумента; ок — опорное кольцо; n — полость; p — ресничка; cd — сепгированная десмосома.

Fig. 1. Sensorial tips in apical parts of a scolex of *D. olrikii*.

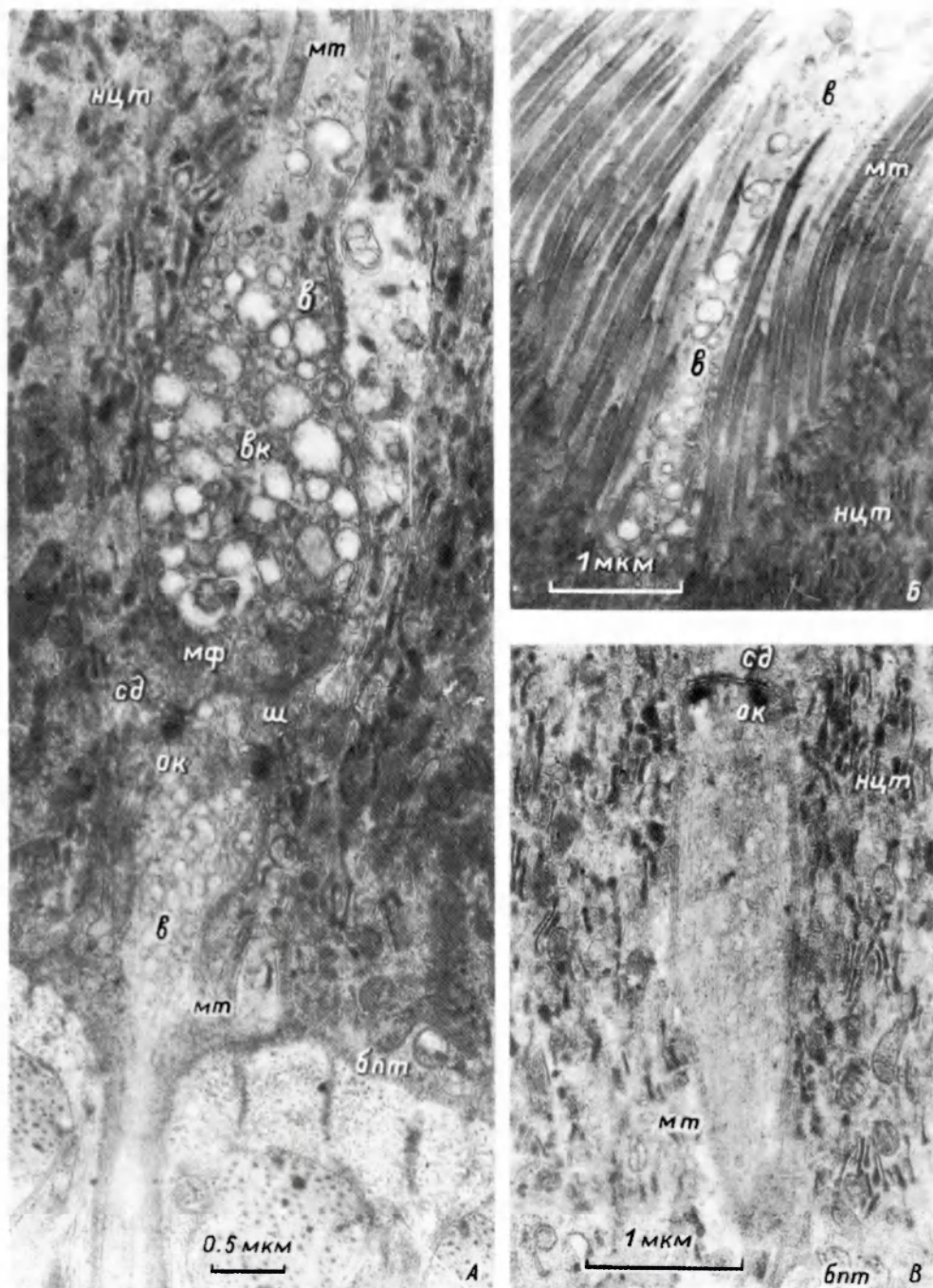


Рис. 2. Типы III—IV рецепторов апикальных отделов сколекса *D. olikii*.

А — безресничный рецептор с вакуолью; Б — экскреция вакуолярных везикул на поверхность тегумента; В — чувствительное окончание типа III.
 ак — вакуоль; мф — микрофиламенты; ш — «шапочка».
 Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 2. Receptors of III and IV types in apical parts of a scolex of *D. olikii*.

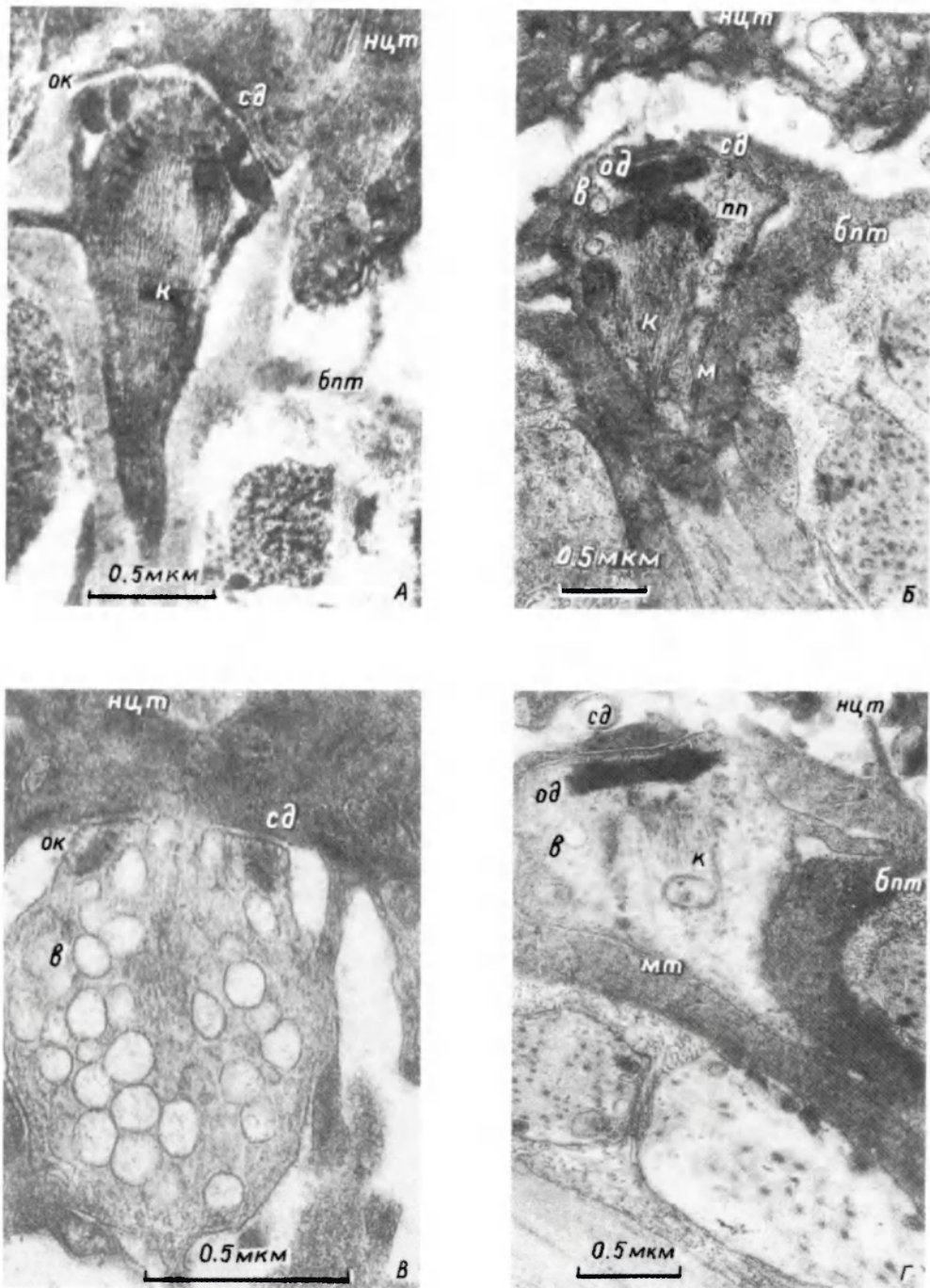


Рис. 3. Безресничные сенсиллы тегумента ботрий и шейки.

А — 1-й тип ботридриальных рецепторов; Б — 2-й тип; В — 3-й тип; Г — чувствительное окончание тегумента шейки; од — опорный диск; лп — поперечная пластинка. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 3. Aciliate sensillae in teguments of bothriae and a neck.