

УДК 595.121: 537.533.35

УЛЬТРАСТРУКТУРНОЕ СТРОЕНИЕ ПРОТОНЕФРИДИЕВ *DILEPIS UNDULA* (CESTODA, DILEPIDIDAE)

Р. В. Саламатин¹, З. П. Сви́дерский², В. В. Ткач¹

¹Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, ГСП, Киев-30, 01601 Украина

²W. Stefansski Instytut of Parasitology, Polish Academy of Sciences, 51/55 Twarda st., Warsaw, 00-818 Poland

Получено 25 января 2000

Ультраструктурное строение протонефридиев *Dilepis undula* (Cestoda, Dilepididae). Саламатин Р. В., Сви́дерский З. П., Ткач В. В. — Протонефридий дилепидидной цестоды *Dilepis undula* (Schrank, 1788) представляет собой комплекс, состоящий из 2 клеток — мерцательной клетки и проксимальной канальцевой клетки, соединенный частично переплетенными пальцевидными цитоплазматическими отростками, образующими 2 концентрических ряда. Перикарион мерцательной клетки содержит почковидное ядро, митохондрии и свободные рибосомы. Мерцательное пламя состоит из 90–95 ресничек, плотно упакованных в структуру, имеющую на поперечном срезе вид пчелиных сот. Мембрана каждой из ресничек имеет в поперечном сечении гексагональную форму. Ультраструктурная организация протонефридиев *D. undula* сходна с таковой, ранее описанной для других видов цестод.

Ключевые слова: протонефридии, ультраструктура, Cestoda, Dilepididae, *Dilepis undula*.

Ultrastructure of the Protonephridia in *Dilepis undula* (Cestoda, Dilepididae). Salamatin R. V., Swiderski Z., Tkach V. V. — The protonephridial terminal organ in the dilepidid cestode *Dilepis undula* (Schrank, 1788) is a composite structure of two cells, the flame cell and the proximal canal cell, joined by partially interdigitating finger-like cytoplasmic processes which form two concentric rows. The perikaryon of the flame cell contains a kidney-shaped nucleus, mitochondria and free ribosomes. The flame is composed of about 90–95 flagella which are tightly packed together in a honey-comb pattern; membrane of each flagellum forms a hexagonal array when viewed in cross-section. The ultrastructural organisation of the protonephridia in *D. undula* is similar to that previously described in other cestodes.

Key words: protonephridia, ultrastructure, Cestoda, Dilepididae, *Dilepis undula*.

Введение

Терминальные структуры протонефридиальной системы цестод — мерцательные клетки — разбросаны по всей стробиле и сколексу и предположительно функционируют как «фильтры» для пропускания внеклеточной жидкости внутрь выделительной (осморегуляторной) системы и проталкивания жидкости сквозь систему. В литературе имеются работы по ультраструктуре протонефридиальной системы ряда циклофиллидных цестод (Howells, 1969; Swiderski et al., 1975 и др.; Поспехова и др., 1993), однако систематическое разнообразие изученных таксонов все еще весьма недостаточно. Целью настоящей работы было изучение ультраструктуры протонефридиев *Dilepis undula*, типового вида рода *Dilepis*, который, в свою очередь, является типовым для обширного семейства Dilepididae.

Материал и методы

Взрослые экземпляры *Dilepis undula* (Schrank, 1788) были собраны из кишечника рябинника *Turdus pilaris*, добытого в окр. Киева (Украина). Материал был первоначально зафиксирован в 4%-ном растворе глутаральдегида в какодилатном буфере (рН 7,4), а затем после промывки в том же буфере был повторно фиксирован в 1%-ном OsO₄. После последующего обезвоживания в серии этилового спирта восходящей концентрации, кусочки тканей размером около 1 мм были проведены через оксид пропилен и заключены в эпон или среду спурра. Ультратонкие срезы, окрашенные цитратом свинца и уранилацетатом, изучались с помощью электронного микроскопа JEM-1200EX.

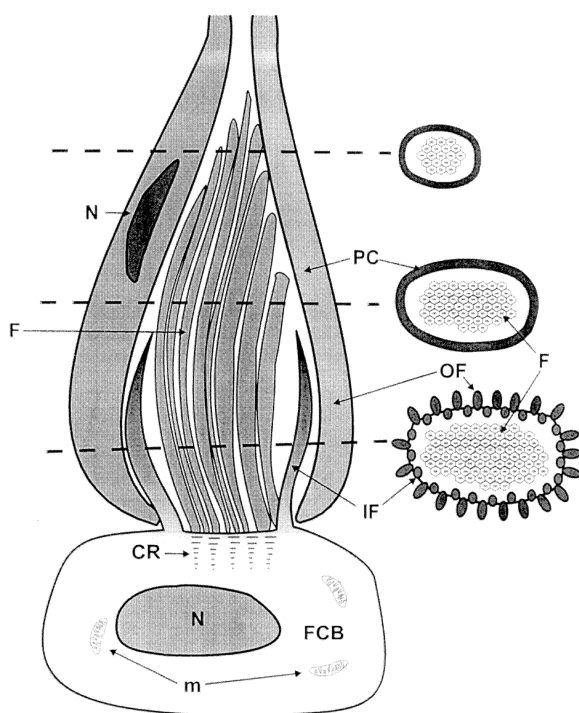


Рис. 1. *D. undula*: мерцательная клетка и проксимальная канальцевая клетки протонефридиальной системы. CR — поперечно исчерченные корешки киноцилий, F — мерцательное пламя, FCB — перикарион мерцательной клетки, IF — внутренние пальцевидные отростки мерцательной клетки, m — митохондрии, N — ядро, OF — наружные пальцевидные отростки проксимальной канальцевой клетки, PC — проксимальная канальцевая клетка.

Fig. 1. *D. undula*: flame cell and proximal canal cell of protonephridial system. Abbreviations: CR — striated ciliary rootlets, F — flame, FCB — flame cell body, IF — inner finger-like projections of the flame cell, m — mitochondria, N — nucleus, OF — outer finger-like projections of the proximal canal, PC — proximal canal cell.

разделены промежутками и располагаются в шахматном порядке по отношению друг к другу. Каждый из отростков окружен тонкой однослойной мембраной (рис. 1, 2). Промежутки между пальцевидными отростками также перекрыты мембраной.

Мерцательное пламя циртоцитов образовано пучком ресничек, имеющим на поперечном срезе вид пчелиных сот, так как каждая ресничка (кроме периферических) окружена 6 смежными, и мембрана каждой из них имеет вид шестиугольника. Такая форма способствует максимально плотной упаковке ресничек и обеспечивает их синхронное биение. Реснички содержат комплект микротрубочек, состоящий из 9 периферических и 2 центральных (9+2). На поперечном срезе, приблизительно на уровне середины длины пучка, насчитывается 92 реснички. В дистальной части пучка количество ресничек, видимых на поперечном срезе, уменьшается за счет их неравной длины (рис. 2).

Перикарион мерцательной клетки содержит почковидное ядро, митохондрии и свободные рибосомы.

Результаты

Экскреторная система *D. undula*, как и других цестод, имеет протонефридиальное строение и помимо мерцательных клеток, представлена также отходящими от них капиллярными канальцами и системой собирательных протоков, открывающихся наружу.

Мерцательные (пламенные, ресничные) клетки протонефридиев построены по типу циртоцитов и располагаются в конечном участке протонефридиального канальца. В перинуклеарную часть цитоплазмы мерцательной клетки глубоко внедряются базальные тельца и поперечно исчерченные корешки (striated ciliary rootlets) ресничек, т. н. киноцилий, образующих «мерцательное пламя», направленное в просвет терминальной трубочки. Периодичность исчерченности корешков ресничек составляет около 70 nm. В терминальной трубочке присутствует участок в виде решетки или верши (рис. 1). Он представлен наружным и внутренним рядами симметрично расположенных пальцевидных отростков, имеющих в поперечном сечении округлую или овальную форму (на косых срезах она может казаться удлинённой). Пальцевидные отростки обоих рядов

Обсуждение

Пламенные клетки *D. undula* имеют строение, сходное в общих чертах с таковым других изученных видов цестод (Swiderski et al., 1975; Rohde, 1986; Rohde, Watson, 1988; Xylander, 1987; Grytner-Zięcina et al., 1998 и др.). Плотное соединение ресничек в пучок позволяет им действовать синхронно, вследствие чего мерцательное пламя рассматривают как структурный и функциональный комплекс (Куперман, 1988).

Описанное выше строение мерцательной клетки указывает на то, что реснички, составляющие мерцательное пламя, действуют как единая структура. Все пары центральных микротрубочек одного поперечного ряда лежат в одной плоскости, которая как и предполагал Howells (1969), ориентирована перпендикулярно к плоскости биения ресничек.

Количество киноцилий в протонефридиях у разных видов и групп цестод весьма различно. Так, у низших цестод оно может достигать 135 (Куперман, 1988). У циклофиллидных цестод их количество обычно меньше и составляет от 40 до 90 в различных семействах (Swiderski et al., 1975; наши неопубликованные данные). При этом необходимо отметить, что в протонефридиях у личинок низших цестод (ликофоры, корацидии) количество киноцилий существенно меньше, чем у взрослых стадий (Xylander, 1987; Swiderski, 1996). Некоторыми авторами делались попытки филогенетических построений на основе строения протонефридиев. Хотя эти признаки были достаточно успешно использованы на уровне классов плоских червей (Ehlers and Sopott-Ehlers, 1986; Rohde, 1991; Rohde et al., 1995), однако, по-видимому, они менее полезны на более низком систематическом уровне. При этом следует заметить, что организация экскреторной системы в целом имеет очень важное значение для филогении и систематики ряда групп плоских червей (особенно широко она использовалась в систематике трематод).

В литературе неоднократно поднимался вопрос о формировании протонефридиев у цестод, в частности о том, сколько клеток принимает участие в их формировании. Ряд ученых (Howells, 1969; Wilson, Webster, 1974; Swiderski et al., 1975; Xylander, 1987; Rohde, Watson, 1988) высказали предположение о том, что в образовании циртоцита участвуют 2 клетки: мерцательная и проксимальная канальцевая клетка (proximal canal cell). Причем мерцательная клетка дает начало мерцательному пламени и ряду внутренних палочек, а из канальцевой

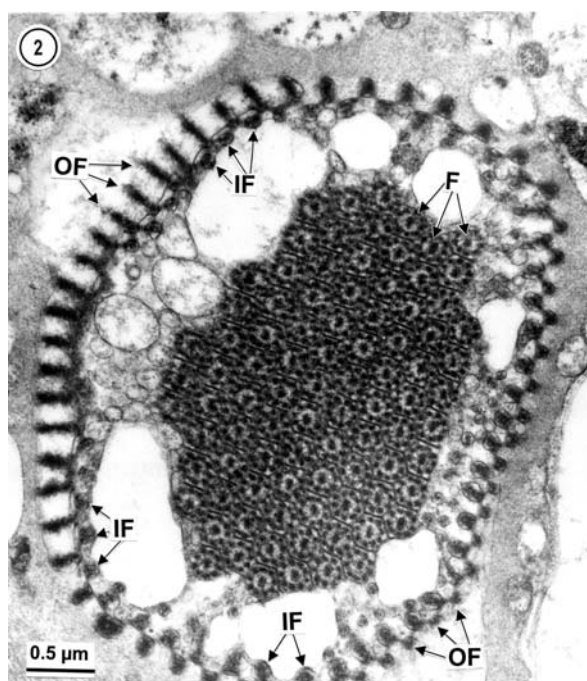


Рис. 2. Поперечный срез протонефридия через проксимальную часть нефридиального канала, соответствующий нижнему уровню на диаграмме (рис. 1). Пальцевидные отростки проксимальной канальцевой клетки (наружный ряд) размещаются напротив просветов между пальцевидными отростками мерцательной клетки (внутренний ряд). Реснички упакованы в сотовидную структуру, видна гексагональная форма мембраны ресничек и параллельная ориентация двоянных центральных микротрубочек.

Fig. 2. Cross-section of the protonephridium through the proximal part of the nephridial canal corresponding to the lower level on the diagram on fig. 1. Note outer row of finger-like projections of the proximal canal cell which are interdigitating with the inner row of the flame cell finger-like projections. Hexagonal close packing of the flagella shows parallel arrangement of double central tubules.

клетки образуется наружный ряд трубки и отходящий от неё капилляр. Сторонники другой точки зрения (Куперман, 1988) утверждают, что в формировании протонефридия у цестод участвует только одна клетка (мерцательная). Исходя из результатов собственных исследований, нам представляется более убедительным мнение о двуклеточном происхождении протонефридиев у цестод. Изучение морфогенеза протонефридия (Rohde, Watson, 1988) также подтверждает эту точку зрения.

В зрелых онкосферах *D. undula*, как и у других изученных к настоящему времени циклофиллидных цестод (Rybicka, 1966; Swiderski, 1972, 1983; Swiderski, Tkach, 1997 a, b, 1999; Tkach, Swiderski, 1997), не было обнаружено элементов протонефридиальной системы. Это согласуется с предположением К. Рыбицкой (Rybicka, 1966) о вероятном отсутствии протонефридиев в онкосферах всех циклофиллид, в то время как у свободноплавающих ликофор и корацидиев низших цестод такая система имеется (см. Ubelaker, 1982; Xylander, 1987; Rohde, Watson, 1988; Swiderski, 1996).

Благодарности

Авторы выражают благодарность Ю. Кузьмину за оказанную техническую помощь. Данное исследование поддержано грантом Комитета по научным исследованиям Польши (KBN grant № 6 P04С 01314) и для Р. Саламатина Фондом им. Й. Мянковского и проведено в рамках научного сотрудничества между Институтом зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины и Институтом паразитологии им. В. Стефаньского ПАН

- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод. — Л. : Наука, 1988. — 168 с.
- Поспехова Н. А., Краснощеков Г. П., Попехов В. В. Протонефридиальная система сколекса циклофиллид // Паразитология. — 1993. — 27, N 1. — С. 48–53.
- Grytner-Zięcina B., Swiderski Z. P., Tkach V. V. Ultrastructure of the flame cells in the cestode *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) // *Electron Microscopy-96: Proc. of the XI European Congr. on Microscopy*. — Vol. 3. — Brussels, 1998. — P. 433–434.
- Howells R. E. Observations on the protonephridial system of the cestode, *Moniezia expansa* (Rud., 1805) // *Parasitology*. — 1969. — 59. — P. 449–459.
- Rohde K. Ultrastructural studies of *Austramphilina elongata* Johnston, 1931 (Cestoda, Amphilinidea) // *Zoomorphology*. — 1986. — 106. — P. 91–102.
- Rohde K. The evolution of protonephridia of the Platyhelminthes // *Turbellarian Biology* / Ed. S. Tyler. — Belgium : Kluwer Academic Publishers, 1991. — P. 315–321.
- Rohde K., Johnson A. M., Baverstock P. R., Watson N. A. Aspects of the phylogeny of Platyhelminthes based on 18s ribosomal DNA and protonephridial ultrastructure // *Hydrobiologia*. — 1995. — 305, № 1–3. — P. 27–35.
- Rohde K., Watson N. Development of the protonephridia of *Austramphilina elongata* // *Parasitology Research*. — 1988. — 74. — P. 255–261.
- Swiderski Z. La structure fine de l'oncosphère du cestode *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782) (Cyclophyllidea, Catenotaeniidae) // *La Cellule*. — 1972. — 69. — P. 207–237.
- Swiderski Z. *Echinococcus granulosus*: hook-muscle system and cellular organisation of infective oncospheres // *Intern. Journ. Parasitology*. — 1983–13. — P. 289–299.
- Swiderski Z. Ultrastructure of the penetration glands and flame cells in the coracidia of *Bothriocephalus clavibothrium* (Cestoda, Pseudophyllidae) // *Proc. of the 6th Asia-Pacific Conf. on Electron Microscopy*. — Hong Kong : Chinatek Promotion, 1996. — P. 495–496.
- Swiderski Z., Euzet L., Schönenberger N. Ultrastructures du système néphridien des cestodes Cyclophyllides *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782), *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) et *Inermicapsifer madagascariensis* (Davaine, 1870) Baer, 1956 // *La Cellule*. — 1975. — 71, 1. — P. 7–18.
- Swiderski Z., Tkach V. Ultrastructure of the infective eggs of the hymenolepidid cestode, *Ditestolepis tripartita* (Żarnowski, 1955), a parasite of shrews // *Acta Parasitologica*. — 1997 a — 42. — P. 46–54.
- Swiderski Z., Tkach V. V. Ultrastructural studies on the cellular organisation of the oncospheres of the nematotaeniid cestode, *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782) // *Acta Parasitologica*. — 1997 b. — 42. — P. 158–167.
- Swiderski Z. P., Tkach V. V. Electron microscopical studies on the cellular organisation of the oncospheres of the hymenolepidid cestode, *Staphylocystoides stefanskii* (Żarnowski, 1954) // *Acta Parasitologica*. — 1999. — 44, N 1. — P. 31–38.
- Tkach V. V., Swiderski Z. Late stages of egg maturation in the cestode *Pseudhymenolepis redonica* Joyeux et Baer, 1935 (Cyclophyllidea, Hymenolepididae), a parasite of shrews // *Acta Parasitologica*. — 1997. — 42. — P. 97–108.
- Willson R. A., Webster L. A. Protonephridia // *Biol. Rev.* — 1974. — 49. — P. 127–160.
- Xylander W. E. R. Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotyle urna* (Cestoda, Gyrocotylidae). III. The protonephridial system // *Zoomorphology*. — 1987. — 107. — P. 88–95.