

УДК 595.11:591.481.42

## ЧАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ И ХИМИЗМА НЕЙРОНОВ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ СКОЛЕЦИД

А.И. Голубев, Л.В. Малютина, М.М. Сальникова

### Аннотация

С помощью электронного микроскопа изучено 16 видов сколецид – эндопаразитов из типов Plathelminthes, Nematoda и Acanthocephala. Наибольший интерес представляют частные особенности структурной и химической организации нейронов ганглиев этих животных. Общую картину ультратонкого строения нервных клеток паразитических плоских (трематоды, цестоды) и круглых червей, несмотря на ряд существенных различий, можно определить как ослабление текстуры (“loss in texture”) нейроплазмы. Нейроны церебрального ганглия скребня *Echinorhynchus gadi* уникальны не только тонким строением нейроплазмы, контактами с межклеточным материалом, но и химизмом. Во всех 66 нейронах ганглия, которые по ультраструктурным характеристикам отнесены к 6 типам, отмечена положительная ГАВА-иммунохимическая реакция.

У сколецид, являющихся представителями различных типов низших червей, в тонком строении нервной системы встречено немало интересных структурных особенностей, отражающих богатые пластические возможности нейронов к выполнению своих функций, которые, по всей видимости, отвечают уровню организации животных и их образу жизни. Наиболее интересными в этом отношении оказались сколециды, ведущие жизнь эндопаразитов, и, в частности, скребни, представляющие собой слепую ветвь эволюции.

С помощью электронного микроскопа изучены центральные и периферические отделы нервной системы 14 видов эндопаразитических сколецид из типов Plathelminthes, Nematoda и Acanthocephala. Из массива полученных данных наибольший интерес представляют частные особенности структурной и химической организации нейронов этих беспозвоночных.

В ганглиях паразитических нематод можно выделить три основных типа организации униполярных нервных клеток, наиболее ярко представленных, соответственно, у *Ascaris suum* (Goeze, 1782), *Taxocara mystax* (Zeder, 1800) и *Ascaridia galli* (Schränk, 1788).

Для нейронов *Ascaris suum* характерна зональность в размещении органоидов нейроплазмы. Наиболее отчетливо она проявляется в перикарионе клеток (рис. 1). В непосредственной близости от ядра основными структурными компонентами нейроплазмы являются фибриллярные образования толщиной не более 80 Å. Большинство из них располагается параллельно ядерной оболочке и образует компактный слой шириной до 0.3 мкм. За слоем фибрилл идет зона, которую можно назвать пенистой. В свою очередь, в ней отчетливо выделяются

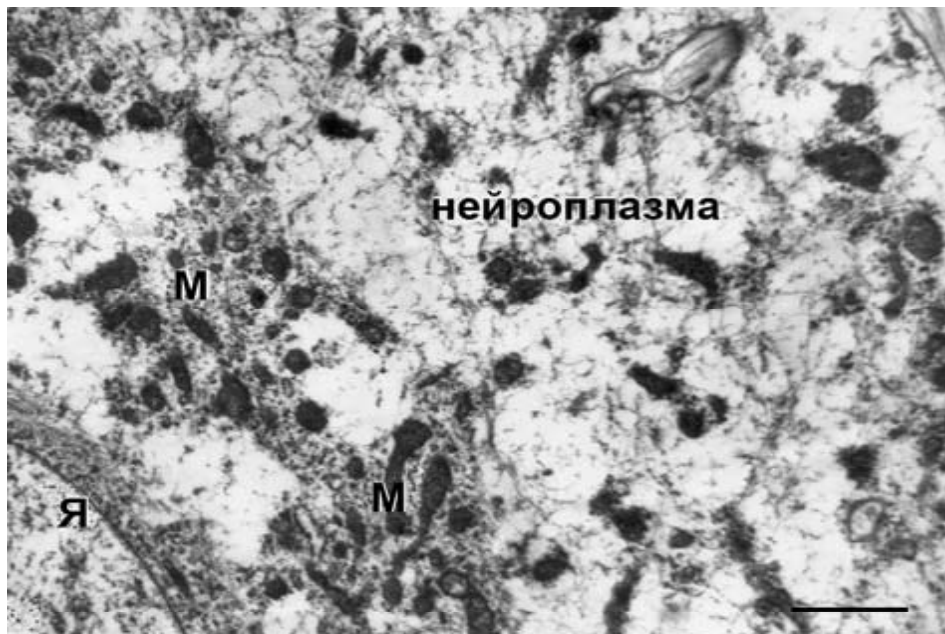


Рис. 1. Участок униполярного нейрона вентрального ганглия *Ascaris suum*. Хорошо заметна зональность в размещении структурных компонентов нейроплазмы. М – митохондрии; Я – ядро. Масштаб: 0.5 мкм

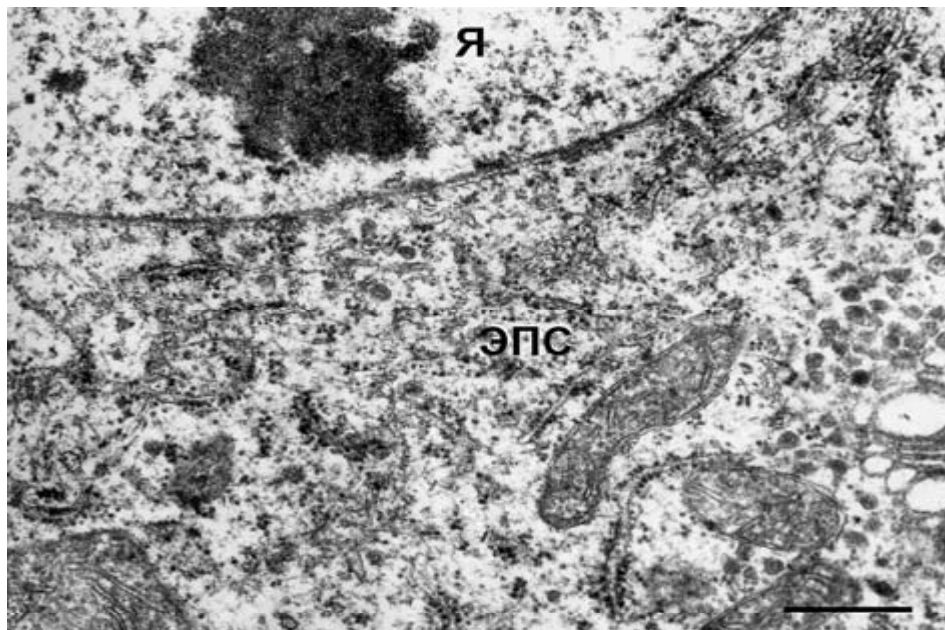


Рис. 2. Перикарион униполярного нейрона вентрального ганглия *Ascaridia galli*. ЭПС – каналы гранулярной эндоплазматической сети; Я – ядро. Масштаб: 0.5 мкм

два слоя: плотный и рыхлый. Последний слой наиболее широк и граничит непосредственно с плазматической оболочкой. Пенистый вид нейроплазме придают митохондрии и нейрофибриллы. Агрегаты этих образований располага-

ются по окружностям, в центре которых оказывается почти электроннопрозрачный матрикс. В плотном слое в формировании таких комплексов активное участие принимают митохондрии, в рыхлом – они могут состоять только из их плотнокомпанованных фибрилл. По всей нейроплазме разбросаны свободные рибосомы, часто собранные в группы в виде розеток и спиралей. Обращает на себя внимание крайне слабое развитие вакуолярных образований. Можно даже говорить о почти полном (или полном) отсутствии элементов эндоплазматической сети в том виде, каком этот органоид обычно присутствует в цитоплазме клетки. Об отношении некоторых вакуолей к комплексу Гольджи можно только догадываться.

О закономерном расположении органоидов в нейроплазме нейронов кошачьей аскариды (*Toxocara mystax*) говорить не приходится. Наблюдается лишь слабо выраженная тенденция к увеличению количества митохондрий в нейрочитах по мере удаления от ядра в сторону плазматической оболочки. Рибосом в нейроплазме много. Большая часть из них располагается свободно в гиалоплазме клеток поодиночке или в виде небольших компактных скоплений. Однако некоторое количество этих образований связано и с мембранами эндоплазматической сети. В отличие от предыдущего вида, этот органоид здесь развит достаточно хорошо. Он представлен как вытянутыми мембраноограниченными каналами шириной до 500 Å, так и резервуарами до 0.7 мкм в поперечнике. Диктиосомы комплекса Гольджи весьма обычны на ультратонких срезах. Они состоят из неплотно упакованных уплощенных полостей в количестве 3–4 пар, вакуолей до 0.3 мкм в поперечнике и маленьких пузырьков 400–450 Å в диаметре, т. е. включают в себя все три основных структурных компонента органоида. Весьма обычны для нейронов *Toxocara mystax* мембраноограниченные секреторные гранулы диаметром 600–800 Å и хаотично разбросанные микротрубочки, диаметр которых не превышает 350 Å.

Нейроны куриной аскариды (*Ascaridia galli*) вобрали в себя некоторые черты строения рассмотренных выше клеток, одновременно имея и свои специфические особенности (рис. 2), прежде всего, зональность. Она выражается лишь присутствием неширокой (до 1.2 мкм), лишенной митохондрий и прочих крупных гранулярных образований областью, расположенной возле ядерной оболочки. Основным структурным компонентом этой зоны являются тонкие, до 150 Å в диаметре, микротрубочки, не имеющие строгой ориентации. В пространстве между пересекающимися в различных плоскостях микротрубочками беспорядочно разбросаны скопления свободных рибосом и немногочисленные профили эндоплазматической сети. В остальных участках нейроплазмы скоплений тонких микротрубочек не отмечено. По мере удаления от ядра в сторону аксонального бугорка цитоплазма нейронов становится все более и более заполненной микротрубочками с внешним диаметром 330–350 Å. Чем ближе к аксональному бугорку, тем больше в пределах ультратонких срезов встречается микротрубочек, ориентированных вдоль оси аксона. Много крупных митохондрий с правильно ориентированными кристами. Достаточно хорошо развиты эндоплазматическая сеть, мембраны которой густо усеяны рибосомами, и комплекс Гольджи. Последний представлен большим количеством диктиосом, разбросанных в нейроплазме без определенного порядка. В перикарионе нейронов отме-

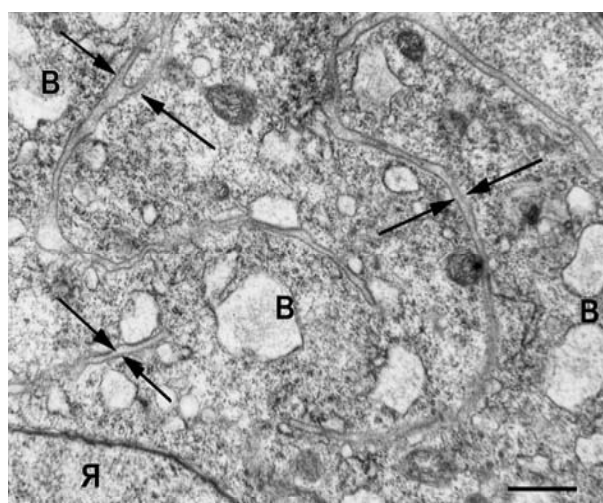


Рис. 3. Участок униполярного нейрона мозга трематоды *Pneumonoeces variegates*. В – вакуоли; Я – ядро. Стрелками указаны инвагинации плазматической мембраны. Масштаб: 0.5 мкм

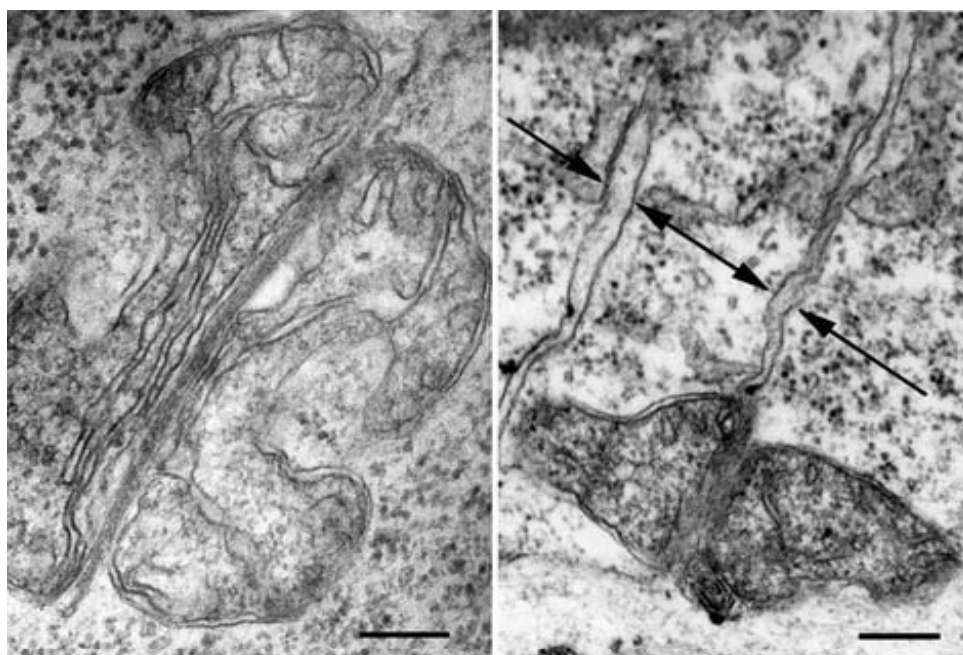


Рис. 4 и 5. Различные типы контактов митохондрий с инвагинациями плазматической мембраны (указаны стрелками). Слева участок нейрона трематоды *Pneumonoeces variegates*. Справа – участок нейрона из сколекса цестоды *Dipylidium caninum*. Масштаб: 0.2 мкм

чено присутствие большого числа секреторных гранул диаметром 0.2–0.25 мкм. Их электронноплотный центр окружен светлым пояском шириною до 800 Å.

В отличие от паразитических нематод, ультратонкое строение нейронов церебральных ганглиев трематод и половозрелых цестод характеризуется заметным однообразием. Эндоплазматическая сеть нейроплазмы полностью уступа-

ет место многочисленным впячиваниям плазматической мембраны шириною 80–160 нм (рис. 3). Их содержимое ничем не отличается по своей структуре и плотности от материала, конденсированного на поверхности нейронов. Как правило, инвагинации ветвятся и уходят глубоко в нейроплазму, причем некоторые веточки достигают поверхности ядра. При этом образуется нечто подобное специализированным контактам. Окончание инвагинации расширено, а внешняя мембрана ядерной оболочки, обращенная к нему, всегда утолщена. Возле инвагинаций собраны митохондрии, многие из которых имеют едва заметные кристы, скопления свободных рибосом и различные по диаметру вакуоли. Набор из этих образований здесь настолько постоянен, что можно говорить о реально существующих комплексах инвагинаций. Митохондрии, группирующиеся возле инвагинаций, часто вступают с ограничивающими их мембранами в различные по сложности контакты: от простого касания (рис. 4) до частичного или полного слияния контактирующих мембран (рис. 5). Возникает необычная коммуникационная система клеток, связывающая ядра с поверхностью клеток и содержимым инвагинаций. Наибольшая изрезанность нейроплазмы инвагинациями поверхностной мембраны проявляется в нейронах цестод. Порой нейроны этих гельминтов выглядят набором профилей самых произвольных очертаний, собранных вокруг перикариона. Создается впечатление, что нейроны трематод и цестод, утрачивая привычную картину белок-синтезирующей системы, могут «полагаться» в своем метаболизме на белки и другие энергетические «субстраты» своих хозяев.

Причина ярко выраженной изменчивости в структуре нейроплазмы разных видов нематод и весьма слабое проявление этого явления в нейронах трематод и цестод, вероятнее всего, кроется в механизмах естественного отбора. К настоящему времени достигнут значительный прогресс в отношении расчленения единого понятия естественного отбора на две формы: ведущую и стабилизирующую. Известно, что стабилизирующая форма естественного отбора действует в стабильных и переменных условиях существования, но наибольшее её давление проявляется в колеблющейся среде. Наиболее постоянной средой существования, по мнению И.И. Шмальгаузена [1], обладают обитатели абиссали и эндопаразиты, поэтому изучение последних представляет специфический интерес. Гельминты, о которых шла речь, могут быть поделены на две группы, достаточно контрастно отличающиеся по своеобразию жизненных циклов. Нематоды – паразиты без смены хозяев. Условия их обитания в течение всего онтогенеза относительно постоянны. Напротив, развитие трематод и цестод связано со сменой хозяев, имеющих разную температуру и химизм создаваемой ими среды, и выходом во внешнюю среду, где условия также далеко не стабильны. Поэтому можно предположить, что трематоды и цестоды в значительно большей мере испытали на себе действие стабилизирующего отбора, чем нематоды. Такая гипотеза согласуется с приведенными выше данными. Мы допускаем возможность того, что вариабильность в строении нервных клеток паразитических нематод обусловлена ослаблением стабилизирующего отбора.

В целом же тонкое строение нейронов паразитических нематод и плоских червей существенно отличается от общепринятой обобщенной модели ультраструктуры нервной клетки. С легкой руки Bullock & Horridge [2] общую

картину различий можно определить как «ослабление текстуры» («loose in texture») нейроплазмы. Нельзя исключить того, что в своем ультратонком строении нейроны эндопаразитов «копируют» более ранние эволюционные модели. Делая такое заключение, мы придерживаемся мнения о том, что переход к паразитизму обычно приводит к ряду вторичных упрощений, проявляющихся на макро- и микроуровнях организации. При этом процесс упрощения в той или иной степени может повторять этапы, пройденные видом в филогенезе.

Субмикроскопическая организация церебральных и генитальных (самцы) ганглиев скребней наиболее детально изучена на примере *Echinorhynchus gadi* (Muller, 1776), паразитирующего в кишечнике беломорской трески, заслуживает особого внимания. Ганглии скребней не имеют специализированных оболочек. От полости влагалища хоботка (церебральный ганглий) или полости тела и мышечных стенок бурсы и генитальной сумки (генитальный ганглий) их нейроны отделены только тонкой, толщиной до 0.5 мкм, пластинкой покровного интегумента, образованной материалом значительной электронной плотности. С периферии электронно-плотный материал растекается между нейронами и их отростками, заполняя экстрацеллюлярное пространство внутри ганглиев. Природа нашла простое и оригинальное решение для обеспечения морфологической целостности нервных центров скребней в условиях постоянной деформации при незначительной толщине и сомнительной по прочности покровной пластинки интегумента. Монолитность ганглиев обеспечивается, в основном, за счет многочисленных специализированных соединений нервных клеток с межклеточным веществом. Образованы эти соединения щелевыми инвагинациями плазматических мембран нейронов. Фибриллярные компоненты межклеточного вещества в инвагинации не попадают. По количеству инвагинаций и ориентации их относительно друг друга необычные соединения поделены нами на 6 типов: одиночные, парные встречные, парные последовательные, парные расходящиеся, парные взаимно перпендикулярные и комбинированные. Последние чаще всего встречаются в центральной части ганглиев и образованы гроздьями инвагинаций или комбинациями более простых соединений. Глубина инвагинаций варьирует в пределах 450–1000 нм, длина составляет 250–500 нм. Ширина инвагинаций меняется незначительно и равна 25–27 нм [3].

Впервые с использованием моноклональных первичных антител анти-GABA (CHEMICON) в разведении 1 : 50 и вторичных антител, конъюгированных с коллоидным золотом 5 нм, на ультратонких срезах церебрального ганглия скребня выявлены GABA-эргические нейроны. Подробно методика выявления медиатора была доложена на IV Всероссийской школе по теоретической и морской паразитологии в г. Калининграде [4]. Трехмерная реконструкция церебрального ганглия позволила выделить в общей сложности 66 нейронов, которые по ультраструктурным характеристикам отнесены нами к 6 типам. Результаты иммунохимической диагностики оказались во многом неожиданными. Положительная GABA-иммуноцитохимическая реакция (IR) была выявлена во всех типах нейронов (рис. 6). При окрашивании метка обнаружена только в цитоплазме нейроцитов и их отростках. Фоновое окрашивание было близко к нулю. Максимальная концентрация золота находится в цитоплазме вокруг мест скопления митохондрий и на мембранах мультиламеллярных тел, которые

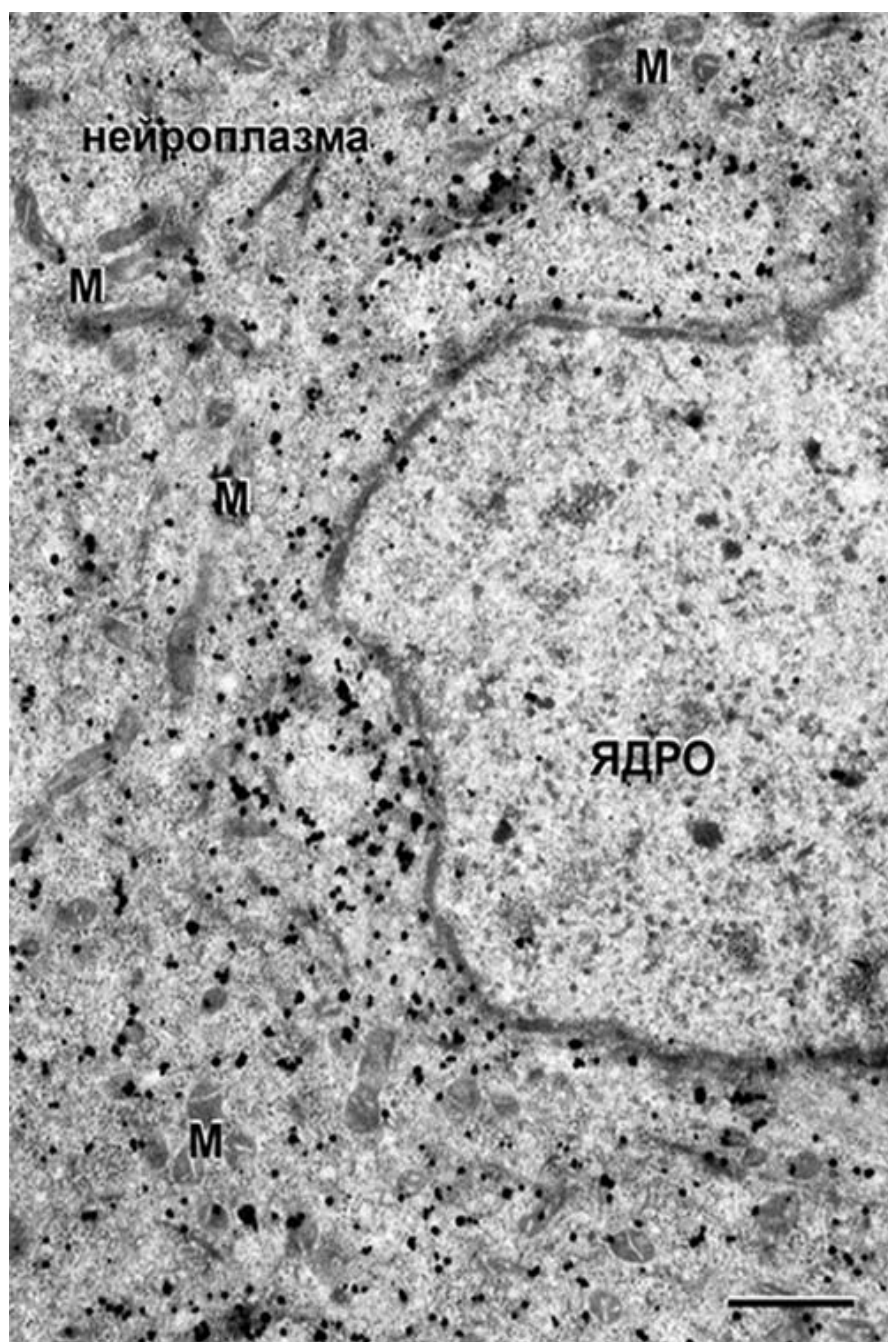


Рис. 6. Участок нейрона из центральной зоны ганглия *Echinorhynchus gadi*. Иммуноцитохимическая метка на GABA плотно распределена в нейроплазме. М – митохондрии. Масштаб: 0.5 мкм

очень часто встречаются в нейронах, расположенных ближе к центру ганглия. На наш взгляд, это связано с анаэробным механизмом дыхания эндопаразитов и метаболизмом аминокислот. Синтез GABA в клетке может осуществляться разными путями. Это может быть анаэробный процесс, происходящий в цито-

плазме (реакция, катализируемая ферментом глутаматдекарбоксилаза) и аэробный процесс (реакция, катализируемая кислород-зависимым ферментом ГАВА-трансаминаза). Деградация ГАВА всегда требует присутствия кислорода. Мы предполагаем, что в условиях недостатка кислорода излишки ГАВА скапливаются среди мембран ламеллярных тел, образование которых чаще всего связывают с деструкционными процессами, происходящими в клетках. Вероятно, особенности метаболизма гамма-аминомасляной кислоты делают ее одним из ведущих нейромедиаторов, характерных для животных, живущих в условиях относительно бескислородной среды, какими и являются скребни.

### Summary

*A.I. Golubev, L.V. Malutina, M.M. Salnikova.* Ultrastructural and chemical specifics of neurons in parasitic scolecida.

Using electron microscopy, we studied 16 species of scolecids which are endoparasites, belonging to genera Plathelminthes, Nematoda and Acanthocephala. Individual features of structural and chemical organization of neurons in ganglia of these animals are of particular interest. Despite a number of significant differences, overall picture of ultra thin organization of neural cells of parasitic flat worms (trematodes, cestodes) and round worms can be described as "loss in texture" of neuroplasm. Cerebral ganglia neurons of acanthocephala *Echinorhynchus gadi* are unique not only because of their fine structure of neuroplasm and contacts with extracellular material, but also because of their chemical properties. All 66 neurons, which compose ganglia and classified into 6 types, display positive GABA-immunochemical reaction.

### Литература

1. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М.-Л., 1946. – 396 с.
2. Bullock T.H., Horridge G.A. Structure and function in the nervous systems of invertebrates. – San Francisco and London, 1965. – 798 p.
3. Голубев А.И. Электронная микроскопия нервной системы червей. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1982. – 109 с.
4. Сальникова М.М., Голубев А.И., Бисерова Н.М. Тонкое строение церебрального ганглия скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) и выявление в нем ГАВА-эргических нейронов // Материалы IV Всерос. школы по теоретической и морской паразитологии. – Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2007. – С. 189–191.

Поступила в редакцию  
28.06.07

---

**Голубев Анатолий Иванович** – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: [Anatolii.Golubev@ksu.ru](mailto:Anatolii.Golubev@ksu.ru)

**Малютина Людмила Васильевна** – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: [Ludmila.Malutina@ksu.ru](mailto:Ludmila.Malutina@ksu.ru)

**Сальникова Марина Михайловна** – ассистент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: [m\\_salnikova@mail.ru](mailto:m_salnikova@mail.ru)